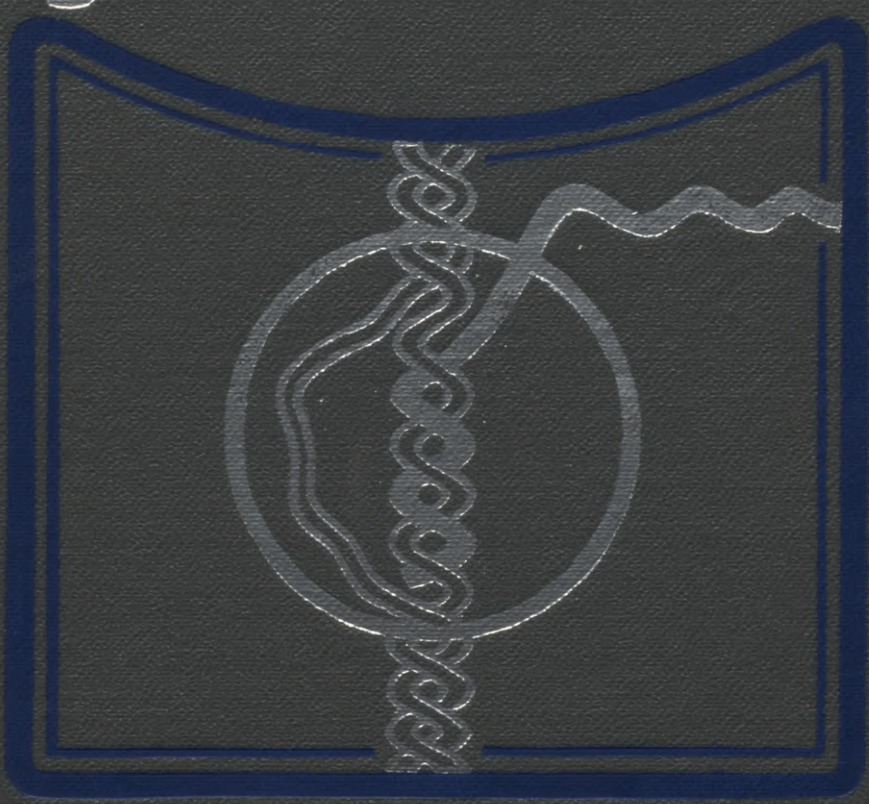


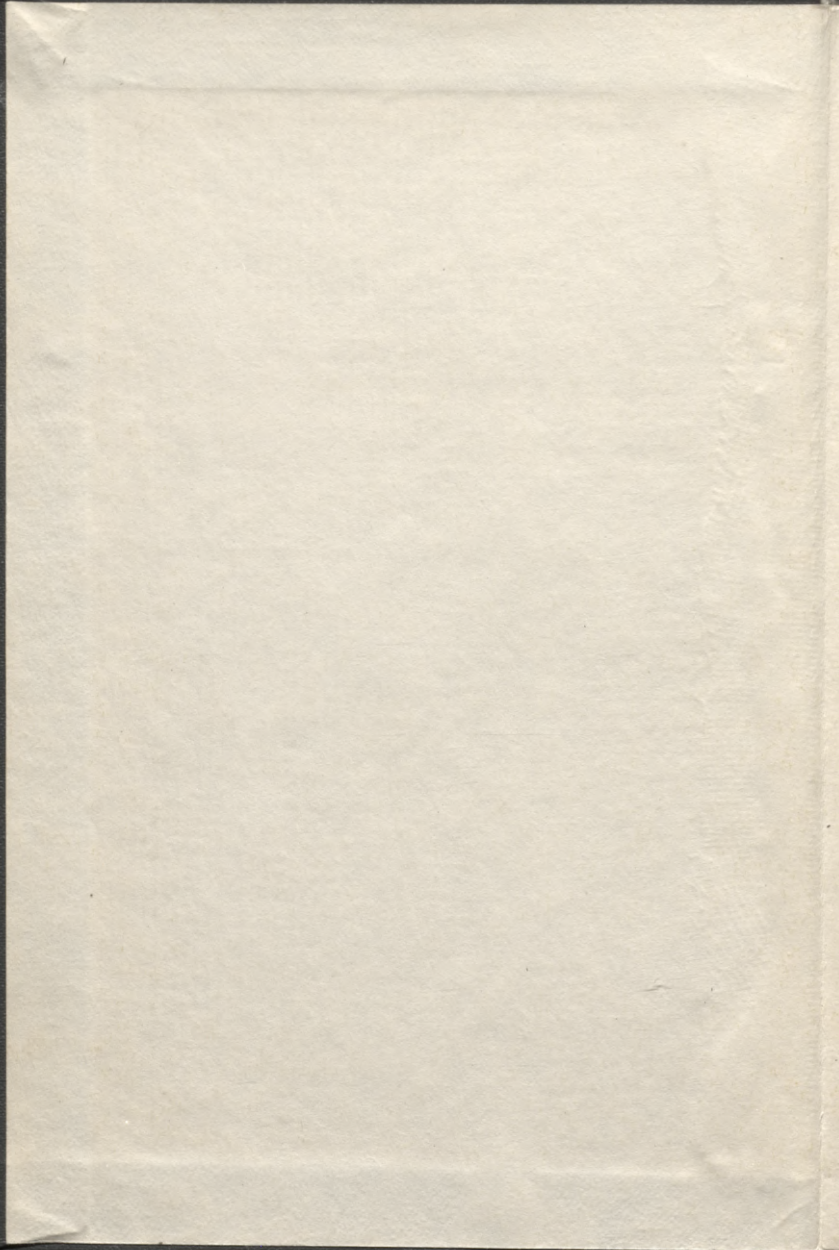
84-4
- 88

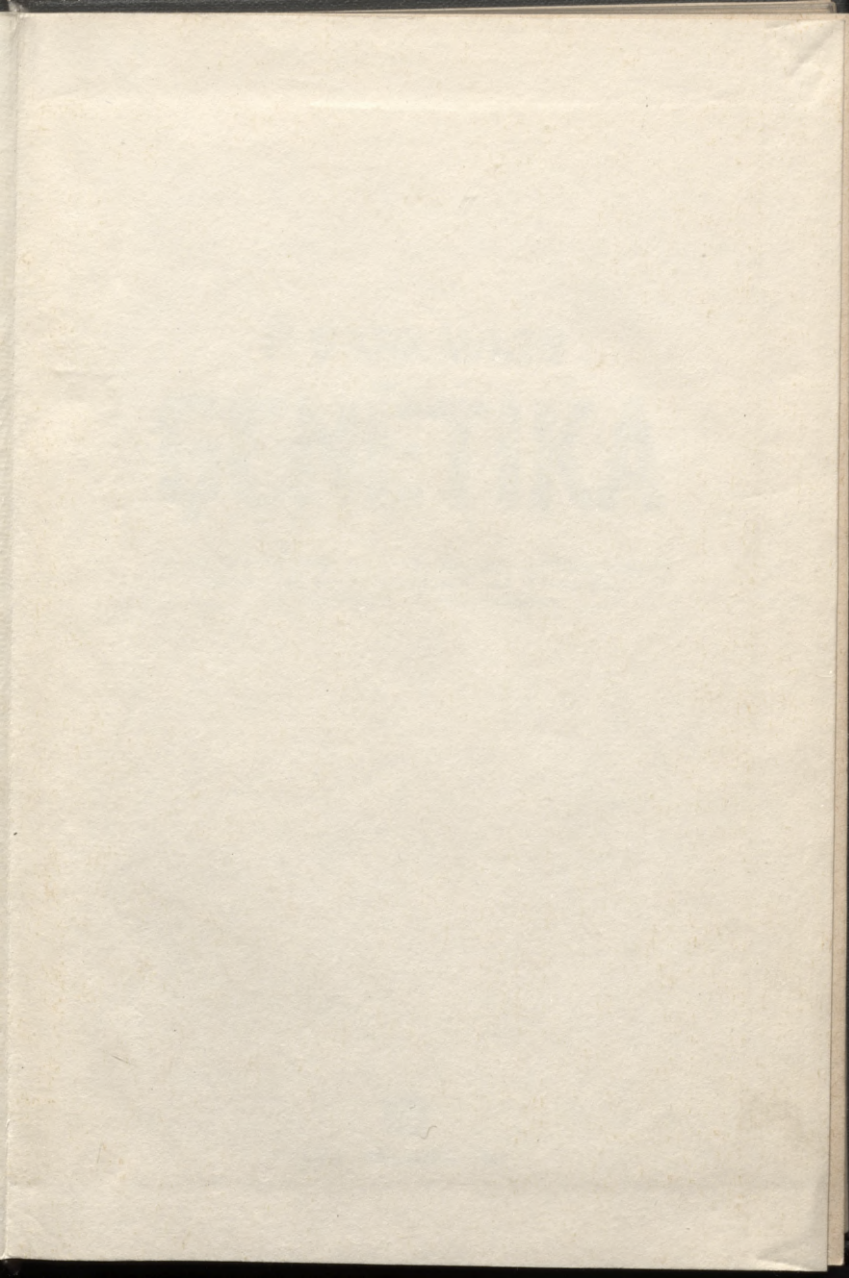


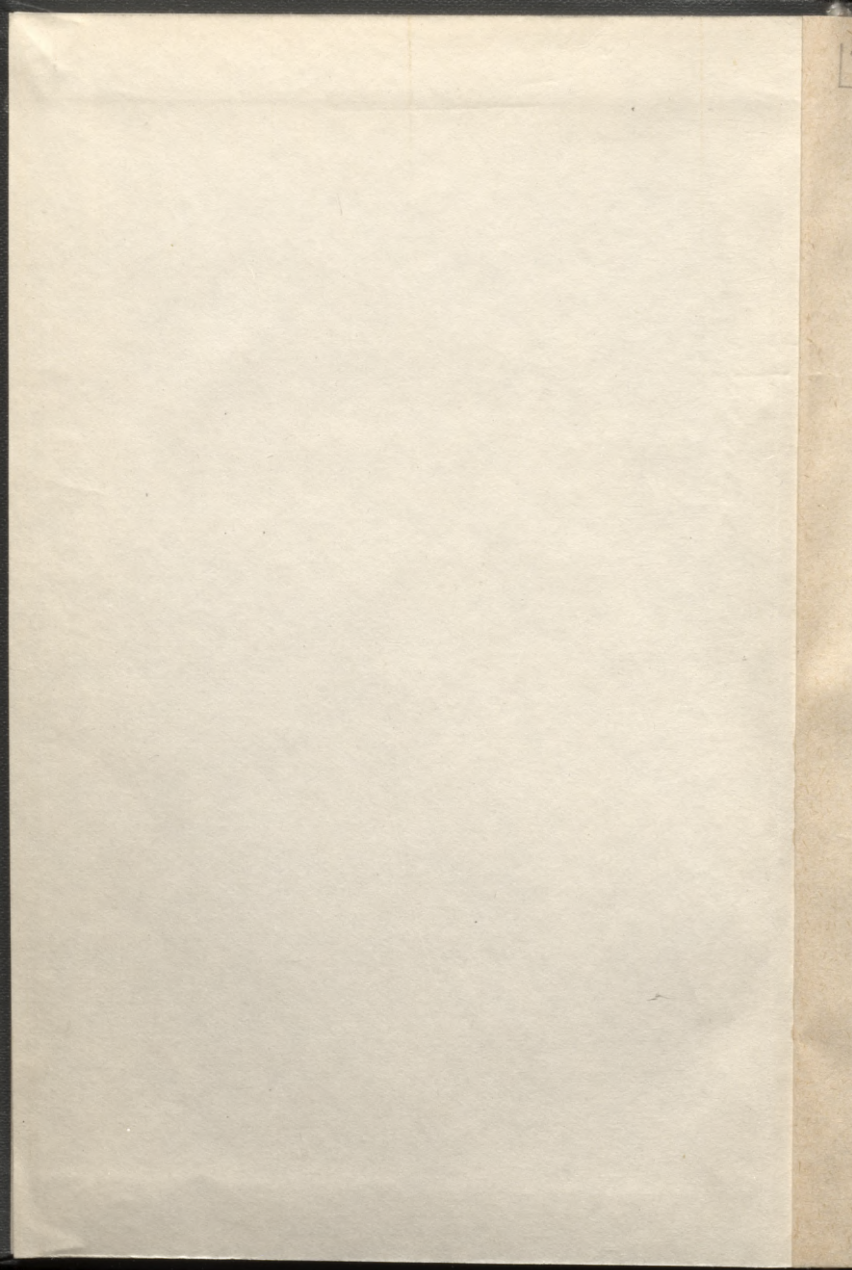
F. GARKĀVIJS

ĢENĒTIKA









84-4
88

D461
L
636

F. GARKĀVIJS
ĢENĒTIKA

Latvijas PSR Augstākās un vidējās speciālās izglītības ministrija
atļāvusi lietot par mācību līdzekli LLA Zooniženieru
un Veterinārijas fakultāšu studentiem



RĪGA «ZVAIGZNE» 1983

636.03
45.3
Ga 621

Vija 10308012452
VALSIS BIBLIOTĒKA
~~84-37445~~
Федор Лукич Гарькавый
ГЕНЕТИКА

Допущено Министерством высшего и среднего специального образования Латвийской ССР в качестве учебного пособия для студентов зооинженерного и ветеринарного факультетов ЛСХА

Рига «Звайгзне» 1983

На латышском языке

Fjodors Lukas d. Garkāvijs

ГЕНЕТИКА

Vāku zīm. I. Skrīvele. Redaktore Sk. Kondratoviča. Māksl. redaktore A. Meiere. Tehn. redaktore I. Bledava. Korektore V. Stobe.

ИБ № 2084

Nodota salikšanai 23.04.83. Parakstīta iespiešanai 16.11.83. JT 01267. Formāts 60×90/16. Tipogr. papīrs Nr. 1. Literatūras garnitūra. Augstspiedums. 17,5 uzsk. iespiedl., 17,69 uzsk. krāsu nov., 20,27 izdevn. l. Metiens 2000 eks. Pasūt. Nr. 856-1. Cena 1 rbl. 10 kap. Izdevniecība «Zvaigzne», 226013, Rīgā, Gorkija ielā 105. Izdevn. Nr. 6167/D-153. Iespiesta Latvijas PSR Valsts izdevniecību, poligrāfijas un grāmatu tirdzniecības lietu komitejas tipogrāfijā «Cīņa», 226011, Rīgā, Blaumaņa ielā 38/40.

В книге изложены основные темы генетики: изменчивость количественных и качественных признаков, цитологическая и молекулярная наследственность, закономерности исследования признаков и различные виды взаимодействия генов, мутационная изменчивость, генетика пола, генетика индивидуального развития и старения, генетика популяции, иммуногенетика и др. Материал основан на особенностях животноводства Латвийской ССР.

Книга предусмотрена в качестве учебного пособия для студентов зооинженерного и ветеринарного факультетов ЛСХА.

Recenzenti: bioloģijas zin. kandidāti M. Mišina un Z. Grisliņ

G 3804010300—206 62.83
M 502(11)—83

© «Zvaigzne», 1983

ĢENĒTIKA UN TĀS PAMATJĒDZIENI

Ģenētika ir bioloģijas zinātne par iedzimtības un mainības likum-sakarībām. Tā attīstījusies ciešā saistībā ar pārējām bioloģijas zinātņu nozarēm — citoloģiju, embrioloģiju, bioķīmiju, fizioloģiju, sistematiku u. c.

Iedzimtība ir organisma un šūnu pazīmju un īpašību pēctecība paaudžu maiņā, pazīmju un īpašību ģenētiskā determinācija. Pēcnācēju un vecāku pazīmes var būt arī stipri atšķirīgas, taču pēcnācēji, organismiem vairojoties, manto pazīmju un īpašību ģenētiskos faktorus — ģēnus, kuru darbība var izpausties tālākajās paaudzēs. Ar dzimumšūnām saņemtā ģenētiskā informācija nosaka pēcnācēju attīstību, to funkcijas, kā arī atbildes reakcijas uz dažādām ārējās vides pārmaiņām.

Iedzimtība ir noteikta vielu maiņas tipa atkārtotāšanās paaudžu virknē. Sajā gadījumā ar vielu maiņas tipu saprot uzņemto barības vielu pārveidošanos un izmantošanu atbilstoši noteiktas sugas vai šķirnes indivīda ģenētiskajai programmai. Piemēram, teļiem, jēriem un kumeļiem ir atšķirīga organisma uzbūve, atšķirīgas funkcijas un atšķirīga produktivitāte. Iedzimtība nodrošina paaudžu pēctecību, sugu un šķirņu relatīvo noturību. Tādējādi iedzimtība izpaužas zināmā līdzībā starp vecākiem un pēcnācējiem jeb sekojošām organismu paaudzēm.

Kaut arī iedzimtai organismu līdzībai ir liela nozīme, evolūcija un selekcija pirmām kārtām bāzējas uz indivīdu atšķirībām jeb mainību. Mainība ir vienas populācijas vai sugas īpatņu pazīmju dažādība, ko nosaka gan šo kopumu locekļu ģenētiskās atšķirības, gan arī neģenētiski faktori. Tā ir organismu spēja iegūt jaunas vai daļēji zaudēt vecās morfoloģiskās un fizioloģiskās īpašības paaudžu mijā. Parasti ar mainību saprot tās atšķirības, kas pastāv starp vecākiem un pēcnācējiem vai vienu vecāku pēcnācējiem, kuri dzimuši gan dažādā laikā, gan arī vienā metienā.

Dzīvnieku atšķirības vai to pazīmju dažādas kombinācijas atrodas selekcionāru uzmanības centrā. Sistemātiski veicot vēlamā tipa dzīvnieku izlasi un pāru atlasī, tiek izkoptas esošās vai veidotas jaunas šķirnes. Augstražīgu augu un dzīvnieku šķirņu selekcija dod iespēju ražot vairāk un labākas kvalitātes lauksaimniecības produkciju.

Organismu iedzimtība, mainība un izlase ir evolūcijas un selekcijas pamats. Ģenētika tāpat ir ciltsdarba un visas selekcijas teorētiskā bāze. Tā palīdz izvēlēties efektīvākās selekcijas metodes un paātrināt selekcijas tempu.

ĢENĒTIKAS METODES

Mūsdienu ģenētika pēta iedzimtību un mainību dzīvās matērijas dažādās organizācijas pakāpēs — molekulārā, hromosomālā, šūnu, organismu un populāciju līmenī. Pētījumi aptver divas pamatproblēmas: 1) iedzimtības materiālo pamatu jeb mehānismus un 2) pazīmju un īpašību iedzimšanas un mainības likumsakarības.

Iedzimtības materiālo pamatu veido hromosomās esošās nukleīnskābes, gēnu sistēmu komplicēta mijiedarbība savā starpā un ar vides faktoriem, kā arī dzimumprocess — kā ģenētiskās informācijas apmaiņa starp indivīdiem un paaudžu materiālās pēctecības mehānisms. Pazīmju mainība jeb indivīdu fenotipiskā daudzveidība saistīta ar gēnu funkciju un organismu īpašību pārmaiņām vides faktoru ietekmē.

Atbilstoši izvirzītajam mērķim ģenētiskajos pētījumos lieto dažādas metodes: hibridoloģisko analīzi, ģealoģisko metodi, dvīņu metodi, citoģenētiskās, bioķīmiskās, imunoloģiskās, radiobioloģiskās metodes, eksperimentālo mutāģenēzi, šūnu un audu kultivēšanu, zīgotu pārstādīšanu, modeļpētījumus ar laboratorijas dzīvniekiem, biometrijas jeb matemātiskās statistikas metodes. Tā kā katrai no šīm metodēm ir noteikta lietošanas sfēra, priekšrocības un trūkumi, vajadzības gadījumā izmanto vairākas metodes.

Ar hibridoloģisko jeb ģenētisko analīzi, krustojot atšķirīgus organismus vairākas paaudzes pēc kārtas, noskaidro dažādu pazīmju iedzimšanas un mainības likumsakarības. Šo metodi plaši izmantoja arī G. Mendelis, un to uzskata par ģenētikas klasisko jeb galveno metodi. Hibridoloģiskā analīze ietver noteiktu pazīmi determinējošo gēnu skaita, iedarbības, mijiedarbības un lokalizācijas, kā arī pazīmju iedzimšanas un saistības pētīšanu, izmantojot datus par pazīmju skaldīšanos hibrīdu pēcnācēju paaudzēs.

Ģealoģisko metodi lieto pazīmju un īpašību pētīšanai, izsekojot pazīmju un īpašību iedzimšanas raksturam (dominantais, recesīvais, intermediārais) ģimenēs un ciltslīnijās vairākās paaudzēs. Tā ir viena no pārliecinošākām metodēm, kas balstās uz vecāku un pēcnācēju līdzību un atšķirībām. Sevišķi nozīmīga tā ir lopkopībā, veterinārijā un medicīnā.

Dvīņu metode plaši tiek lietota govkopībā un cilvēka ģenētikā. Dvīņi var būt monozigotiski, ja tie attīstījušies no vienas olšūnas, un dizigotiski, ja tie attīstījušies no dažādām olšūnām. Monozigotiskie dvīņi ir identiski jeb ģenētiski vienādi, tādēļ ar tiem iespējams precīzāk noskaidrot iedzimtības un dažādu vides faktoru lomu pazīmju veidošanā un mainībā. Taču selekcijā dvīņiem ir maza nozīme, jo tie piedzīst 1...3% govju, to skaitā monozigotisko dvīņu ir apmēram 5%. Bez tam dvīņi ilgstoši atrodas vienādos vides apstākļos, kas savukārt pastiprina viņu fenotipisko līdzību. Sī iemesla dēļ pētījumos ar dvīņiem gūtās atziņas nav pilnībā attiecināmas uz parastajiem pēcnācējiem.

Citoģenētiskās metodes lieto pētījumos, ar gaismas vai elektronu mikroskopu palīdzību noskaidrojot šūnās hromosomu skaita un uz-

būves īpatnības vai izmaiņas, kas bieži saistītas ar dažādu pazīmju mainību un defektu iedzimšanu. Plašāk pētījumos izmanto leukocītus un epitelijšūnas, kuras iepriekš fiksē un diferencēti krāso. Ar automātiskajām iekārtām iespējams identificēt hromosomu pārus un to dažādās pārmaiņas, ievadot informāciju ESM un parādot rezultātus rakstveidā. Visai bieži šo metodi izmanto medicīnā un veterinārijā hromosomālo slimību diagnosticēšanā.

Biķīmiskās metodes lieto nukleīnskābju uzbūves un funkciju izpētē, fermentu un olbaltumvielu noteikšanā. Tā kā šīs metodes saistītas ar komplikētām un dārgām laboratorijas iekārtām, tās izmanto galvenokārt fundamentālos zinātniskos pētījumos. Ar dažādām ekspresmetodēm nosaka fermentu un olbaltumvielu deficītu vai anomālijas un ar to saistītās slimības.

Imunoloģiskās metodes lieto asins grupu un dažādu olbaltumvielu polimorfo sistēmu noteikšanai. Ar tām pēta organismu imūnreakcijas pret organismam svešām vielām, slimību ierosinātājiem, kā arī iedzimto rezistenci.

Šūnas un audus kultivē, pētot dažādu ķīmisko un fizikālo faktoru ietekmi uz šūnu iedzimtības aparātu, it īpaši, pētot ļaundabīgo audzēju dabu. Taču šai metodei ir viens trūkums. Atsevišķas šūnas vai audi, atradami ārpus organisma, nav pakļauti kopējai neirohumorālai regulācijai, un tādēļ gūtās atziņas tikai daļēji attiecināmas uz veselo organismu. Turpretī augkopībā arvien plašāk izmanto šo metodi šūnu hibridizācijai un vesela auga izaudzēšanai no atsevišķiem audiem.

Zigotu (apauglotu olšūnu) pārstādīšanai ir teorētiska un praktiska nozīme. Pārstādot melno trušu olšūnas baltai trušu mātei, iegūti melni trusēni un līdz ar to apstiprināta iedzimtības izšķirošā nozīme apmatojuma krāsas iedzimšanā. Turpretī reciproki pārstādītas zigotas — no ponija ķēves vezumnieku šķirnes ķēvei un otrādi — deva pilnīgi atšķirīgus rezultātus, kas apstiprināja mātes vides lielo ietekmi uz pēcnācēju attīstību pēc kvantitatīvajām pazīmēm. Lopkopībā arvien biežāk sāk pārstādīt augstvērtīgo govju olšūnas (blastocistas) citām govīm.

Ģenētisko pētījumu modelēšana ar laboratorijas dzīvniekiem — drozofilu, jūrascūciņām, žurkām un pelēm, pundurvistām un pundurcūkām — laboratorijās dod iespēju noskaidrot dažādas ģenētiskas likumsakarības, kuras daļēji attiecināmas arī uz lauksaimniecības dzīvniekiem. Tomēr šīs likumsakarības prasa vēl apstiprinājumus pēc ciltsdarba uzskaites datu izpētes.

Ģenētiskie pētījumi tieši ar lauksaimniecības dzīvniekiem ir apgrūtināti dažādu iemeslu dēļ: lauksaimniecības dzīvnieki dod maz pēcnācēju, tiem ir garš paaudzū maiņas intervāls, pētījumi prasa daudz laika, darba un līdzekļu utt.

Ekspertimentālo mutāģenēzi veic galvenokārt ar mikroorganismiem, augiem un drozofilu, gūstot gan teorētiskas, gan praktiskas atziņas, kuras var izmantot augu un mikroorganismu selekcijā. Ar augstākajiem dzīvniekiem mutāģenēze pagaidām nav devusi pozitīvus rezultātus.

Matemātisko statistiku jeb biometriju plaši lieto kvantitatīvo un kvalitatīvo pazīmju iedzimšanas un mainības likumsakarību noskaidrošanai, kā arī selekcijas prognozēšanai dzīvnieku populācijās. Ar ESM palīdzību bieži vien selekcijas procesus modelē, mainot noteicošo faktoru parametrus un gūstot vērtīgas atziņas selekcijas programmu izstrādei.

ĢENĒTIKAS VĒSTURES PAMATPOSMI

Ģenētika kā zinātne izveidojās XIX un XX gs. mijā, pamatojoties uz daudziem nozīmīgiem sasniegumiem sistematikā, citoloģijā, embrioloģijā, augu un dzīvnieku selekcijā u. c. Šis jaunās bioloģijas zinātnes izveidošanās ar saviem pētījumiem, idejām un teorijām sekmēja dažādu nozaru zinātnieki no dažādām zemēm. Uz šī pamata ģenētikas vēsturi var iedalīt vairākos posmos pēc tās galveno ideju un teoriju veidošanās secības.

1. Periods pirms G. Mendēļa. Selecionāri jau XIX gs. bija guvuši lielus sasniegumus, izveidojot daudz augstražīgu augu un dzīvnieku šķirņu. Teorētiskus vispārinājumus tiem bija devis angļu biologs C. Darvins savos darbos «Sugu izcelšanās» (1863) un «Dzīvnieku un augu mainība domestikācijas apstākļos» (1868). Dabas evolūciju viņš balstīja uz trim parādībām: iedzimtību, mainību un izlasi. Apkopojot J. Kēlreitera, K. Gertnera, S. Nodena un O. Sažrē darbus augu hibrizācijā, C. Darvins jau 1844. gadā rakstīja, ka, krustojot savā starpā krasi atšķirīgas šķirnes, to pēcnācēji pirmajā paaudzē vairāk vai mazāk ir līdzīgi vienam no vecākiem vai ieņem starpposmu, bet retāk tiem veidojas jaunas pazīmes. Otrajā hibrīdu paaudzē pēcnācēji parasti stipri variē, bet daudzi no tiem atgriežas gandrīz pie vecāku formām. Jāpiebilst, ka šīs atziņas apkopotas no svešapputes augu hibrīdiem, kuriem ir komplicēta skaldišanās.

Iedzimtības mehānisma izskaidrošanai C. Darvins izvirzīja pagaidu hipotēzi, saskaņā ar kuru iedzimtību noteic sikas, no visām ķermeņa šūnām atdalītas, uz dzimumšūnām pārvietotas un tur koncentrētas šūnu daļiņas — gemulas. Ar dzimumšūnām tās pāriet uz pēcnācējiem un atražo vecākiem un tālākiem senčiem raksturīgās īpašības. (Kā tagad zināms, gēni atrodas hromosomās un organismā brīvi nepārvietojas.) Protams, šī naivā hipotēze neapstiprinājās, bet kopumā C. Darvina darbi mudināja meklēt jaunus faktus un veidot teorijas par iedzimtības un mainības likumsakarībām un to materiālo pamatu.

2. Mendelisma jeb klasiskās ģenētikas posms. Pēc eksperimentiem ar zirņu konstantām formām (kuras krustojot nav novērojama pēcnācēju skaldišanās) G. Mendelis analizēja rezultātus un tos publicēja 1865. gadā darbā «Pētījumi par augu hibrīdiem». Šeit viņš eksperimentāli nopamatojis konstanti atšķirīgo pazīmju iedzimšanas likumus, šo pazīmju determināciju ar diviem iedzimtības faktoriem (pa vienam no tēva un no mātes), parādījis pazīmju skaldišanās matemātiskos rezultātus sekojošās hibrīdu paaudzēs, pazīmju un to faktoru simboliku, dominēšanas un recesivitātes stāvokļus u. c. Taču šis darbs palika nepamanīts zinātnieku aprindās.

Tikai vēlāk 1900. gadā trīs izcili botāniķi — H. de Frīzs (Holandē), strādājis ar magonēm, K. Korēss (Vācijā), strādājis ar kukurūzu, un E. Čermans (Austrijā), strādājis ar zirņiem, publicēja savos izmēģinājumos gūtās atziņas, kas apstiprināja Mendela atklātās likumsakarības. Viņi atzina Mendela publikācijas prioritāti. Līdz ar to 1900. gads tiek uzskatīts par ģenētikas dibināšanas gadu.

Turpmāk XX gs. sākumā atkārtotie pētījumi ar augu un dzīvnieku hibrīdiem apstiprināja G. Mendela atklājumus kā vispārīgas likumsakarības. So posmu līdz ar to pieņemts uzskatīt par klasiskās ģenētikas jeb mendelisma posmu.

3. Hromosomālās iedzimtības teorijas rašanās. Hromosomālās iedzimtības teorija kā citoloģisko un ģenētisko atziņu sintēze veidojās pakāpeniski. T. Boverijs un V. Setens jau 1902. gadā formulēja šīs teorijas pamattēzes. Pētījumos ar drozofilu laikā no 1910. gada līdz 1916. gadam to pierādīja arī T. Morgans, A. Stertevant un K. Bridžess. Bija noskaidrotas hromosomu pašreproducēšanās, krustmija (krosingovers) un ar to nopamatots gēnu lineārais izvietojums hromosomās. Tika izveidotas arī hromosomu kartes.

4. Mutāciju teorijas rašanās. Sākumā iedzimtības faktorus uzskatīja par nemainīgiem, bet vēlāk D. Koržinskis (Krievijā) un H. de Frīzs (1902) novērojumos ar augiem konstatēja, ka tiem rodas iedzimstošas izmaiņas neatkarīgi no krustošanas, un nosauca tās par mutācijām. Vēlāk eksperimentos izdevās iegūt inducētās mutācijas, apstarojot ar rentgenstariem mikroskopiskās sēnes (G. Navašins, A. Filipovs, 1925) un drozofilu (H. Mellers, 1927). Ar kolhicīnu ieguva poliploidus augus (A. Blekslijs un O. Everijs, 1937) un vēlāk atklāja ķīmisko mutāģenēzi (S. Auerbaha, J. Rapoport, 1943).

5. Populāciju ģenētikas teorijas rašanās. Botāniķis H. Nilsons-Ele pierādīja, ka daudzām pazīmēm ir poligēna jeb polimēra daba, t. i., to veidošanos nosaka daudz gēnu dažādās kombinācijās, izraisot pazīmes daudzveidību. V. Johansens (1903) pēc pētījumiem ar pašapputes un svešapputes augiem formulēja jēdzienus par populācijām un tīrajām līnijām. G. Hārdijs un V. Veinbergs (1908) parādīja iespējas analizēt populāciju ģenētisko struktūru, resp., alēļu un genotipu frekvences noteikšanu. R. Fišers, S. Raits, S. Četverikovs (1923) un N. Timofejevs-Resovskis izstrādāja matemātiskas metodes populāciju un evolūcijas procesa ģenētiskajā analizē. Populāciju ģenētikas teorija ir mūsdienu selekcijas teorētiskais pamats.

6. Molekulārās ģenētikas attīstību ierosināja vairāki atklājumi. F. Grifits 1927. gadā konstatēja baktēriju transformāciju. O. Everijs ar līdzstrādniekiem 1944. gadā to izskaidroja, nopamatodams ar DNS iecirkņu nokļūšanu no viena baktērijas celma citā baktērijas celmā. Ar piecdesmitajiem gadiem sākās baktēriju un vīrusu DNS un RNS uzbūves un funkciju izpēti. Izveidojās divas jaunas zinātnes — molekulārā bioloģija, kas pēta olbaltumvielu molekulu struktūru un īpašības, un molekulārā ģenētika, kura pēta nukleīnskābju uzbūvi un funkcijas.

Lielu ieguldījumu ģenētikas attīstībā devuši krievu un padomju zinātnieki. N. Koļcovs izveidoja pirmo ģenētiķu skolu un izteica

domu, ka hromosoma ir sarežģīta polimēra molekula. A. Serebrovskis plaši pētīja vistu ģenētiku un ģenētikas atziņu izmantošanu dzīvnieku selekcijā. N. Vavilovs formulēja iedzimstošas mainības homoloģisko rindu likumu, nodibināja un vadīja PSRS Ģenētiķu un selekcionāru biedrību. N. Dubiņins plaši pētīja gēnu molekulāro struktūru un radiācijas ietekmi uz iedzimtību. Eksperimentos viņš pierādīja, ka radiācijai nav sliekšņa devas un jau piecu rādiju deva izraisa mutāciju kā drozofilai, tā cilvēkam. Par darbu kopumu radiācijas ģenētikā N. Dubiņinam 1965. gadā piešķīra Leņina prēmiju. B. Astaurovs un N. Struņņikovs apguva dzimuma regulēšanu zīdvērpējiem ar androgēni. A. Alihanjans ar ģenētiskām metodēm izveidoja jaunus augstāzīgus baktēriju celmus. J. Lūsis, kas ilgus gadus bija N. Vavilova Vissavienības ģenētiķu un selekcionāru biedrības Latvijas PSR nodaļas prezidents, veica plašus eksperimentus ar mārīšu savvaļas populācijām.

Daudzi mūsu zemes ģenētiķi un selekcionāri veic intensīvus pētījumus jaunu augu un dzīvnieku šķirņu radīšanā un hibridizācijā.

Ģenētikas sasniegumus tagad plaši izmanto lauksaimniecībā un medicīnā. Ģenētiķi izstrādājuši eksperimentālas metodes iedzimtības un mainības izpētē. Teorētiski nopamatošas ir augu un dzīvnieku selekcijas darba metodes, kuru rezultātā paātrinās selekcijas darba tempi.

Ģenētiķi parādīja nepieciešamību un ieteica metodes vaislinieku pārbaudei un novērtēšanai pēc pēcnācēju labuma. Noskaidroti daudzu iedzimstošo slimību mehānismi un to profilakses iespējas; izskaidrota saistītā iedzimšana un tās likumsakarības; augu un mikroorganismu selekcijā ieviesta mutāģenēze; iegūti jauni lietderīgo baktēriju un mikroskopisko sēņu celmi, kas intensīvi sintezē antibiotikas, aminoskābes, fermentus, karotinoīdus un pat olbaltumvielas no naftas parafīniem. Eksperimentu rezultātā apgūta asins tipu un citu olbaltumvielu polimorfio sistēmu noteikšana un rezultātu izmantošana dzīvnieku selekcijā un medicīnā.

Taču vēl lielāki uzdevumi ģenētikai izvirzīti nākotnē. Tālāk jāpildinveido augu un dzīvnieku selekcijas metodes, balstoties uz populāciju ģenētikas teoriju, lai izveidotu rūpnieciskās ražošanas tehnoloģijas apstākļiem piemērotas augstāzīgas šķirnes, jāizstrādā agrīnas dzīvnieku novērtēšanas un izlases metodes. Ar selekcijas darbu jānovērš dažādas anomālijas un neauglības traucējumi, kā arī jāapgūst heterozes prognozēšana, lai to mērķtiecīgi izmantotu augstāzīgu cūku hibridu un putnu hibridu audzēšanai. Svarīgi ir izveidot pret slimībām rezistentas lauksaimniecības dzīvnieku šķirnes un līnijas, kuras neuzņēmīgas pret leikozi, tuberkulozi, pulorozi u. c. Nepieciešams izstrādāt paņēmienus embriju dzimuma agrīnai diagnosticēšanai, vīrišķo un sievišķo pēcnācēju skaitliskas attiecības regulēšanai un zigotu pārstādīšanai. Intensīvāk jāveic pētījumi par olbaltumvielu ģenētisko polimorfismu un imūnās atbildes reakcijas ģenētiskajiem pamatiem; dziļāk jāizpēta dzīvnieku produktīvo īpašību ģenētiskā un fizioloģiskā daba, dažādo komponentu loma un to uzlabošana ar selekciju.

I. Biometrijas pamati

Biometrija ir matemātiskās statistikas metožu kopums, kuru lieto bioloģijā, lauksaimniecībā, selekcijā un medicīnā. Tā izveidojās XIX gadsimtā, pētot organismu kvantitatīvās un kvalitatīvās pazīmes. Vispirms noteica organismu tipiskās pazīmes (vidējo tipu), resp., biežāk sastopamās pazīmju dimensijas vai formas un organismu fizioloģiskās normas ķermeņa temperatūrai, elpošanas un pulsa biežumam u. c. Turpmāk to lietoja arī ģenētikā un selekcijā, pētot pazīmju iedzimšanas un mainības likumsakarības, kā arī dažādu izmēģinājumu plānošanai un eksperimentālo rezultātu novērtēšanai.

F. Galtons 1899. gadā, lietojot matemātiskās metodes bioloģijā, pirmais šo virzienu nosauca par biometriju. K. Pīrsons ar līdzstrādniekiem 1901. gadā dibināja jaunu žurnālu «Biometrika». Mūsdienas bioloģija, ģenētika un selekcija sakarā ar matematizāciju kļuvis par precīzām zinātnēm.

Sajā nodaļā tuvāk skarti tie biometrijas pamatprincipi, kurus plaši izmanto ģenētikā un dzīvnieku selekcijā. Biometrijas lietošanas nepieciešamību ģenētikā un selekcijā nosaka trīs raksturīgākie apstākļi: 1) bioloģisko norišu stohastiskais jeb varbūtējais raksturs; 2) organisma pazīmju mainība dažādu vides faktoru un genotipa ietekmē, vajadzība to mērīt, analizēt un prognozēt; 3) neiespējamība ar izmēģinājumiem pilnībā aptvert lielo populāciju visus locekļus, bet tikai to daļu jeb randomizēti izveidotu paraugkopu, gūtos rezultātus ar zināmu varbūtību attiecinot uz populāciju jeb ģenerālkopu.

Biometriju plaši izmanto izmēģinājumu plānošanai un iegūto rezultātu apstrādei, panākot to būtiskuma novērtējumu un atziņu nopamatojumu.

Taču jāatzīmē, ka iegūtie statistiskie parametri prasa pareizu interpretāciju, balstoties uz dziļām zināšanām specialitātē, biometrijas izpratni, spēju apkopot un vispārināt, resp., radošu pieeju veiktajam darbam.

1.1. PAMATJĒDIENI

Dzīvnieku organismu raksturo noteiktas pazīmes, piemēram, ķermeņa daļu forma un to dimensijas, apmatojuma krāsa, produktivitāte u. c. Statistiskos pētījumos tās apzīmē ar latīņu burtiem X , Y , Z utt. So pazīmju skaitliskās vērtības katram dzīvniekam sauc par novērojumu datiem jeb variantēm. Pētāmajās kopās pazīmes attiecīgās variantes apzīmē ar mazajiem burtiem, piemēram,

X pazīmei ar $x_1, x_2, x_3, \dots, x_n$. Vispār jebkura variānte apzīmējama ar x_i .

Lai gūtu drošākus rezultātus, ar novērojumiem aptver noteiktu dzīvnieku skaitu — statistiskās kopas apjomu (n). Analizējot nosacīti izdala mazās paraugkopas ($n < 30$) un lielās paraugkopas. Atbilstoši tām lieto attiecīgus aprēķinu algoritmus.

Statistisko kopu, kuru veido visas iespējamās individu dotās pazīmes variāntes, sauc par ģenerālkopu jeb populāciju. Ģenerālkopa aptver visus kvalitatīvi viendabīgos dzīvniekus, kuriem piemīt pētāmā pazīme. Ģenerālkopas apjoms teorētiski ir ļoti liels ($n = \infty$). Taču parasti izmēģinājumiem pakļauj ģenerālkopas nelielu daļu, kuru sauc par paraugkopu. Paraugkopā proporcionāli to frekvencei reprezentētas visas ģenerālkopas varianšu klases — no mazākām līdz lielākām variantēm. Tās izveidošanai lieto randomizācijas jeb gadījuma izvēles principu (lozēšanu). No dzīvnieku kartotēkas vai esoša saraksta ņem pēc kārtas katru 5. vai 10. īpatni. Piemēram, veidojot no 300 pirmpienēm 30 dzīvnieku lielu paraugkopu, ņem pēc kārtas 10., 20., 30., ..., 300. dzīvnieka ražības datus. Rezultātā paraugkopā varēs iekļūt dažādas ražības dzīvnieki, reprezentējot proporcionāli dažādas varianšu klases. Jāpasvītro, ka paraugkopā ietver tikai viendabīgas grupas dzīvniekus — noteiktas šķirnes, viena dzimuma un vienāda vecuma, kas atrodas līdzīgos vides apstākļos.

Pētāmās pazīmes iedala kvantitatīvajās un kvalitatīvajās pazīmēs. Kvantitatīvajās pazīmes raksturo skaitliskie dati, kurus iegūst mērot, sverot vai skaitot. To variēšana var būt diskrēta vai nepārtraukta. Diskrētās pazīmes vērtības var būt tikai veseli skaitļi, piemēram, astes skriemeļu skaits, olu skaits, dzīvi dzimušo sivēnu skaits u. c. Taču daudzras pazīmes nosaka ar precizitāti 0,1 vai 0,01, un tad veidojas nepārtrauktā variācija. Šādā gadījumā varianšu klases veido ar noteiktām robežām.

Kvalitatīvajās pazīmes apraksta vārdiski, piemēram, tols vai ragains, vesels vai slims dzīvnieks, melna vai sarkanbrūna apmatojuma krāsa, vīrišķais vai sievišķais dzimums utt. Attiecīgi grupējot dzīvniekus varianšu klasēs, iegūst to procentuālo sadalījumu tālākai apspriešanai un novērtēšanai.

1.2. VARIĀCIJU RINDAS IZVEIDOŠANA UN ANALĪZE

Pazīmju mainības jeb variabilitātes analīzei veido variācijas rindas — tabulā uzrāda varianšu vērtības klases un atbilstošo vērtību biežumu jeb frekvenci, tādējādi radot empīrisku sadalījumu, piemēram, sivēnmāšu ($n=200$) iedalījums pēc daudzauģlības.

Sivēnu skaits metienā (klases)	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Sivēnmāšu skaits (frekvence)	4	8	12	34	82	32	12	8	6	2
Sivēnmāšu daudzums (%)	2	4	6	17	41	16	6	4	3	1

Auglība, mazāka par 10 sivēniem, piemīt 29% sivēnmāšu.

Frekvenču summa ir vienāda ar paraugkopas apjomu:

$$\sum_{i=0}^k n_i = n,$$

$i=1, 2, \dots, k$; k — atsevišķo varianšu klašu skaits.

Nepārtrauktas mainības gadījumā veido klases intervālu tabulu un pēc tam sadala dzīvniekus (variantes), parādot biežumu jeb frekvenci. Šādu variāciju rindu veidošanai vispirms izvēlas klašu skaitu k , kurš var būt 6...12 un vairāk. Ņemot 6 klases, klases intervāls būs tuvs vienai standartnovirzei, bet, ņemot 12 klases, — 0,5 standartnovirzēm. Lielāks klašu skaits dod darbietilpīgākus, bet precīzākus aprēķinus, turpretī mazāks klašu skaits attiecīgi samazina aprēķinu apjomu un arī precizitāti \bar{x} , s .

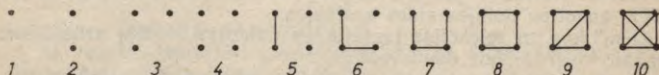
Tad nosaka klases intervālu c , dalot svārstības amplitūdu ar izraudzīto klašu skaitu:

$$c = \frac{x_{\max} - x_{\min}}{k}.$$

Klases intervāla skaitļus cenšas noapaļot līdz veseliem skaitļiem, bet trīszīmju vai četrzīmju skaitļus — līdz tuvākajiem skaitļiem, kuri beidzas ar 0 vai 00. Tas atvieglo gan sadales, gan aprēķinu darbus, nosakot klases centrālo vērtību. Protams, pirmās klases minimālajai robežai jābūt zemākai par x_{\min} . Piemēram, analizējot govju pirmieņu izslaukumu, kad paraugkopa $n=200$, $x_{\min}=1784$, $x_{\max}=4386$ kg, izraudzītais klašu skaits $k=10$, iegūst klases intervālu:

$$c = \frac{4386 - 1784}{10} = 260,2 \text{ kg.}$$

Taču ērtākai grupēšanai un aprēķiniem var ņemt klases intervālu 250 kg, bet pirmās un pēdējās klases robežas attiecīgi 1751...2000 un 4251...4500. Klašu robežas sakārto līdz tādai klasei, kura ietver maksimālo varianti (x_{\max}). Tālāk variantes sadala pa klasēm, izmantojot attiecīgos ierakstus dzīvnieku kartītēs vai uzskaites žurnālā. Ikvienu varianti ieskaita attiecīgajā klasē, lietojot desmitnieku skaitīšanai punktu un svītriņu atzīmes:



Sadali beidzot, frekvences ailē summē varianšu skaitu un pārbauda, vai šī summa atbilst paraugkopas apjomam. Tādējādi izveido empiriska sadalījuma rindu. Uzskatāmībai to var attēlot grafiski kā histogrammu vai poligonu. Laukumu, ko ierobežo sadalījuma līkne un abscisu ass, sauc par sadalījumu jeb varbūtību laukumu, kuru matemātiski var aplēst kopumā un pa daļām (dispersijas komponentiem).

Sadalījuma likne dod priekšstatu par pētāmās pazīmes mainību un paraugkopas izlīdzinātību vai viendabīgumu. Empīriskā sadalījuma liknes var būt simetriskas, asimetriskas, ar ekscesu, ar divām un vairākām virsotnēm. Divvirsotņu likne parasti rodas tad, kad paraugkopa pārstāv divas dažādas ģenerālkopas jeb nevienlīdzīgu dzīvnieku populāciju. Sadalījuma grafiķiskais attēls ir obligāts, jo palīdz izvairīties no kļūdām tālākajā matemātiskajā apstrādē un interpretācijā, ja ir asimetriskas līknes. Pēc asimetriskām līknēm var spriest par izlases virzienu dotajā pazīmē.

1.3. VARIĀCIJU STATISTISKIE RĀDĪTĀJI

Paraugkopas pazīmju mainību raksturo vairāki parametri: vidējais aritmētiskais, izkliedes rādītāji (standartnovirze, dispersija, variācijas koeficients), svārstību amplitūda, svārstību robežas. To pareizai noteikšanai, interpretācijai un lietošanai jāpievērš sevišķi liela uzmanība.

1.3.1. Vidējais aritmētiskais

Vidējais aritmētiskais ir visbiežāk lietojamais statistiskais parametrs, kas atspoguļo pazīmes vidējo vērtību. Paraugkopas vidējo aritmētisko apzīmē ar \bar{x} , bet ģenerālkopas — ar μ (m_i). Izšķir *vienkāršo* un *svērto vidējo aritmētisko*. Tos aprēķina pēc attiecīgām formulām:

$$\text{vienkāršais } \bar{x} = \frac{\sum x_i}{n} \quad \text{jeb } \bar{x} = \frac{1}{n} \sum_i^n x_i,$$

$$\text{svērtais } \bar{x} = \frac{\sum x_i n_i}{n} \quad \text{jeb } \bar{x} = \frac{1}{n} \sum x_i n_i.$$

Vidējais aritmētiskais attiecināms uz pētāmo paraugkopu, bet uz ģenerālkopu to var attiecināt tikai ar zināmu varbūtību, ievērojot tā standartkļūdas vērtību.

Vidējais aritmētiskais raksturo vidējo tipu jeb biežāk sastopamās variāntes pētāmajā pazīmē, kā arī izsaka dzīvnieku populācijas vidējo ģenotipu dotajos vides apstākļos.

Ģenētikas un selekcijas jautājumus iztirzājot, vidējo aritmētisko izmanto visai bieži un daudzveidīgi,

- 1) raksturojot vaislinieku ciltsvērtību pēc pēcnācēju labuma;
- 2) salīdzinot divas vai vairākas paraugkopas;
- 3) nosakot aptuveno dzīvnieku ciltsvērtību

$$\widehat{CV} = (x_i - \bar{x}_p) \cdot h^2 + \bar{P},$$

kur x_i — individa pazīmes vērtība, \bar{P} — populācijas fenotipa vidējais aritmētiskais, \bar{x}_p — ganāmpulka vidējais aritmētiskais;

4) aprēķinot selekcijas efektu jeb pēcnācēju pārkāpumu pār vecākiem;

5) pētot pazīmju dinamiku dažāda vecuma un dažāda dzimuma dzīvniekiem;

6) raksturojot fizioloģisko normu ķermeņa temperatūrai, asins sastāvam, elpošanas un pulsa biežumam utt.

1.3.2. Standartnovirze un dispersija

Standartnovirze ir varianšu izklīdes galvenais rādītājs. Paraugkopas standartnovirzi apzīmē ar s , bet ģenerālkopas — ar σ (sigma). Jo lielāka ir varianšu izklīde ap vidējo aritmētisko, jo lielāka ir standartnovirze.

Varianšu izklīdi ap vidējo aritmētisko visprecīzāk raksturo standartnovirzes kvadrāts jeb dispersija, kuru paraugkopai apzīmē ar s^2 , bet ģenerālkopai — ar σ^2 .

$$s^2 = \frac{\sum_i (x_i - \bar{x})^2}{n-1}$$

Dispersiju sauc arī par *varianci* un apzīmē ar V .

No formulas izriet, ka standartnovirze ir dispersijas kvadrātsakne:

$$s = \sqrt{\frac{\sum_i (x_i - \bar{x})^2}{n-1}}$$

To visai bieži lieto dažādos aprēķinos, kā arī nosakot variācijas koeficientu un standartklūdu.

Lielumu $n-1$ sauc par brīvības pakāpju skaitu un apzīmē ar df (*degree of freedom* — angl.) vai v (\bar{n}). Šī lieluma statistiskā būtība ir tāda, ka viena variāciju rindas locekļa vērtība ir vienlīdzīga vidējam aritmētiskajam, bet šī locekļa vērtību var noteikt, ja ir zināms vidējais aritmētiskais un pārējo locekļu vērtības. Tātad rindas locekļu vērtības var izvēlēties brīvi, izņemot vienu — pēdējo, kura ir atkarīga no pārējo locekļu vērtības summas.

Standartnovirzi visai plaši izmanto ģenētiskos pētījumos un selekcijas prognozēs,

1) nosakot izlases intensitāti (i),

$$i = \frac{SD}{s},$$

kur SD — selekcijas diferenciālis;

2) atrodot teorētiski gaidāmo selekcijas diferenciāli pie izraudzītās izlases intensitātes — $SD = i \cdot s$;

3) aprēķinot minimālās prasības jeb izlases robežas attiecīgajām pazīmēm — $x_{\min} = \bar{x} + u \cdot s$, kur u — abscisas garums no \bar{x} līdz izlases grupas minimālajai vērtībai;

4) parādot fizioloģiskās normas robežas dažādām organisma īpašībām (ķermeņa temperatūrai, elpošanai, pulsam, asins sastāvam utt.).

Sai nolūkā vidējam aritmētiskajam pieskaita vai atskaita 2 standartnovirzes:

$$\bar{x} - 2s \leq N \leq \bar{x} + 2s.$$

Piemēram, cilvēka ķermeņa temperatūra $\bar{x}=36,7^{\circ}\text{C}$, $s=0,1^{\circ}\text{C}$, bet normas robežas $N=36,7\pm 0,2$, resp., $36,5 \dots 36,9^{\circ}\text{C}$.

Standartnovirzi plaši izmanto arī izmēģinājumos, plānojot nepieciešamo izmēģinājumu dzīvnieku grupas apjomu jeb atkārtojumu skaitu:

$$n = \frac{t^2 \cdot s^2}{\Delta^2},$$

kur t — Stjudenta kritērijs, n — nepieciešamais paraugkopas apjoms, s^2 — dispersija, Δ^2 — sagaidāmā precizitāte jeb novirze ($\mu - \bar{x}$).

1.3.3. Variācijas koeficients

Variācijas koeficients ir standartnovirzes attiecība pret vidējo aritmētisko, kas izteikta procentos. Paraugkopas variācijas koeficientu apzīmē ar $s\%$, bet ģenerālkopas — ar $\sigma\%$.

$$s\% = \frac{s \cdot 100}{\bar{x}}.$$

To ērti lietot dažādu pazīmju mainības salīdzināšanai, piemēram:

	\bar{x}	s	$s\%$
Govju izslaukums (kg)	4000	800	20
Govju dzīvmasa (kg)	500	60	12
Govju skauستا augstums (cm)	130	13	10
Piena tauku saturs (%)	4,0	0,2	5

Aitkopībā, pētot vilnas smalkumu, to dēvē par izlīdzinātības koeficientu, bet selekcionāri to pieņem par šķirnes ganāmpulku konsolidācijas jeb vientipiskuma rādītāju konkrētajā pazīmē.

Bioloģiskos pētījumos noskaidrots, ka dzīvībai nozīmīgākām īpašībām ir mazāka mainība. Lielāka mainība turpreti ir organisma īpašībām, kuras tieši ietekmē dažādi vides apstākļi, kā arī pazīmēm, kas vēlāk veidojas ontogēnēzē, selekcijai pakļautajās populācijās utt. Variācijas koeficientu bieži izmanto izmēģinājumu plānošanā un rezultātu salīdzināšanā. Ar tā starpniecību nosaka paraugkopu nepieciešamo apjomu un salīdzina mainību ar literatūrā publicētajiem datiem. Ja līdzīgos pētījumos variācijas koeficients ir ļoti atšķirīgs, tad tas liecina, ka vai nu pieļautas rupjas kļūdas eksperimentā (nepietiekams paraugkopas apjoms, mērīšanas un aprēķinu kļūdas), vai arī ir būtiskas izmaiņas pazīmes izkliedē, tādēļ jānoskaidro atšķirības cēloņi.

1.3.4. Svārstību robežas un amplitūda

Svārstību robežas jeb limiti (*lim*) nav pastāvīgas un dod tikai aptuvenu priekšstatu par izkliedi. Palielinoties paraugkopas apjomam, paplašinās arī svārstību robežas. Dažkārt līdzīga apjoma

paraugkopām lim un \bar{x} ir vienādi, bet to varianšu sadalījums un standartnovirzes atšķirīgi. Šī iemesla dēļ matemātiķi lim bieži vien ignorē, bet biologi ar tiem raksturo populācijas locekļu adaptācijas spēju konkrētajā vidē. Lopkopībā dzīvniekus ar rekorda ražību uzskata par optimālas gēnu kombinācijas rezultātu un cenšas ar selekciju to panākt daudziem dzīvniekiem.

Biometrijā dažkārt lim izmanto standartnovirzes vērtības aptuvenai noteikšanai, vadoties no amplitūdas ($A = x_{\max} - x_{\min}$) un standartnovirzes sakarībām (pēc K. Pīrsona):

n	5	10	25	100
s	0,45A	0,32A	0,26A	0,20A

Šādu sakarību ievērojot, var izvairīties no rupjas kļūdas, it sevišķi tad, ja standartnovirze ir decimāldaļskaitlis. Jāatceras, ka, paraugkopas apjomam palielinoties, amplitūda arī palielinās, bet standartnovirzes vērtība samazinās. Analogiski ar lim starpniecību var aptuveni aprēķināt variācijas koeficientu.

1.3.5. Reprēzentācijas kļūda

Izmēģinājumos sastopamas dažāda rakstura kļūdas: mērīšanas, pārrakstīšanās, aprēķinu un reprēzentācijas kļūdas jeb standartkļūdas. Pirmās trīs kļūdas ir novēršamas metodiski, lietojot pareizus mērinstrumentus, salīdzinot pārrakstīto ar oriģinālo, ar atkārtojumiem, kontrolējot aprēķinu pareizību. Reprēzentācijas kļūda ir dabiska un izriet no paraugkopas un ģenerālkopas parametru noteiktām attiecībām.

Vidējā aritmētiskā reprēzentācijas kļūdu aprēķina pēc formulas:

$$s_{\bar{x}} = \frac{s}{\sqrt{n}}$$

Vidējo aritmētisko vienmēr raksta kopā ar tā reprēzentācijas kļūdu, proti, $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$. Tā raksturo paraugkopas vidējā aritmētiskā novirzi no

ģenerālkopas vidējā aritmētiskā. Piemēram, no 1000 govju ganāmpulka noteiktā 1 govys vidējā dzīvmasa 100 govju paraugkopai ir 500 ± 5 kg. Tas nozīmē, ka paraugkopas govys vidējā dzīvmasa — 500 kg — nedaudz atšķiras no ģenerālkopas govys vidējās dzīvmasas un atrodas 495...505 kg robežās ar ticamības varbūtību $p < 0,05$. Vidējā aritmētiskā standartkļūdu bieži izmanto, salīdzinot divas paraugkopas, nosakot to vidējo atšķirības būtiskumu. Tādā gadījumā vispirms nosaka Stjudenta kritēriju jeb differences testu t_d :

$$t_d = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{\sqrt{s_{\bar{x}_1}^2 + s_{\bar{x}_2}^2}}$$

Tālāk, ņemot vērā paraugkopu apjomus jeb brīvības pakāpju skaitu $df = n_1 + n_2 - 2$, tabulās atrod atšķirības būtiskuma pakāpi.

Ja salīdzināmo paraugkopu apjomi ir vienādi, tad standartklūda atspoguļo to mainības relatīvās atšķirības. Ertākai standartklūdu savstarpējai salīdzināšanai, it sevišķi dažādām pazīmēm aprēķina to relatīvās vērtības procentos:

$$s_{\bar{x}} \% = \frac{s_{\bar{x}}}{\bar{x}} 100.$$

A. Dospehovs šo rādītāju iesaka lietot izmēģinājumu precizitātes novērtēšanai, piemēram, paraugkopas vidējā aritmētiskā precizitātes noteikšanai. Pie tam uzskata, ka izmēģinājumu precizitāte ir laba, ja $s_{\bar{x}} \% = 2$, vidēji precīza, ja $2,0 < s_{\bar{x}} \% < 5$, un kļūdaina, ja $s_{\bar{x}} \% > 5$. Tehniskos mērījumos prasa, lai vienmēr $s_{\bar{x}} \% < 1\%$. Ar šī parametra un variācijas koeficienta vērtībām var noteikt nepieciešamo paraugkopas apjomu, plānojot izmēģinājumus ar noteiktu precizitāti, lai divu paraugkopu vidējo aritmētisko atšķirība būtu būtiska.

1.4. NOTIKUMA VARBŪTĪBAS LIKUMSAKARĪBAS

Ģenētiskiem un bioloģiskiem notikumiem piemīt varbūtējs jeb stohastisks raksturs, ko var pētīt populācijās vai to paraugkopās. Piemēram, krustojot heterozigotiskus vecākus pēc viena gēnu pāra $Aa \times Aa$, dažādu genotipu frekvence izveidosies $0,25AA + 0,50Aa + 0,25aa$. Taču atsevišķās mazās ģimenēs no heterozigotiskiem vecākiem visi pēcnācēji var būt tikai vientipiski (AA , Aa vai aa). Paplašinot pētījumus populācijā, minēto triju genotipu frekvences sasniegs teorētiski gaidāmo skaldīšanos.

Notikuma A varbūtība $P(A)$ ir notikuma A labvēlīgo gadījumu skaita m attiecība pret kopējo novērojumu skaitu n , ja atsevišķie gadījumi ir nesavienojami un vienādi iespējami, t. i.,

$$P(A) = \frac{m}{n}.$$

Notikumus A un B sauc par nesavienojamiem, ja nav iespējama to vienlaicīga iestāšanās, piemēram, alternatīvām pazīmēm: tols vai ragains, melns vai sarkanbrūns, tēviņš vai mātīte, dzīvs vai miris utt.

Notikuma relatīvo frekvenci p iespējams noteikt, atkārtojot izmēģinājumu daudzkārt. To aprēķina pēc formulas

$$p = \frac{m}{n}.$$

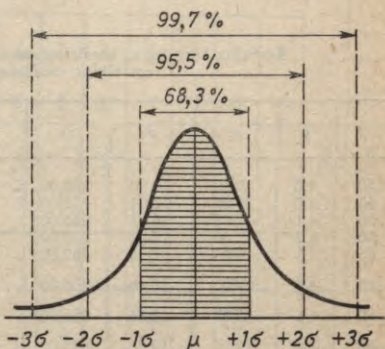
Tā, palielinoties jaundzimušo dzīvnieku skaitam, vīrišķo un sievišķo pēcnācēju relatīvā frekvence tuvojas varbūtībai 0,5.

Jebkura notikuma varbūtība atrodas robežās no 0 līdz 1 jeb $0 < P(A) < 1$. Alternatīvo notikumu varbūtību summa vienlīdzīga vienam. Ja notikumu varbūtība ir pietiekami liela, tad tāds notikums sauc par būtiskiem jeb ticamiem notikumiem. Varbūtību, kas raksturo izmēģinājumu rezultātu ticamību, sauc par

ticamības varbūtību. To izsaka ar skaitļiem $P > 0,95$, $0,99$ vai $0,999$. Ticamības varbūtības vietā visai bieži lieto pretējo izteiksmi — būtiskuma līmeni jeb varbūtības nozīmīgumu $p = 1 - P$, t. i., $p = 1 - 0,95 = 0,05$ vai attiecīgi $0,01$ un $0,001$. Bioloģiskajos pētījumos iegūtie rezultāti ir pietiekami ticami, ja $P > 0,95$, jeb būtiski, ja $p < 0,05$.

Varbūtība, kas vienlīdzīga nullei ($P = 0$), nozīmē, ka dotais notikums nav iespējams. Piemēram, nevar piedzimt bērns ar asins grupu A, ja tēvs un māte ir homozigotiski ar asins grupu 0. Un otrādi — varbūtība $P = 1$ nozīmē, ka notikums ir neizbēgams, piemēram, iepriekš minēto vecāku bērnam būs asins grupa 0. Divu pretēju notikumu varbūtību summa ir 1. Piemēram, ja kādas pilsētas populācijā cilvēkiem konstatēta šāda asins grupu frekvence: A grupai = $0,43$; 0 grupai = $0,40$, tad varbūtība konstatēt A un 0 alēles ir $0,83$ ($0,43 + 0,40$). Divu neatkarīgu notikumu vienlaicīgas parādīšanās varbūtība vienlīdzīga to varbūtību reizinājumam: $P_{AB} = P_A \cdot P_B$. Piemēram, govju ganāmpulkā, kur sastopami melni un sarkanbrūni, ragaini un toli dzīvnieki, ir konstatēta frekvence: sarkanbrūnie $0,4$ un tolie $0,5$. Varbūtība sastapt sarkanbrūnus tolus dzīvniekus vienlīdzīga $0,4 \cdot 0,5 = 0,20$. Ja divu nesavienojamu notikumu varbūtības relatīvās frekvences ir p un q , tad $p + q = 1$, bet to dažādo kombināciju frekvence veido binomiālo sadalījumu $(p + q)^n$ jeb normālā sadalījuma likni. Binomiālais sadalījums $(p + q)^n$ ir normāls tikai tad, ja $n \rightarrow \infty$, bet $p = q = 0,5$. Seit p ir kvalitatīvās pazīmes relatīvā frekvence jeb parādīšanās vidējā varbūtība. Šāda likumsakarība kļūst par pamatu arī kvantitatīvo (poligēno) pazīmju mainības un iedzimšanas pētījumiem ar matemātisko statistiku.

Binomiālā sadalījuma vidējā vērtība $\mu = np$, bet standartnovirze $\sigma = \sqrt{npq}$. To vietā kvantitatīvām pazīmēm var izmantot paraugkopu attiecīgus parametrus \bar{x} un s . Starp vidējo vērtību un izkliedi pastāv likumsakarības, kuras parādītas 1. attēlā. Laukumi zem normālā sadalījuma liknes aptver noteiktu ģenerālkopas daļu — $68,3$, $95,5$ vai $99,7\%$, atrodoties attiecīgi intervālos $\mu \pm \sigma$, $\mu \pm 2\sigma$ vai $\mu \pm 3\sigma$. Šīs likumsakarības sauc arī par vienas, divu vai triju standartnoviržu likumiem. Normālā sadalījuma matemātiskā analīze dod selekcijai vajadzīgus teorētiski iespējamus parametrus.



1. att. Normālā sadalījuma likne un standartnovirzes.
Laukums intervālā $\mu \pm 1\sigma$ aptver $68,3\%$, intervālā $\mu \pm 2\sigma$ — $95,5\%$ un intervālā $\mu \pm 3\sigma$ — $99,7\%$ no visiem populācijas indivīdiem vai no visām pazīmes vērtībām.

Vīta Lāča Latv PSR
VALSIS BIBLIOTEKA
8A. 57. 445

1.5. PAZĪMJU KORELĀCIJAS

Organisms ir vienots, un starp tā pazīmēm pastāv noteiktas korelācijas. Mainoties vienai pazīmei, reizē ar to mainās arī citas; atsevišķas pazīmes variēšanu ietekmē citas pazīmes. Tādēļ dzīvnieku pazīmju izpētē korelācijas analīze ir vispiemērotākā metode. Korelācijas analīzi lieto arī, pētot dažādu ārējās vides faktoru ietekmi uz pazīmju variēšanu.

Pazīmju korelācijas nosaka vairāki faktori:

- 1) plejotropija jeb vienu un to pašu gēnu vienlaicīga ietekme uz divām un vairākām pazīmēm;
- 2) saistītā iedzimšana, kad attiecīgo pazīmju gēni novietoti vienā un tai pašā hromosomā;
- 3) fizioloģiskas sakarības starp organisma daļām un īpašībām;
- 4) dotā pazīme ir daļa no veselā, piemēram, govju izslaukums pirmajās 100 dienās un 305 laktācijas dienās, priekšskāju garums un skausta augstums.

Korelācijas analīzei ir liela teorētiska un praktiska nozīme ģenētikā un dzīvnieku selekcijā. Korelācija ir parādība, kad 2 vai vairākas pazīmes mainās savstarpēji sakarīgi, pie tam katrai vienas pazīmes vērtībai atbilst vesels otrās pazīmes vērtību sadalījums.

Atkarībā no sakarības rakstura izšķir *pāru* (divu pazīmju), *daudzfaktoru* un *parciālo korelāciju*.

Atkarībā no formas izšķir *lineāru* un *nelineāru* jeb *liklinijas korelāciju*. Lineārajā korelācijā vienas pazīmes izmaiņām aptuveni atbilst citas pazīmes izmaiņas, it sevišķi indivīdu grupām. Korelācija var būt *pozitīva*, ja, palielinoties vienai pazīmei, attiecīgi palielinās

1. tabula

Aprēķins korelācijas koeficientam starp aitu dzīvmasu (x) un vilnas nocirpumu (y)

x	y	x^2	y^2	xy	
50	4,0	2500	16,00	200,00	$\bar{x} = 56$ $\bar{y} = 4,2$ $n\bar{x}\bar{y} = 2352$ $n\bar{x}^2 = 31360$ $n\bar{y}^2 = 176,4$ $2357,5 - 2352,0$ $r = \frac{5,5}{\sqrt{(31700 - 31360)(176,64 - 176,4)}}$ $r = \frac{5,5}{\sqrt{81,6}} = 0,609$
55	4,2	3025	17,64	231,00	
60	4,1	3600	16,81	246,00	
50	4,2	2500	17,64	210,00	
65	4,5	4225	20,25	292,50	
60	4,3	3600	18,49	258,00	
50	4,1	2500	16,81	205,00	
55	4,4	3025	19,36	242,00	
50	4,0	2500	16,00	200,00	
65	4,2	4225	17,64	273,00	
560	42	31700	176,64	2357,50	

cita, un *negatīva*, ja, vienai pazīmei palielinoties, cita pazīme samazinās. Sakarības pakāpi izsaka korelācijas koeficients r , kura skaitliskā vērtība atrodas intervālā no 0 līdz 1, resp., $-1 < r < 1$. Nosacīti korelācijas ciešumu iedala trīs līmeņos: ciešās korelācijas $r \geq 0,6$, vidēji ciešās — $r = 0,3 \dots 0,5$, vājās — $r < 0,3$.

Korelācijas koeficienta noteikšanai izmanto negrupētus vai grupētus datus, dažos gadījumos to nosaka no dispersijas analīzes kompleksa. Negrupētiem datiem lieto formulu

$$r = \frac{\sum (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sqrt{\sum (x_i - \bar{x})^2 \sum (y_i - \bar{y})^2}} \quad \text{vai} \quad r = \frac{\sum x_i y_i - n \bar{x} \bar{y}}{\sqrt{(\sum x_i^2 - n \bar{x}^2)(\sum y_i^2 - n \bar{y}^2)}}$$

Negrupētu datu korelācijas koeficienta noteikšanas piemērs dots 1. tabulā.

Tātad pastāv aitu dzīvmasas un vilnas nocirpuma ciešā korelācija pie $p < 0,01$.

Analizējot lielas paraugkopas ar pazīmēm, kuru skaitliskās vērtības ir 3, 4 zīmju un lielākas, ja nav skaitļošanas tehnikas, lieto divu saistīto pazīmju grupēšanu korelācijas tabulā jeb režģi. Tas atvieglo aprēķinu, lai gan variāņu grupēšana klasēs samazina aprēķināšanas precizitāti. Sagrupējot datus tabulā, korelācijas koeficientu aprēķina pēc Bravē formulas

$$r = \frac{\sum f a_x a_y - n b_x b_y}{n S_x S_y}$$

2. tabula

Grūšno teļu dzīvmasas x un skausta augstuma y korelācija

y	x										f_y	a_y	
	275 ... 299	300 ... 324	325 ... 349	350 ... 374	375 ... 399	400 ... 424	425 ... 449	450 ... 474	475 ... 499	500 ... 524			525 ... 549
115 ... 116		1			2	1	1					5	-4
117 ... 118	2	1		4	1	2	2					10	-3
119 ... 120			3	2	2	2	2			II		9	-2
121 ... 122		I	3	2	5	4	2	1				17	-1
123 ... 124			1		1	4	8	2				16	A
125 ... 126				1	3	3	5	2	3	IV	1	18	1
127 ... 128		III				3	5	3	3	1	1	15	2
129 ... 130							1	3	1		1	7	3
131 ... 132							1				1	2	4
133 ... 134											1	1	5
\bar{f}_x	2	2	7	9	14	15	27	11	7	3	3	100	x
a_x	-5	-4	-3	-2	-1	A	1	2	3	4	5	x	

Grupētu datu korelācijas aprēķina piemērs dots 2. tabulā, kur apskatīta 2 gadus vecu grūsnu teļu dzīvmasas x un skaušta augstuma y sakarība. Izveidotā režģī izdala katrai variējošai pazīmei modālās klases A un attiecīgo klašu novirzi a_x, a_y no tās. Tālāk veic papildaprēķinus katras pazīmes variācijas parametru noteikšanai, pēc tam papildaprēķinus režģī izveidotos četros kvadrātos.

Korelācijas tabulā izveidojas 4 laukumi: +I, -II, -III, +IV, kuros var iegūt papildaprēķinu summas.

Noviržu un frekvences reizinājumu $f a_x a_y$ summas attiecīgos kvadrātos:

+I	+IV	-II	-III
2·3·5=30	5·1·1= 5	1·4·1=4	1·1·2=2
1·4·4=16	5·1·2=10	2·3·1=6	3·1·1=3
1·3·4=12	1·1·3= 3	2·2·1=4	-5
3·2·3=18	1·1·4= 4	2·1·1=2	
3·1·3= 9	2·2·1= 4	1·2·1=2	
4·3·2=24	3·2·2=12	-18	
2·2·2= 8	3·2·3=18		
2·1·2= 4	3·3·1= 9		
2·4·1= 8	3·3·2=18		
1·3·1= 3	1·3·3= 9	I = +141	
2·2·1= 4	1·4·2= 8	IV = +173	
5·1·1= 5	1·4·3=12	II = -18	
+141	1·4·4=16	III = -5	
	1·5·1= 5	$\Sigma f a_x a_y = 291$	
	1·5·3=15		
	1·5·5=25		
	+173		

Papildaprēķini 2. tabulai

Dzīvmasai x

a_x	=	1	2	3	4	5	$\Sigma f a_x = 13 + 4 + 4 + 5 = 26$
f	+	27	11	7	3	3	$b_x = 26 : 100 = 0,26$
f	-	14	9	7	2	2	$b_x^2 = 0,068$
$f a_x$	+	13	2	0	1	1	$\Sigma f a_x^2 = 41 + 80 + 126 + 80 + 125 = 452$
a_x^2		41	20	14	5	5	$\Sigma f a_x^2 : (n-1) = 452 : 99 = 4,565$
		1	4	9	16	25	$s_x = \pm \sqrt{4,565 - 0,068} = \pm \sqrt{4,497} = \pm 2,12$

Skausta augstumam y

a_y	=	1	2	3	4	5	$\Sigma f a_y = 1 + 12 - 9 - 12 + 5 = -3$
f_y	+	18	15	7	2	1	$b_y = -3 : 100 = -0,03$
f_y	-	17	9	10	5	-	$b_y^2 = 0,0009$
$f a_y$	+	1	6	-3	-3	+1	$\Sigma f a_y^2 = 35 + 96 + 153 + 112 + 25 = 421$
a_y^2		35	24	17	7	1	$\Sigma f a_y^2 : (n-1) = 421 : 99 = 4,2525$
		1	4	9	16	25	$s_y = \pm \sqrt{4,2525 - 0,0009} = \pm \sqrt{4,252} = \pm 2,06$

$$\text{Tātad } r = \frac{\sum f a_x a_y - n b_x b_y}{(n-1) s_x s_y} = \frac{291 - [100 \cdot 0,26(-0,03)]}{99 \cdot 2,12 \cdot 2,06} = 0,675.$$

Korelācijas koeficienta reprezentācijas kļūdu nosaka pēc formulas

$$s_r = \frac{1-r^2}{n}$$

un būtiskumu atrod tabulā, ievērojot brīvības pakāpju skaitu ($v=2n-2$).

Ja grib noskaidrot trīs un vairāk pazīmju sakarības, aprēķina multiplās korelācijas koeficientu R , resp., noskaidro, cik lielu ietekmi uz 1. pazīmi atstāj pārējās pazīmes kopā. Šādā gadījumā izmanto vienkāršos pāru korelācijas koeficientus

$$R = \sqrt{1 - \frac{r}{1-r_{23}^2}},$$

$$R = \sqrt{1 - \frac{r}{1-r_{13}^2}},$$

$$R = \sqrt{1 - \frac{r}{1-r_{12}^2}},$$

kur $r = 1 + 2r_{12}r_{13}r_{23} - r_{12}^2r_{13}^2r_{23}^2$. Tie rāda, cik cieša ir 2. un 3. faktora kopīgā ietekme uz 1. pazīmes variēšanu, 1. un 3. faktora — uz 2. pazīmi vai 1. un 2. faktora — uz 3. pazīmi.

Taču biologus biežāk interesē parciālās korelācijas koeficients

$$r_{12\cdot3} = \frac{r_{12} - r_{13} \cdot r_{23}}{\sqrt{(1-r_{13}^2)(1-r_{23}^2)}}.$$

Parciālās korelācijas koeficients eliminē 3. faktora ietekmi, resp., pieņem to par konstantu lielumu, aprēķinot 1. un 2. pazīmes sakarību jeb to savstarpējo ietekmi. Piemēram, pētot korelāciju starp asinsspiedienu (1), holesterīna saturu asinīs (2) un cilvēka vecumu (3), konstatētas pāru korelācijas: $r_{12}=0,25$; $r_{13}=0,33$; $r_{23}=0,51$. Acīmredzot līdz ar vecumu pieaug gan asinsspiediens, gan holesterīna koncentrācija. Rodas jautājums, vai 1. un 2. pazīmes korelācija ir vecuma funkcija, vai to sakarība pastāv jebkurā vecumā. Vecuma ietekmi eliminējot, $r_{12\cdot3}=0,12$, t. i., savstarpējā sakarība ir vāja un lielāka loma ir vecumam. Tādējādi pētāmajā paraugkopā neizdevās pierādīt sakarību starp asinsspiedienu un holesterīna saturu asinīs.

Korelācijas analīzi visai plaši lieto ģenētikā un selekcijā:

1) pazīmju fenotipiskās korelācijas noteikšanai populācijas locekļiem;

2) ģenētiskās korelācijas novērtēšanai;

3) dažādu vides faktoru ietekmes noskaidrošanai;

4) korelējošā selekcijas efekta prognozēšanai utt.

Korelācijas koeficientus interpretējot, vispirms jāatceras korelatīvās mainības būtība un iespēja noteikt cēloni un sekas, ietekmētāj-faktoru un atkarīgās pazīmes mainību. Piemēram, starp govju krūšu apkārtmēru un dzīvmasu pastāv cieša pozitīva sakarība $r=0,9$, tādēļ koeficienta kvadrātu $r^2=0,9^2=0,81$ var uzskatīt par determinācijas koeficientu jeb dispersijas komponentu. Tātad govju dzīvmasas mainība par 81% ir atkarīga no krūšu apkārtmēra mainības, bet pārējo faktoru ietekme sastāda $1-r^2$ jeb 19%.

Cits piemērs. Starp govju ganāmpulka vidējo izslaukumu un ēdināšanas līmeni jeb gadā patērēto barības daudzumu pastāv korelācija 0,80 jeb $r^2=0,64$, resp., ganāmpulka izslaukumu starpība par 64% atkarīga no ēdināšanas un par 36% no citiem nenoskaidrotiem faktoriem. Protams, dažkārt grūti noteikt, kas ir cēlonis un sekas starp diviem atkarīgiem mainīgiem lielumiem, piemēram, vai, vairāk ēdot, govīs kļūst produktīvākas, vai ģenētiski produktīvākas govīs spēj vairāk uzņemt barību. Pareizu spriedumu šeit var dot speciālie izmēģinājumi par īpašību fizioloģiskajām sakarībām. Dotajā gadījumā ražotspējas potenciāls izraisa lielāku ēstgribu.

Divas pazīmes variē neatkarīgi, ja to korelācijas koeficients tuvojas nullei. Korelācijas koeficients rāda, cik cieša ir sakarība, bet atkarīgo pazīmju skaitliskās attiecības atspoguļo regresijas koeficients. Lineārās sakarības regresijas koeficienta formulas ir

$$b_{x/y} = r \frac{s_x}{s_y} \quad \text{vai} \quad b_{y/x} = r \frac{s_y}{s_x}.$$

Izmantojot aprēķinu datus korelācijas analizē, regresijas koeficientu var noteikt pēc formulām

$$\text{negrupētiem datiem} \quad b_{x/y} = \frac{\sum (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sum (y_i - \bar{y})^2},$$

$$\text{grupētajiem datiem} \quad b_{x/y} = \frac{\sum a_x a_y - n b_x b_y}{n s_y}.$$

Lineārās regresijas koeficients rāda, par kādu lielumu vidēji izmainās otra atkarīgā pazīme, ja pirmā izmainās par vienu vienību. Piemēram, dzīvmasas regresija pēc govju krūšu apkārtmēra ir 5 kg/cm, resp., dotajā paraugkopā krūšu apkārtmēram novirzoties par 1 cm no vidējā, atbilstoši palielinās vai samazinās dzīvmasa govīm vidēji par 5 kg jeb uz 10 cm par 50 kg. Izmantojot zināmus vidējos aritmētiskos \bar{x} un \bar{y} un regresijas koeficientus, var izdarīt aprēķinus pēc regresijas vienādojuma:

$$y = \bar{y} + b_{y/x}(x - \bar{x}) \quad \text{vai} \quad x = \bar{x} + b_{x/y}(y - \bar{y}).$$

Piemēram, ja kādā ganāmpulkā govju vidējā dzīvmasa $\bar{x}=570$ kg, bet krūšu apkārtmērs $\bar{y}=190$ cm, $b_{x/y}=5$, tad govīm ar krūšu apkārtmēru 180 cm dzīvmasa $x=570+5(180-190)=520$ kg.

Sādus aprēķinus izmanto lineārās regresijas liknes grafiskai konstruēšanai un viena mainīgā lieluma noteikšanai pēc otra atkarīgā mainīgā lieluma.

Jēdzienu regresiju bioloģiskajā izpratnē pirmais nopamatoja F. Galtons. Pētot auguma iedzimšanu Londonas iedzīvotāju populā-

cijā, viņš konstatēja, ka gariem vecākiem nav tikpat liela auguma pēcnācēju, bet maza auguma vecākiem ir par tiem nedaudz lielāki pēcnācēji. Visos gadījumos pēcnācējiem ir tieksme tuvināties populācijas vidējam aritmētiskajam, resp., *pēcnācēji regresē pie populācijas vidējā aritmētiskā*. Bioloģiskās regresijas likums ir universāls, jo vidējais tips ir piemērotākais jeb stabilākais dotajos vides apstākļos salīdzinājumā ar ekstremālās novirzes īpatņiem. Samērā cieša korelācija starp pēcnācēju un vecāku pazīmi norāda uz šīs pazīmes mainības ģenētisko nosacītību. Ja kādai pazīmei pēcnācēju—vecāku korelācija ir vāja, tad tās variēšana neģenētisko faktoru ietekmē ir liela. Protams, šāda interpretācija iespējama tikai tad, ja novērojumu ir ļoti daudz.

Regresijas koeficientus bieži lieto arī divu atkarīgo pazīmju noteikšanas tabulu vai nomogrammu konstruēšanai, iedzimstamības koeficienta noteikšanai u. c.

Taču bioloģiskajos pētījumos biežāk sastopamas liklīniju korelācijas un regresijas, kuras grafišķi attēlo ar parabolām vai hiperbolām. Parabolu līknes nosaka pēc šādas sakarības: $y = a + bx + cx^2$; a , b un c vērtības aprēķinot pēc vienādojumu sistēmas.

1.6. RANGU KORELĀCIJA PĒC K. SPIRMENA

Dažos gadījumos kvantitatīvās pazīmes nepadodas precīzai mērīšanai vai arī pazīmju pāri izteikti kodētos skaitļos. Tad paraugkopas dzīvniekus sakārto rangos. Piemēram, vienu un to pašu vaislinieku novērtējums veikts dažādos gados vai dažādās saimniecībās.

3. tabula

Rangu korelācijas koeficienta aprēķins starp aitu dzīvmasu x un vilnas nocīrpumu y

Dzīvmasa (kg) x	Ranga skaitlis x_i	Nocīrpums (kg) y	Ranga skaitlis y_i	Rangu difference $y_i - x_i$	Diferences kvadrāts $(x_i - y_i)^2$
50	8,5	4,0	9,5	+1,0	1,00
50	8,5	4,2	5	-3,5	12,25
50	8,5	4,1	7,5	-1,0	1,00
50	8,5	4,0	9,5	+1,0	1,00
55	5,5	4,2	5	-0,5	0,25
55	5,5	4,4	2	-3,5	12,25
60	3,5	4,1	7,5	+4,0	16,00
60	3,5	4,3	3	-0,5	0,25
65	1,5	4,2	5	+3,5	12,25
65	1,5	4,5	1	-0,5	0,25
—	55,0	—	55	0,0	56,50

$$r_s = 1 - \frac{6 \cdot 56,50}{10(10^2 - 1)} = 1 - \frac{339}{990} = 1 - 0,34 = 0,66.$$

Tos sakārto rangu kārtībā pēc rezultāta pirmajā (x_i) un otrajā novērtējumā (y_i). Pēc šāda rangu sakārtojuma aprēķina Spirmena rangu korelācijas koeficientu:

$$r_s = 1 - \frac{6 \sum (x_i - y_i)^2}{n(n^2 - 1)},$$

kur x_i un y_i ir vaislinieku rangi pirmajā un otrajā novērtējumā, n — novērtēto vaislinieku skaits.

Analoģiski var noteikt vaislinieku ciltsvērtības dažādu novērtēšanas metožu saskanību jeb efektivitāti. Divu dažādu pazīmju rangu korelācijas koeficienta noteikšanas piemērs dots 3. tabulā.

Abos gadījumos (sk. 1. tabulu) parastais korelācijas koeficients un rangu korelācijas koeficients saskan.

1.7. HĪ KVADRĀTA KRITĒRIJS

Darba hipotēzes un novērojumu faktisko rezultātu atbilstības noteikšanai K. Pirsons 1900. gadā ieteica hī kvadrāta (χ^2) metodi. To lieto galvenokārt hibridoloģiskajā analizē, lai noteiktu novēroto skaldīšanās rezultātu atbilstību G. Mendēļa atklātajiem likumiem.

Ar šo metodi nosaka empīriskā un normālā sadalījuma atbilstību variācijas rindās, kā arī dzimušo vīrišķo un sievišķo pēcnācēju skaitliskās attiecības novirzes būtiskumu un atbilstību darba hipotēzei. Biologi un mediķi hī kvadrāta metodi izmanto dažādu vakcinu un ārstniecības līdzekļu lietošanas efektivitātes novērtēšanai pēc to iedarbības rezultātiem: dzīvs vai miris, vesels vai slimš utt.

Sīs metodes būtību izsaka sakarība

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^n \frac{(n_f - n_t)^2}{n_t},$$

kur n_f — faktiski novērotā frekvence, n_t — teorētiski sagaidāmā frekvence.

4. tabula

Šorthorņu šķirnes govju skaldīšanās F_2 paaudzē pēc apmatojuma krāsas

Frekvence		Diference $d = n_f - n_t$	$d^2 = (n_f - n_t)^2$	$\frac{(n_f - n_t)^2}{n_t}$
novērotā n_f	teorētiskā n_t			
7	5,5	1,5	2,25	0,409
9	11,0	-2,0	4,00	0,364
6	5,5	0,5	0,25	0,045
22	22,0	0,0	—	$\chi^2 = 0,818$

Hī kvadrāta (χ^2) vērtības

Brīvības pakāpju skaits	Būtiskuma līmenis p					
	0,70	0,50	0,30	0,10	0,05	0,01
1	0,15	0,45	1,07	2,71	3,84	6,63
2	0,71	1,39	2,41	4,61	5,99	9,21
3	1,42	2,37	3,67	6,25	7,81	11,3
4	2,19	3,36	4,88	7,78	9,49	13,3
5	3,00	4,35	6,06	9,24	11,1	15,1
6	3,83	5,35	7,23	10,6	12,6	16,8
7	4,67	6,35	8,38	12,0	14,1	18,5
8	5,53	7,34	9,52	13,4	15,5	20,1
9	6,39	8,34	10,7	14,7	16,9	21,7
10	7,27	9,34	11,8	16,0	18,3	23,2

Tomēr hī kvadrāta lietošanai pastāv vairāki ierobežojumi:

- 1) vajadzīgs pietiekami liels novērojumu apjoms $n > 20 \dots 30$;
- 2) klašu skaitam jābūt nelielam;
- 3) frekvencei klasēs jābūt ne mazākai par 5;
- 4) aprēķinos jābūt tikai absolūtiem frekvences skaitļiem.

Nulles hipotēze izsaka, ka empiriskais un teorētiskais sadalījums neatšķiras, resp., ja $\chi^2 = 0$, tad ir pilnīga saskanība. Hibridu skaldišanās pārbaudes piemērs dots 4. tabulā. Sorthorņu šķirnes govīm sastopama baltā, salnā un sarkanbrūnā apmatojuma krāsa. Otrajā hibridu paaudzē F_2 no 22 dzīvniekiem 7 bija balti, 6 sarkanbrūni un 9 salni. Vai šajā gadījumā skaldišanās F_2 paaudzē atbilst fenotipu attiecībai 1:2:1, resp., vai rezultāti un hipotēze saskan?

Brīvības pakāpju skaits $3 - 1 = 2$. Aprēķinātā χ^2 vērtība (0,818) atrodas robežās starp 0,71 un 1,39, ja $p = 0,70 \dots 0,50$ (5. tabula). Šī vērtība ir lielāka par 5,99, ja $p \leq 0,05$ (5. tabula). Līdz ar to skaldišanās rezultāts tikai daļēji saskan ar hipotēzi. Lai gūtu būtiskus rezultātus, nepieciešams palielināt novērojumu apjomu.

2. Citogēnētika

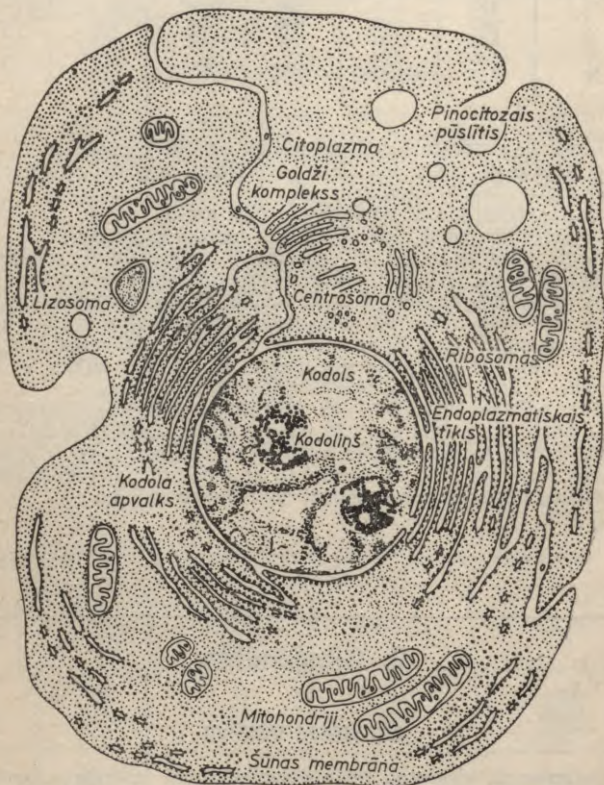
2.1. ŠUNAS UZBŪVE

Gaismas un elektronu mikroskopu pētījumi ievērojami padziļināja zināšanas par šūnas uzbūvi un to komponentu lomu dažādos dzīvības ciklos. Šūnas vispārējās uzbūves shēma parādīta 2. attēlā.

Somatisko šūnu un dzimumšūnu uzbūve pamatā ir līdzīga. No ārpuses tās klāj membrāna jeb apvalks, tajās ir kodols ar membrānu un citoplazma ar organellām. Mūsdienu citogenētika pēta galvenokārt hromosomu uzbūvi un funkcijas, to pārmaiņas cēloņus un sekas.

Sūnās notiek vielu maiņa un makromolekulu sintēze no vienkāršākiem savienojumiem. Tās spēj sevi atražot jeb vairoties. Sūna eksistē kā sarežģīta atklāta pašregulējoša sistēma, kura funkcionē kā vesela vienība.

Kodols koordinē visas šūnas funkcijas. Tam ir komplicēta uzbūve, kura mainās šūnas dzīvības ciklos. Porainā membrāna regulē



2. att. Sūnas uzbūves shēma pēc elektronmikroskopijas datiem.

kodola un citoplazmas vielu apmaiņu. Kodolā atrodas hromosomas, viens vai vairāki kodoliņi un karioplazma. Kodoliņi saistīti ar hromosomām un piedalās ribonukleīnskābju (RNS) sintēzē, it īpaši ribosomālās RNS (rRNS) sintēzē.

Citoplazma sastāv no šķidrums un organelām. Tā ietver membrānu sistēmu — endoplazmatisko tīklu jeb šūnas kanalizācijas sistēmu, kas savieno kodola un šūnas membrānas. Tur izvietotas arī ribosomas, notiek šūnas vielu maiņa un transportēšana. Bez tam citoplazma caurausta ar citoplazmatiskiem pavedieniem un mikrocaurulītēm, kas izveido šūnas skeletu un kustību mehānismu, nodrošinot hromosomu pārvietošanu, šūnām daloties.

Citoplazmā atrodas dažādas organelas: mitohondriji, plastīdas, centrosoma, lizosomas un Goldži komplekss.

Mitohondrijos ir fermenti, un tie notiek enerģijas atbrīvošana Krebsa cikla reakcijās, kā arī daļēji fermentu un olbaltumvielu sintēze. Tādējādi mitohondriji spēj sevi atražot. Dažādām bioloģiskām sugām un dažādiem audiem mitohondriji ir atšķirīgi gan pēc lieluma, gan formas, gan arī pēc biosintēzes; tie var mainīties atkarībā no šūnas funkcionālā stāvokļa.

Plastīdas (*hloroplasti, leukoplasti, hromoplasti*) atrodas augu šūnās, un arī tām ir komplicēta uzbūve. Tās nodrošina fotosintēzi, cietes un pigmentu veidošanos, kā arī lipīdu, nukleīnskābju un olbaltumvielu sintēzi. Tās spēj sevi reproducēt un pārveidoties, tādēļ tām ir arī ģenētiska loma.

Ribosomas atrodas uz endoplazmatiskā tīkla virsmas, kodolā, plastīdās un mitohondrijos. Tajās notiek specifisko olbaltumvielu un fermentu sintēze, ko kontrolē kodols.

Lizosomas konstatētas dzīvnieku šūnās. Tās satur dažus fermentus un piedalās vielu maiņā, noārdot makromolekulas līdz sīkākām daļiņām, kuras tālāk oksidē mitohondriju fermenti.

Centrosoma (šūnas centrs) sastāv no centriolām un centrosfēras. Tā veido vārpstas aparātu hromosomu attālināšanai, kodolam daloties.

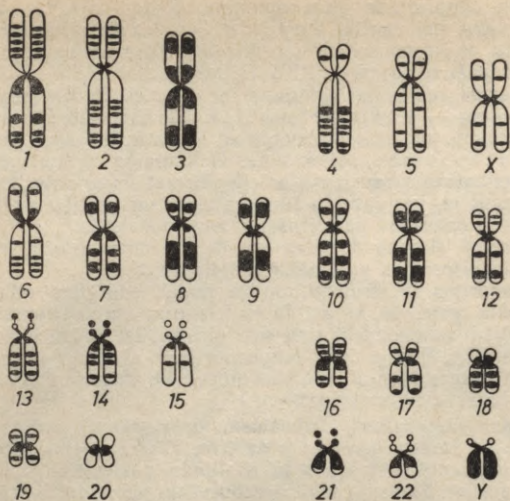
Šūnas membrāna nodrošina aizsardzību, vielu caurlaidi pēc izvēles un vielu apmaiņu ar apkārtējo vidi (starpšūnu šķidrumu).

Goldži komplekss ir saistīts ar šūnas membrānu sistēmu. Šeit noslēdzas specifisko produktu sintēze, notiek to uzkrāšana un izvadīšana no šūnas.

Tādējādi šūna funkcionē kā vesela sistēma, kurā vadošā loma ir kodolam. Ģenētiski nozīmīgi ir visi šūnas komponenti, kuri spēj pašproducēties un dalīšanās procesā sadalīties pa meitšūnām (hromosomas, mitohondriji, plastīdas u. c.).

2.2. HROMOSOMU UZBŪVE UN ĪPAŠĪBAS

No visiem šūnu komponentiem vispilnīgāk izpētītas ir hromosomas, kurām ir vislielākā nozīme šūnu vairošanās un iedzimtības procesos, kā arī visās šūnas dzīvības norisēs. Hromosomu izpētei



3. att. Cilvēka kariotips.
Redzami Gimzas diski, diferencēti krāsojot hromosomas.

6. tabula

Hromosomu diploidālais skaits ($2n$) dažādām sugām

Sugas	$2n$	Sugas	$2n$
Cilvēks (<i>Homo sapiens</i>)	46	Vista (<i>Gallus gallus</i>)	78
Zirgs (<i>Equus caballus</i>)	64	Pile (<i>Anas platyrhynchos</i>)	80
Ezelis (<i>Equus asinus</i>)	62	Zoss (<i>Anser anser</i>)	80
Govs (<i>Bos taurus</i>)	60	Balodis (<i>Columba livia</i>)	80
Kaza (<i>Capra hircus</i>)	60	Kanārijputniņš (<i>Serinus canaria</i>)	80
Mājas cūka (<i>Sus scrofa</i>)	38	Zidvērpe (<i>Bombyx mori</i>)	28, 56
Meža cūka (<i>Sus scrofa</i>)	36	Medus bite (<i>Apis mellifera</i>)	16, 32
Mājas aita (<i>Ovis aries</i>)	54	Augļu mušiņa (<i>Drosophila melanogaster</i>)	8
Trusis (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)	44	Istabas muša (<i>Musca domestica</i>)	12
Suns (<i>Canis familiaris</i>)	78	Karpa (<i>Cyprinus carpio</i>)	104
Lapsa (<i>Vulpes vulpes</i>)	38	Upes asaris (<i>Perca fluviatilis</i>)	28
Polārlapsa (<i>Alopex lagopus</i>)	50	Kartupeļi (<i>Solanum tuberosum</i>)	48
Amerikas ūdele (<i>Lutreola vison</i>)	30	Mikstie kvieši (<i>Triticum aestivum</i>)	42
Nutrija (<i>Myocastor coypus</i>)	42	Zirņi (<i>Pisum sativum</i>)	14
Kaķis (<i>Felis catus</i>)	38	Kukurūza (<i>Zea mays</i>)	20

izmanto kaulu smadzeņu šūnas vai perifēro asiņu leukocītus, kuri bieži dalās. Šūnas apstrādā, fiksē, krāso un pēc tam mikroskopē. Zinātniskajās laboratorijās tās apstrādā ar fluorescējošām vielām (akrihinu) vai diferencēti krāso ar Gimzas krāsvielu (veidojas Gimzas diski). Pēc apstrādes vai krāsošanas iespējams precīzi atšķirt un identificēt atsevišķas hromosomas, konstatēt dažādas to uzbūves izmaiņas un pat tās analizēt ar elektronisko skaitļotāju palīdzību.

Katram indivīdam nosaka kariotipu, apskatot vismaz 50 metafāzes plātnes. Rezultātus fotografē vai zīmē, tālāk pēc hromosomu lieluma un uzbūves atveido sugas kariotipu (3. att.).

Hromosomām raksturīgas trīs svarīgas īpašības.

1. Katrai bioloģiskai sugai ir relatīvi pastāvīgs hromosomu skaits (6. tabula) un to uzbūve. Mainoties hromosomu skaitam vai uzbūvei, rodas iedzimstošas pārmaiņas — mutācijas.

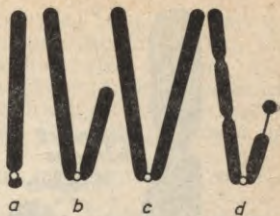
2. Ikvienam indivīdam somatiskajās šūnās atrodas divkārtš hromosomu komplekts jeb diploidāls hromosomu skaits ($2n$). Viens hromosomu komplekts ir saņemts ar dzimumšūnu no tēva, otrs — no mātes.

3. Hromosomām piemīt individualitāte pēc uzbūves un funkcijām. Zīdītāju kariotipā izšķir dzimumhromosomas (XX vai XY) un pārējās hromosomas — autosomas ($2A$).

Morfoloģiski hromosomas klasificē pēc to lieluma un centromēras stāvokļa (4. att.). Izšķir metacentriskas, submetacentriskas un akrocentriskas hromosomas. Dažām hromosomām ir vēl sekundārā iezmauga un pavadonis. Centromērai ir liela nozīme hromosomu precīzā sadalē, šūnām daloties, hromosomu struktūras un skaita noturībā.

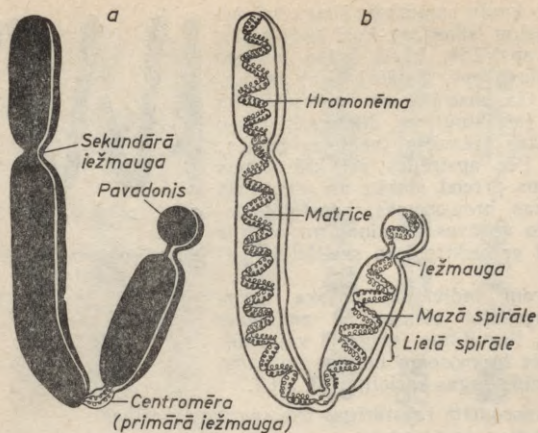
Hromosomu struktūra parādīta 5. attēlā. Šūnai mitotiski daloties, katra hromosoma sadalās 2 hromatīdās, kuras kopā satur centromēra. Elektronu mikroskopā var saskatīt, ka katrā hromatīdā ir divas hromonēmas, kuras spēj reproducēties. Hromosomas krāsojot, var redzēt pigmentētus Gimzas diskus — heterohromatīnu un nenokrāsotās daļas — eihromatīnu. Heterohromatīna galvenā pazīme ir stipra spirālizācija.

Hromosomā lineārā kārtībā ir novietoti gēni. Hromosoma ir saistīto gēnu sistēma, kas nodrošina informācijas glabāšanu, pašreproducēšanu un pārveidēšanu nākamajām paaudzēm. Gēna vietu hromosomā sauc par lokusu. Homoloģiskās hromosomās vienā lokusā novietotie gēni pāri ir alēles. Par alēli sauc gēna formu jeb stāvokli (A, a).



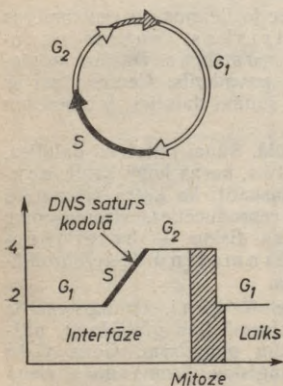
4. att. Iespējamie hromosomu tipi metafāzē:

a — akrocentriskā hromosoma, *b* — submetacentriskā hromosoma, *c* — metacentriskā hromosoma, *d* — hromosoma ar sekundārajām iezmaugām un pavadoni.



5. att. Hromosomu uzbūves shēma metafāzē:
a — morfoloģija, *b* — hromatīdu struktūra.

Visām hromosomām piemīt spēja pašreproducēties, mejozē konjugēt ar homologisko hromosomu un rekombinēties. Tām ir noteikta funkcija organisma attīstībā un dzīvības norisēs, tajās rodas periodiskas strukturālas pārmaiņas — mutācijas. Šis īpašības realizējas šūnu interfāzē un dalīšanās procesā. Izšķir somatisko šūnu dalīšanos jeb mitozī un ģeneratīvo šūnu dalīšanos — mejozī.



6. att. Šūnas mitotiskais cikls un DNS sintēzes *S* periods.

2.3. MITOZE

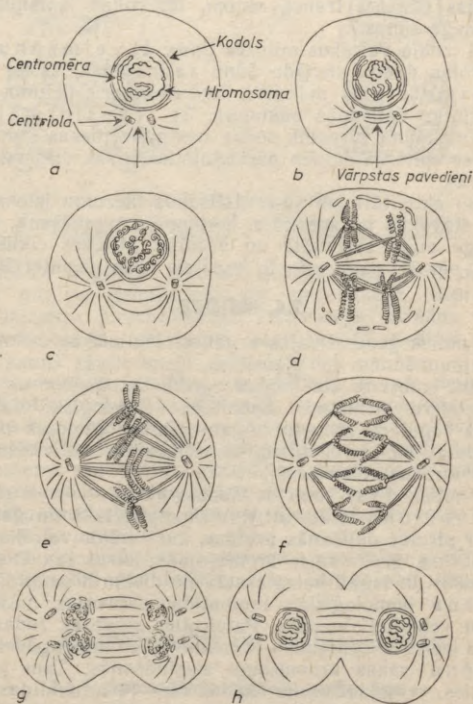
Mitoze nodrošina šūnu vairošanos, embrijam attīstoties, organisma šūnu atjaunošanos (reģenerāciju), kā arī augu bezdzimumisko jeb veģetatīvo vairošanos. Mitozes rezultātā rodas divas meitšūnas, kuras ir pilnīgi identiskas kā savā starpā, tā arī ar mātsūnu. Šo identiskumu nodrošina iedzimtības faktoru precīza reproducēšana un sadale.

Šūnu atjaunošanās notiek sistēmātiski, bet dažādos audos šūnu dzīves cikla ilgums ir atšķirīgs. Biežāk atjaunojas asinsķermenīši, epitēlijšūnas, gausāk — muskuļu šūnas, bet sevišķi lēnām reģenerē nervu šūnas. Šūnai ir noteikts dzīves jeb mito-

tiskais cikls (6. att.), kas ietver interfāzes un mitozes (*M*) periodus. Interfāzē savukārt izšķir 1) *postmitotisko stadiju* (*G*₁), kad intensīvi kopējas RNS, sintezējas olbaltumvielas un šūna aug; 2) *DNS replikācijas jeb sintēzes stadiju* (*S*) un 3) *premitotisko jeb postsintētisko stadiju* (*G*₂), kad šūna nobriest. Izveidojoties kodola un citoplazmas masas attiecībai aptuveni 1:2, iestājas mitozes periods (*M*).

Mitozē savukārt izšķir 4 fāzes: profāzi, metafāzi, anafāzi un telofāzi (7. att.).

Profāzē notiek hromatīdu spiralizācija un izveidojas hromosomas. Kodola membrāna attālinās uz perifēriju vai izzūd. Attālinoties centriolām, šūnā izveidojas vārpstas pavedieni un divi poli.



7. att. Mitozes shēma:

a, b, c — profāze, d — prometāfāze, e — metafāze, f — anafāze, g, h — telofāze.

Metafāzē hromosomas izvietojas ekvatoriālajā plaknē; pie tām piesaistīti vārpstas pavedieni. Sajā laikā var pazīt atsevišķus hromosomu pārus un noteikt to skaitu, resp., sugas kariotipu. Metafāzes beigās pārdaļās centromēra un māshromatīdas kļūst par meithromosomām.

Anafāzē hromosomas attālinās uz šūnas poliem, savēloties vārpstas pavedieniem un pagarinoties šūnai.

Teloļāzē meithromosomas novietojas šūnas polos un satuvinās. Izveidojas kodols ar kodola membrānu. Šūnā atjaunojas endoplazmatiskais tīkls un citoplazmu pārdaļa šūnu starpsiena. Hromosomas atkal despiralizējas, un kodolā izveidojas kodoliņš. Viens mitotiskais cikls noslēdzas un dod sākumu jaunam dzīves ciklam. Līdz ar to mitoze saglabā šūnu uzbūvi un funkcijas, kā arī nodrošina augu šķirņu relatīvo pastāvību, augus pavairojot veģetatīvi. Taču mutācijas process dažkārt traucē mitozī, un rodas izmainītas šūnas, piemēram, vēža šūnas.

Citologi izdala vairākus mitozes tipus: 1) celmšūnu mitozī, kad savairojas daudz vienādu šūnu (asinsšūnas, zarnu epitēlijšūnas; 2) asimetrisko mitozī, kad rodas pēc lieluma atšķirīgas šūnas (olšūnas dališanās sākumā); 3) transformējošo mitozī, kad meitšūnā turpmāk rodas neatgriezeniskas izmaiņas, piemēram, ādas epitēlija šūnām pārvietojoties tuvāk virsmai, notiek to pārragošanās.

Mitotisko aktivitāti jeb šūnu dališanās biežumu ietekmē to funkcionālais stāvoklis un specifika, hormonālā regulēšana, organisma vai attiecīgo audu aktivitāte un vecums. Mitozes cikliem kļūstot gausākiem, parasti pagarinās to kopējais cikls uz interfāzes rēķina.

2.4. MEJOZE

Mejoze notiek ģeneratīvajos orgānos, sēkliniekos un olnīcās, veidojoties dzimumšūnām jeb gametām. Ģeneratīvās šūnas izveidojas no primārām embrionālām šūnām agrīnā ontogēnēzē un novietojas dzimumdziedzeru aizmetņos. Sasniedzot fizioloģisko dzimumgatavību, sākas regulāra gametu nogatavošanās. Mejozes process pamatā ir līdzīgs kā sievišķajiem, tā vīrišķajiem indivīdiem, lai gan pastāv arī vairākas atšķirības.

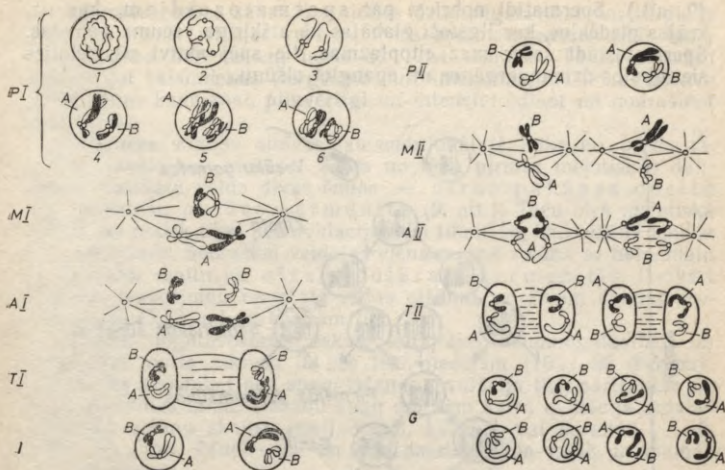
Mejozē notiek divas šūnu dališanās: pirmā — reduktīvā un otrā — ekvacionālā (8. att.). Viskomplicētākā un ģenētiski nozīmīgākā ir pirmās dališanās profāze, kurā izšķir vairākas stadijas.

Leptotēnā saskatāmas hromosomas, kuras jau interfāzē pašreproducējušās un tagad katra sastāv no divām hromatīdām.

Zigotēnā homologiskās hromatīdas satuvojas, notiek to konjugācija un veidojas sinapses. Pateicoties sinapsei, rodas pārrautu hromosomu iecirkņu apmaiņa — krustmija jeb krosingovers.

Pahitēnā sākas hromosomu saīsināšanās. Tām pastiprināti spiralizējoties, veidojas hromatīdu tetrādes (4 hromatīdas).

Diplotēnā turpinās hromosomu spiralizācija, notiek to savstarpēja atgrūšanās un beidzas homologisko iecirkņu apmaiņa — rekombinācija. Līdz ar to no tēva un mātes puses saņemtajās hromosomās izmainās ģēnu kombinācijas, tās kļūst citādas.



8. att. Mejozes shēma:

P – profāze, *M* – metafāze, *A* – anafāze, *T* – telofāze, *I* – interkinēze, *G* – gametas, *J* – proleptotēna, 2 – leptotēna, 3 – zigotēna, 4 – pahitēna, 5 – diplotēna, 6 – diakinēze.

Diakinēze ir pirmās profāzes pēdējā stadija, kad notiek mās-hromosomu pilnīga nodalīšanās un spirālizācija, stipra saīsināšanās un diametra palielināšanās. Hromatīdu tetrādes vēl paliek galos saistītas, bet tās savstarpēji atgrūžas, tā izklīstot pa kodola perifēriju.

Tad seko metafāze, anafāze un telofāze, un pēc neilgas interfāzes notiek otrā meiotiskā dalīšanās, kad rekombinētās hromosomas no katra homologiskā pāra sadalās pa vienai, izveidojot 4 meitšūnas ar haploidālo hromosomu komplektu daudzveidīgās kombinācijās. Hromosomu sadalīšanās gadījuma raksturs dzimumšūnās rada atšķirīgas hromosomu kombinācijas. Tātad mejoze izveido dzimumšūnu ģenētisku daudzveidību, kas pēc apaugļošanās veido pēcnācēju dažādību, resp., to mainību.

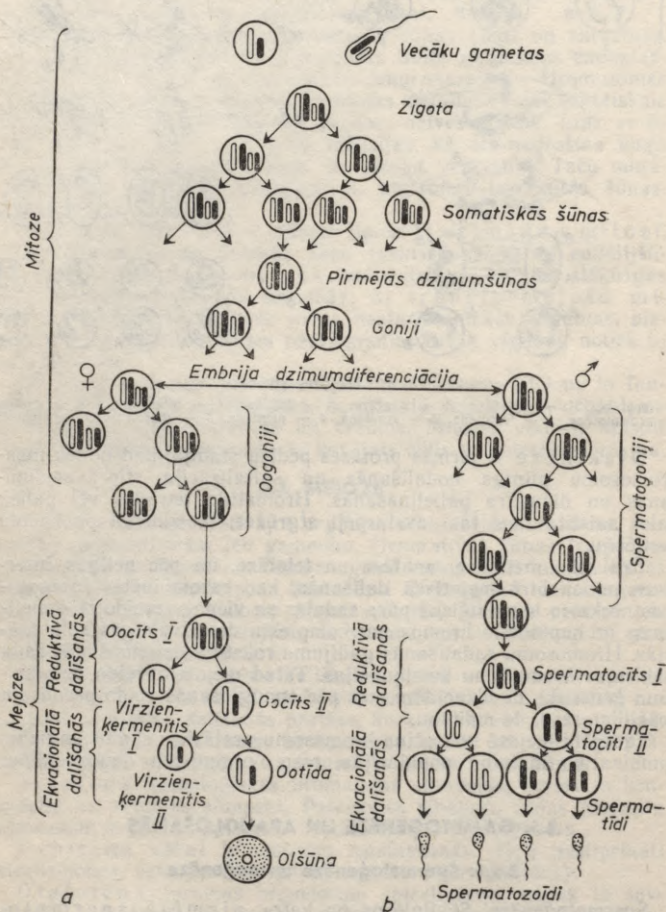
Tādējādi mejoze nodrošina hromosomu pastāvīgu skaitu un uztur kombinatīvo mainību populācijās, resp., organismu daudzveidību.

2.5. GAMETOĢENĒZE UN APAUGĻOŠANĀS

2.5.1. Spermatogēnēze un oogēnēze

Spermatogēnēze. Sēkliniekos no katra pirmējā spermatogonija I un II meiotiskās dalīšanās rezultātā rodas 4 ģenētiski atšķirīgi spermātīdi, kuriem ir haploidāls hromosomu komplekts

(9. att.). Spermāti nobriest par spermatozoidiem, kas uzkrājas piedēkļos, kur ilgstoši glabājas kā atšķirīga vecuma gametas. Spermatozoidi satur maz citoplazmas, tie spēj aktīvi pārvietoties sievišķajos dzimumorgānos un apaugļot olšūnu.



9. att. Gametoģenēzes shēma:

a — oogenēze, b — spermatoģenēze.

Spermatogēnēze sākas, iestājoties dzimumgatavībai, un turpinās regulāri, kamēr iestājas vecums. Pilns spermatogēnēzes cikls lauksaimniecības dzīvniekiem noris 52...64 stundās. Tādēļ, sezonāli izmantojot vaisliniekus (zirgkopībā un aitkopībā), tos laikus gatavo lecinašanas kampaņai, pilnvērtīgi un intensīvi ēdinot un nodrošinot pastaigas.

Oogēnēze. Mātīšu olnīcās jau embrionālajā laikā no oogonijiem savairojas oocīti. Katrs no tiem pirmās meiotiskās dalīšanās rezultātā veido divas šūnas — otrās pakāpes oocītu un atmirstošu polāro ķermenīti (9. att.). Taču otrā meiotiskā dalīšanās notiek tikai pēc ovulācijas vai tikai tad, kad olšūnā iekļūst spermatozoīds. Šeit atkal veidojas viena normāla šūna ar haploidālu hromosomu skaitu un otrais polārais ķermenītis. Dažkārt mejozes traucējumu rezultātā rodas olšūnas ar divām dzimumhromosomām (XX) vai arī bez tām (0).

Olšūnu nogatavošanās sākas, iestājoties dzimumgatavībai, un ovulācijas noris cikliski ik pēc trim nedēļām (16...26 dienām). Iestājoties grūsnībai pēc apaugļošanas, ovulācija tiek pārtraukta uz visu grūsnības laiku. Dažādu sugu mātītēm katrā ovulācijā izdalās atšķirīgs olšūnu skaits: govij, kazai, ķēvei 1 vai 2, aītai 1...5, cūkai 15...25. Tādēļ cūku un aītu daudzauglība variē un mainās līdz ar vecumu.

Attiecīgo sugu vaislinieces visā izmantošanas laikā izdala tikai noteiktu olšūnu skaitu un atstāj ierobežotu pēcnācēju skaitu salīdzinājumā ar vaislinieku pēcnācējiem, it sevišķi lietojot mākslīgo dzīvnieku apsēklošanu. Tādējādi vaisliniekiem ir lielāka nozīme pēcnācēju daudzveidības radīšanā populācijās un selekcijas efekta radīšanā nekā vaisliniecēm, un to stingri ievēro zootehnikā.

2.5.2. Apaugļošanās

Apaugļošanās ir dzimumprocesa būtiskākais moments, kad, divām ģenētiski un morfoloģiski atšķirīgām dzimumšūnām saplūstot, izveidojas viena jauna šūna — zigota ar diploidālu hromosomu komplektu. Šeit notiek trīs ģenētiski nozīmīgi procesi:

1) veidojas indivīdu gēnu sistēmas jeb genotipu daudzveidība populācijā un pēcnācēju zināma atšķirība no vecākiem;

2) atjaunojas hromosomu diploidālais komplekts, kas ir nepieciešams somatisko šūnu normālai funkcionēšanai;

3) atkal iestājas intensīva mitoze jeb šūnu vairošanās, kura ilgstoši tika pārtraukta mejozē.

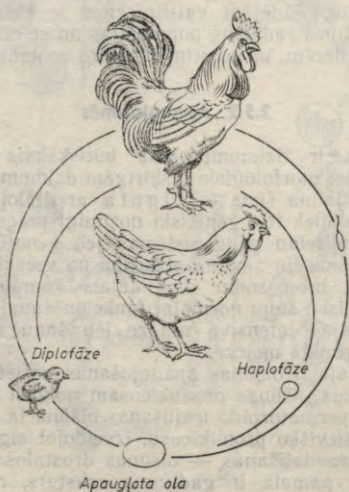
Lai gan zidītājiem olšūnas apaugļošanās norisē piedalās daudz spermatozoīdu, līdz olšūnas pronukleusam nokļūst tikai viens spermatozoīds. Pēc spermatozoīda iekļūšanas olšūnā tā pronukleuss drīz vien saplūst ar sievišķo pronukleusu, izveidojot zigotas kodolu. Sākas zigotas kodola dalīšanās — olšūnas drostalošanās.

Apaugļošanai pamatā ir gadījuma raksturs, resp., sievišķajos dzimumorgānos iekļūst tūkstošiem spermatozoīdu, un olšūnu var apaugļot jebkurš no tiem.

Tomēr apaugļošanās process nav vienkāršs, tas ir selektīvs, resp., apaugļošanās var notikt tikai bioloģiskās sugas robežās. To nodrošina dzimumšūnu hromosu skaita un uzbūves atbilstība, olšūnas citoplazmas un spermatozoīdu kodola bioķīmiskā radniecība. Dažkārt pat rodas olšūnu aktivitāte tās vai citas vīrišķās gametas izvēlē (apaugļošanās izvēlīgums). Spilgtāk tas redzams augu svešapputē. Bez tam, apsēklojot cūku ar vairāku (2 vai 3) kuiļu jaukto spermumu (no kuriem viens ir vaislinieces radnieks), priekšroka apaugļošanā ir neradniecīgo vaislinieku spermatozoīdiem. Ar asins grupu palīdzību šādos metienos ir iespējams noteikt tēvu katram sivēnam. Apaugļošanās selektivitāte jeb izvēlīgums ierobežo brīvu krustošanos (panmiksiju) un ir viens no izolācijas pielāgotības mehānismiem augu un dzīvnieku evolūcijā.

Dzimumiskā vairošanās ir saistīta ar dzimumšūnu un dzimumorgānu morfoloģisku un fizioloģisku diferenciāciju. Dzimumprocess ir ģenētiskas informācijas apmaiņas cikls, kurš aptver dzimumšūnu veidošanos (haplofāzi), apaugļošanos un jauno organismu attīstību (diplofāzi) līdz jauno dzimumšūnu veidošanai nākamajā paaudzē (10. att.).

Dzimumprocesam ir liela nozīme sugu un šķirņu evolūcijā, to pielāgošanā dažādiem mainīgiem vides apstākļiem paaudzū mijā. Arī pats dzimumprocess ir izgājis evolūciju. Sākumā vienšūnas organismiem pastāvēja izogāmija (morfoloģiska un fizioloģiska gametu līdzība). Vēlāk izveidojās heterogāmija (spermatozoīdu



10. att. Dzīvnieku diplofāze un haplofāze.

un olšūnu morfoloģiskas un fizioloģiskas atšķirības). Tālāk attīstījās šķirtdzimuma organismi — atšķirīga sievišķo un vīrišķo indivīdu dzimumorgānu uzbūve un dzimumnorišu specifika, kas nodrošināja sugu izolāciju un tālāku evolūciju.

T. Morgans ar līdzstrādniekiem eksperimentos pierādīja, ka hromosomās lineāri novietoti iedzimtības faktori — gēni, kas nosaka kodoliedzimtību. Taču kodols nav monopols, jo arī citoplazmā atrodas organellas ar ģenētisku, kodolam pakārtotu lomu, un tajās lokalizētie plazmogēni nosaka nehromosomālo jeb citoplazmatisko iedzimtību. Pie tam plazmogēnu nodošana notiek ar olšūnas citoplazmu, un attiecīgo pazīmju iedzimšana norisinās tikai pa mātes līniju (māšu iedzimtība). Augkopībā to izmanto vīrišķās citoplazmatiskās sterilitātes izveidošanai, lai sekmīgi ražotu hibrīdo sēklas materiālu (kukurūzai, saulgriezēm) bez papildu darba putekšņu pārņemšanai.

Tagad iegūts daudz eksperimentālu pierādījumu par hromosomu ģenētisko lomu: kodolu pārstādīšana amēbai un aļģei *Acetabularia*, zīdvērpēja androģenēze, ar dzimumu saistītā iedzimšana, kā arī citogēnētiskie dati par diploidāla hromosomu skaita reducēšanu gamētās un tā atjaunošanu apaugļošanās rezultātā, tādējādi saglabājot pastāvīgu hromosomu skaitu ($2n$).

Citogēnētiskajiem pētījumiem ir liela praktiska nozīme veterinārijā un medicīnā. Pēc N. Davidenkovas datiem, cilvēkam noskaidrots ap 500 hromosomālo slimību un anomāliju, bet lauksaimniecības dzīvniekiem arī embriju agrīnā bojāeja, auglības traucējumi un interseksi. Līdz ar to ir vēlams visus mākslīgajā apsēklošanā izmantojamos vaisliniekus izmeklēt karioloģiski, lai novērstu iedzimto defektu un slimību izplatīšanos populācijās.

3. Molekulārā ģenētika

Hromosomu ķīmiskās uzbūves pētījumos noskaidrots, ka tās sastāv no DNS (17...20%), RNS (13...18%) un olbaltumvielām (62...70%), t. i., nukleoproteīdiem. DNS un vāji bāziskās olbaltumvielas — histoni ir hromosomu pamatkomponenti, bet RNS tajā ir aizkavējusies pēc transkripcijas, un tā pārvietojas citoplazmā. Bez tam hromosomās atrodas daži fermenti, lipīdi, Ca, Mg, Fe u. c.

Mikroskopējot nokrāsotas hromosomas, izrādījās, ka tās nav viendabīgas, bet sastāv no gaišākām, mazāk sablīvētām zonām — eihromatīna un tumšākiem diskiem — heterohromatīna. Konstatēts, ka heterohromatīns un eihromatīns atšķiras viens no otra ar DNS sintēzes laiku (heterosinhronā replikācija).

Pēc jaunākām atziņām, heterohromatīns veidots no DNS daudzreizējiem atkārtojumiem jeb neaktīviem gēniem, kuriem ir svarīga

loma homologisko hromosomu konjugācijā un krustmijā, kā arī hromosomu pašatrašošanas (replikācijas) procesā. Turpretī eihromatīns sastāv no aktīvo gēnu iecirkņiem, kur DNS atrodas vienas vai divu ķēžu veidā. Tomēr noskaidrots, ka heterohromatīns spēj pārvietoties hromatīdu garumā, proti, notiek it kā aktīvo gēnu vietas izmaiņas, t. i., heterohromatīna diski pārveidojas par eihromatīnu.

3.1. NUKLEĪNSKĀBJU UZBŪVE UN FUNKCIJAS

Jau 1868. gadā M. Fišers izdalīja no strutu leukocītu šūnām skābu vielu — nukleīnu (lat. *nucleus* — kodols), kuru vēlāk nosauca par nukleīnskābi (R. Altmans, 1889). Taču nukleīnskābju ģenētisko lomu pierādīja tikai 1944. gadā, kad O. Everijs, K. Makleods un M. M. Makartijs, pētot baktēriju transformāciju (to atklāja F. Griffiths 1928. g.), noskaidroja DNS iecirkņu lomu pneimokoku celmu pārmaiņās. Šis notikums izraisīja lielu interesi baktēriju un vīrusu nukleīnskābju pētījumos. Rezultātā izveidojās divas jaunas bioloģijas zinātnes: molekulārā ģenētika, kura pēta nukleīnskābju uzbūvi un funkcijas, un molekulārā bioloģija, kas pēta olbaltumvielu struktūru un īpašības.

Līdztekus ķīmiskajai analīzei un hromatogrāfijai zinātnieki lietoja jaunas izpētes metodes — iezīmēto atomu ieslēgšanu DNS molekulā, to radioautogrāfiju un rentgenstruktūranalīzi, kā arī matemātisko metodi nukleotīdu skaitliskās attiecības noteikšanai. Rezultātā XX gs. vidū izdevās noskaidrot nukleīnskābju uzbūvi un izpētīt to funkcijas.

Nukleīnskābes ir lineāri biopolimēri, kas sastāv no fosforskābes, pentozes (cukura) un slāpekli saturošām — purīna un pirimidīna bāzēm. Šo triju vielu savienojums veido mononukleotīdus, kuru nosaukumi doti pēc attiecīgās bāzes: adenīna, guanīna, timīna, citozīna un uracila jeb saīsināti — A, G, T, C, U.

Detalizēti izpētot DNS un RNS nukleotīdu sastāvu, E. Čargafs noskaidroja vairākas likumsakarības (likumus):

1) pirimidīna bāzu saturošo nukleotīdu summa ir vienlīdzīga ar purīna bāzu saturošo nukleotīdu summu;

2) vienlīdzīgs ir arī attiecīgo bāzu daudzums molekulā, t. i., $A=T$, $G=C$;

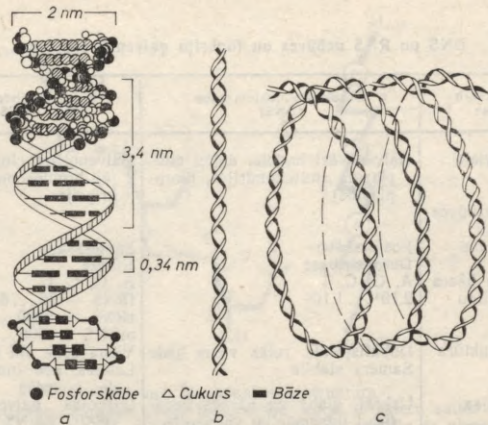
3) bāzu (A un C) sastāvā esošo aminogrupu skaits (6) vienlīdzīgs ar bāzu (G un T) ketogrupu skaitu (6):

$$G+T=A+C;$$

4) purīna bāzu summas attiecība pret pirimidīna bāzu summu ir specifiska katrai bioloģiskajai sugai un aptuveni tuvinās 1:

$$\frac{A+T}{G+C} \approx 1.$$

A. Belozerska vadītajā laboratorijā (Maskavā) veiktie pētījumi apstiprināja, ka katrai augu sugai DNS uzbūve ir specifiska. Beidzot



11. att. DNS uzbūves modelis, tās sekundārā un terciārā struktūra:

a — dubultspirāles shēma, b — sekundārā struktūra, c — terciārā struktūra (spirāles vitņu veidā).

Dž. Votsons un F. Kriks (1953) ierosināja uzskatīt DNS struktūru par dubultspirāli no divām ķēdēm, kuras komplementāri saista bāzes (11. att.), bet garumā ķēdi savieno fosforskābes atlikumi ar cukuru — dezoksiribozi.

Vēlāk DNS sastāvā atrada citas bāzes: 5-metilcitozīnu, 6-metilaminopurīnu u. c. DNS molekula ir samērā stabila, bet pēc nukleotīdu sastāva ir specifiska katrai sugai (7. tabula) un daļēji atšķirīga dažādu audu šūnās.

Izrādījās, ka arī nukleotīdu secība DNS molekulā dažādām sugām ir atšķirīga.

7. tabula

Dažādu sugu DNS nukleotīdu sastāvs (%)

Sugas un to šūnas	A	G	C	T
Buļļa aizkrūtes dziedzeris	29,0	21,5	21,2	28,5
Buļļa aknas	28,8	21,0	21,1	29,0
Buļļa sperma	28,7	22,2	22,2	27,2
Vistu eritrocīti	28,8	20,5	21,5	29,5
Silķes sperma	27,8	22,2	22,2	27,5
Rauga sēnes	31,7	18,3	17,4	32,6
Bakteriofāgs T ₂	32,5	18,2	16,7	32,6
Cilvēka aknas	30,3	19,5	19,9	30,3

DNS un RNS uzbūves un funkciju galvenās atšķirības

Nukleīnskābju īpašības	Dezoksiribonukleīnskābe (DNS)	Ribonukleīnskābes (RNS)
Atrašanās vieta	Galvenokārt kodolā, daļēji citoplazmā (mitohondrijos, hloroplastos)	Galvenokārt citoplazmā, daļēji hromosomās pēc transkripcijas
Molekulu uzbūves komponenti: fosforskābe cukurs slāpekļa bāzes	Fosforskābe Dezoksiriboze A, G, C, T	Fosforskābe Riboze A, G, C, U
Mononukleotīdu skaits	$2 \cdot 10^3 \dots 1 \cdot 10^8$	tRNS — 76 ... 85, rRNS — 2200 ... 5200, mRNS — 300 ... 30 000
Telpiskā struktūra Stabilitāte	Duābultspirāle, retāk viena ķēde Samērā stabila	Viena ķēde vai spirāle Labilas, pēc funkcijas izpildes noārdās
Pamatfunkcijas	Uzkrāj, glabā un pārnes ģenētisko informāciju, vada olbaltumvielu sintēzi un šūnu dzīvības funkcijas, nodrošina paaudžu pēctecību un indivīdu attīstību	Darbojas galvenokārt trīs veidi: mRNS, tRNS un rRNS; visas kopā piedalās olbaltumvielu sintēzē DNS vadībā

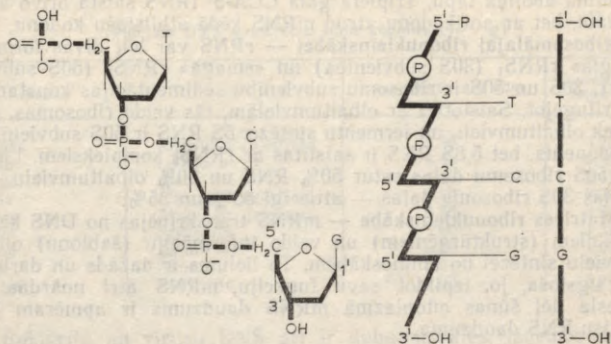
Sūnas sastāvā ietilpst arī dažādas RNS, kas sastāv no 4 slāpekļa bāzēm: adenīna un citozīna, guanīna un uracila, tātad timīns RNS molekulā aizstāts ar uracilu. Arī cukura dezoksiribozes vietā RNS sastāvā ir riboze. Kaut gan DNS un RNS uzbūvē pastāv zināma līdzība, tomēr starp tām ir arī principiālas atšķirības (8. tabula).

Dažiem vīrusiem DNS vietā ir tikai RNS. Ribonukleīnskābju relatīvais daudzums šūnās ir šāds: mRNS — 5%, tRNS — 10%, rRNS — 85%.

DNS molekula saistīta ar vāji bāziskām olbaltumvielām — histoniem, kuri izveido savdabīgu apvalku, kas pasargā DNS no ārējās iedarbības un traucējumiem, kā arī ietekmē DNS iecirkņu — gēnu — aktivizēšanos. DNS molekulai, tāpat kā hromosomai, piemīt 4 galvenās īpašības: pašreproducēšanās (replikācija), homologisko hromatīdu homologisko iecirkņu savstarpēja apmaiņa (rekombinācija), olbaltumvielu sintēzes regulēšana (funkcija) un samērā reti arī tās ķīmiskās uzbūves izmaiņas (mutācijas).

3.1.1. Ribonukleīnskābes

Ribonukleīnskābju (RNS) molekula ir izveidota kā viena polinukleotīdu ķēde. Mononukleotīda molekulā pentozes ribozes — OH grupa pie 3' C atoma ir brīva, tā saistās ar fosforskābes atlikumu un tālāk ar cita mononukleotīda ribozes 5' C atomu, izveido-



12. att. Nukleīnskābju struktūra.

Nukleīnskābju karkasu veido fosforskābe, kurai ir esteru saites ar dezoksiribozi (DNS) vai ribozi (RNS). Fosforskābe saistīta ar viena mononukleotīda pentozes C^{5'} un otra mononukleotīda pentozes C^{3'} OH grupu. Slāpekļa bāzes ar glikozīdisko saiti saistītas ar pentozes C^{1'}.

jo polinukleotīdu ķēdi, kas sastāv no 76 līdz > 30 000 nukleotīdiem. Pentozes un fosforskābes atlikumi veido RNS ķēdes asi, kurai ir pievienotas slāpekļa bāzes. Vienā no šādām ķēdēm pagarināšanās sākas ar 5' C atomu un turpinās līdz pentozes 3' C atomam, bet otrā ķēdē saistīšana notiek pretējā virzienā — no 3' C atoma līdz 5' C atomam. Tādējādi katra RNS ķēde ir polarizēta, tai ir viens 5' gals un viens 3' gals jeb hidroksilgals (12. att.).

Pastāv dažādi RNS veidi ar atšķirīgu lielumu, struktūru un funkciju (9. tabula).

Transporta ribonukleīnskābe — tRNS ir izšķīdusi citoplazmā. Tā saista un pārnes noteiktas aminoskābes uz ribosomām, kur sintezējas olbaltumvielas un fermenti. Var būt vairāk nekā 20 dažādu tRNS, kuras atšķiras pēc bāzu secības. To sekundārā struktūra

9. tabula

Dažādu RNS molekulu lielums

RNS veidi un simboli	Mononukleotīdu skaits	Molekulmasa
Transporta — tRNS	76 ... 85	25 000 ... 28 000
Informatīvā jeb matricēs — mRNS	300 ... 30 000	100 000 ... 10 000 000
Ribosomālās — rRNS ₁	2220	700 000
rRNS ₂	5200	1 700 000
5S RNS	120 ... 121	40 000
5,8S RNS	130 ... 160	45 000 ... 55 000

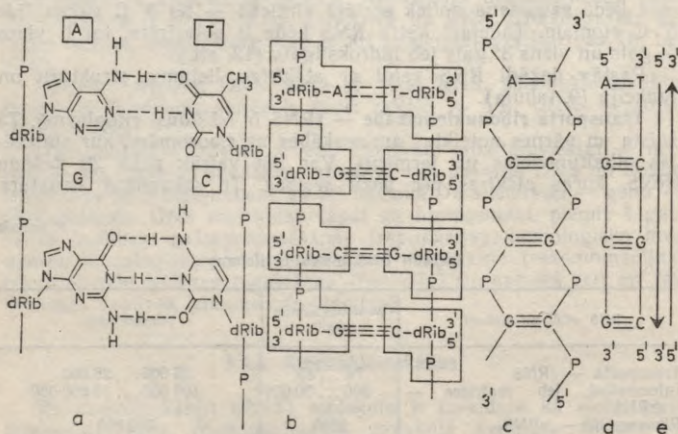
atgādina āboliņa lapu. Tripleta galā CCA-3' tRNS saista brīvo aminoskābi, bet ar antikodonu atrod mRNS ķēdē atbilstošu kodonu.

Ribosomālajai ribonukleīnskābei — rRNS var būt divas formas: «vieglā» rRNS₁ (30S subvienībā) un «smagā» rRNS₂ (50S subvienībā). 30S un 50S ir ribosomu subvienību sedimentācijas konstantes centrifugējot. Saistoties ar olbaltumvielām, tās veido ribosomas, kur notiek olbaltumvielu un fermentu sintēze. 5S RNS ir 50S subvienības komponents, bet 5,8S RNS ir saistīts ar rRNS₂ kompleksiem. Lielākās 50S ribosomu daļas satur 50% RNS un 50% olbaltumvielu, bet vieglās 30S ribosomu daļas — attiecīgi 65% un 35%.

Matrices ribonukleīnskābe — mRNS transkribējas no DNS ķēdes iecirkņiem (struktūrgēniem) un veido informāciju (šablonu) olbaltumvielu sintēzei no aminoskābēm. To lielums ir dažāds un darbība nav ilgstoša, jo, izpildot savu funkciju, mRNS ātri noārdās. Šī iemesla dēļ šūnas citoplazmā mRNS daudzums ir apmēram 5% no visu RNS daudzuma.

3.1.2. Dezoksiribonukleīnskābe

Dezoksiribonukleīnskābei (DNS) ir milzīgas polimēras molekulas, kuru sastāvā ietilpst līdz $1 \cdot 10^8$ mononukleotīdu. Pēc telpiskās struktūras tās izveido divu ķēžu dubultspirāli. Abas ķēdes ir antiparalēlas: vienas ķēdes 5' gals ir sapārots ar otras ķēdes 3' galu. Abas ķēdes ir komplementāras, piemēram, 5'-A-G-C-C-T-3' ķēde komplementāri saistās ar 3'-T-C-G-G-A-5' ķēdi (13. att.).



13. att. DNS struktūra:

a — dubultspirāles iecirknis, b, c — DNS pavedienu shēma, d, e — replikācijas virzieni.

Vidējais DNS daudzums šūnu kodolos ($10^{-12}g$)

Sugas	Audi	Somatiskajā šūnā (2n)	Spermatozoidā (n)
Cilvēks	Aizkrūtes dziedera	6,80	3,25
Zurka	Leikocītu	6,60	3,30
Vērsis	Aknu	7,05	3,42
Kaķis	Aizkuņģa dziedera	6,60	3,30
Trusis	Aizkuņģa dziedera	6,75	3,25
Gailis	Eritrocītu	2,60	1,26
Karpa	Aknu	3,00	1,60
Sijķe	Aknu	2,01	0,91
Krupis	Eritrocītu	7,33	3,70

Baktēriju un vīrusu DNS arī ir dubultspirāles, izņemot dažus fāgus, kuriem DNS ir vienkāršas ķēdes veidā.

Augstāko organismu DNS molekulas ir vairākkārt spirālizētas, izveidojot hromosomas, bet šūnu interfāzē tām ir pavediena forma jeb lineāra struktūra. Turpretī baktērijās un mitohondrijos DNS ir slēgta gredzena forma.

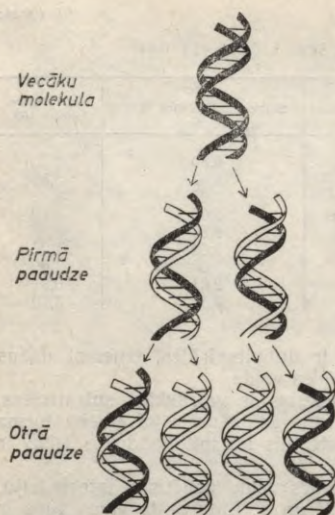
Nukleotīdu bāzu secība DNS ķēdēs veido ģenētisko informāciju, kura šifrēta ar 4 zīmēm — A, G, C un T. Līdz ar to viens gēns ir DNS molekulas iecirknis, kuru rakstiskā informācijā var salīdzināt ar garu vārdu, kas sastāv no ļoti daudziem burtiem.

DNS ģenētisko lomu apstiprina daudzi mūsdienu ģenētikā uzkrāti fakti, piemēram, baktēriju transformācija un transdukcija, baktēriju noārdīšanās jeb līze ar fāgu DNS, šūnu hibridizācija, DNS atšķirīgais daudzums somatiskajās šūnās un spermatozoidos (10. tabula).

3.1.3. DNS replikācija

DNS pašatīrāšana jeb replikācija notiek šūnās interfāzes S stadijā ar fermenta *DNS polimerāzes* līdzdalību. Dubultspirāles ķēde *nukleāzes* ietekmē atdalās viena no otras. Pēc komplementaritātes principa uz katras no tām kā uz matricas sintezējas otra ķēde, kurā timīns stājas pretim adenīnam, bet guanīns — pretim citozinam. Tādējādi no sākotnējās DNS izveidojas divas identiskas DNS molekulas jeb tās kopijas (14. att.). Katra meitšūna iegūst vienu no vecāku dubultspirāles ķēdēm, bet otru ķēdi tās sintezē no jauna, tādēļ šo procesu sauc par puskonservatīvo replikāciju.

Tā kā DNS abas ķēdes ir antiparalēlas, tad jaunu ķēžu veidošana uz mātes molekulas atbrīvotajām daļām notiek divos pretējos virzienos (15. att.). Jaunā DNS ķēdes sintezējas pakāpeniski, ar pārtraukumiem, veidojot nelielus fragmentus ar 50...150 nukleotīdiem. Šādas fragmentāras ķēdes atkal savienojas dubultspirālē. Fragmentu galus savieno kopā ferments *polinukleotidligāze* (ligāze).



14. att. DNS puskonservatīvā replikācija.

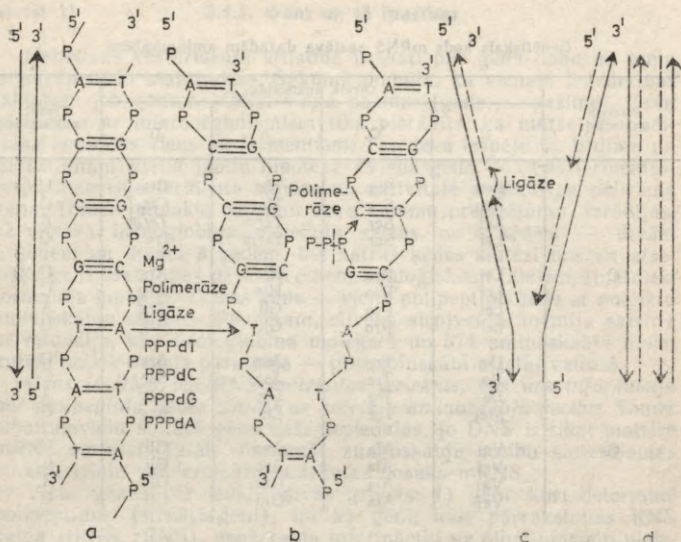
Tādējādi DNS pilnīgi atkarīga no fermentu darbības, kas veicina polimerizāciju. Piemēram, zarnu nūjiņai labi izpētītas trīs DNS polimerāzes — I, II un III. *DNS polimerāze I* spēj sintetēt jauno DNS molekulu mēģenē no tās struktūrelementiem. Baktērijas šūnā šis ferments ir atbildīgs par sintēzes kļūdām jeb nepareizu nukleotīdu saistīšanu un veic kļūdu labošanu jeb DNS reparāciju. *DNS polimerāze II* nosaka jauna DNS fragmenta sintēzes sākumu (iniciāciju) un tās nobeigumu (termināciju). Jaunās DNS palielināšanos garumā (elongāciju), domājams, regulē *DNS polimerāze III*. DNS atsevišķo pavedienu pārrāvumi rodas ar fermenta *endonukleāzes* līdzdalību. Tā rezultātā veidojas brīvas ķēdes.

Arī eikariotu šūnās darbojas vairāku fermentu sistēma, bet to loma vēl nav izpētīta. RNS transkripcijā no DNS

iecirņiem piedalās RNS polimerāze. Fermentu darbības rezultātā notiek arī DNS fragmentu apmaiņa starp homologiskajām molekulām, t. i., rekombinācijas.

3.1.4. Ģenētiskais kods

Ģenētiskais kods ir DNS un RNS molekulā ierakstītās ģenētiskās informācijas glabāšanas un realizācijas sistēma. Sistēmas pamatā ir pēc slāpekļa bāzes atšķirīgo nukleotīdu secība nukleīnskābju molekulās. Zinātnieki izteica hipotēzi, ka informācijas nodošana saistīta ar nukleotīdu specifisko secību DNS molekulā. Sākumā domāja, ka katru aminoskābi kodē divi nukleotīdi, bet to kombināciju skaits no 4 bāzēm būtu tikai 16 ($4^2=16$). Tādēļ pieņēma, ka koda vienība — kodons — sastāv no 3 nukleotīdiem, kuru kombināciju (vārdu) skaits ir 64 ($4^3=64$). Šis skaits gan pārsniedz aminoskābju skaitu, taču tagad iegūts pietiekami daudz pārliecinošu datu, ka aminoskābju šifrēšanā piedalās 62 no 64 iespējamām bāzu kombinācijām, jo atsevišķas aminoskābes var šifrēt vairāki kodoni. Tātad ģenētiskais kods sastāv no trīs blakus stāvošiem nukleotīdiem, kuri nosaka aminoskābju secību sintezējamās olbaltumvielas molekulās.



15. att. DNS replikācijas shēma:

a — DNS molekulas shēma, PPPd — nukleozīdtrifosfāti, b — replikācijas process, kurā komplementāri ar polimerāzes starpniecību pievienojas bāze, c — ligāzes darbība, d — pus-konservatīvi replicētas DNS molekulas.

F. Kriks formulēja ģenētiskā koda pamatīpašības.

1. Katru aminoskābi kodē trīs blakus novietotie nukleotīdi — triplets (kodons).

2. Ģenētiskais kods nepārsedzas, t. i., viena kodona nukleotīds vienlaicīgi nevar piederēt blakus novietotam kodonam. Pieņemsim, ka kādā mRNS fragmentā ir četras bāzes ar secību AACUGGCUAGCCUUG. Ģenētisko kodu iespējams vienīgi nolasīt šādā veidā: AAC-UGG-CUA-GCC-UUG. Ja kodoni pārsegtos, tad trīs nukleotīdu nolasīšanai būtu iespējami trīs dažādi varianti:

1. AAC-UGG-CUA-GCC-UUG,
2. A-ACU-GGC-UAG-CCU-U-G,
3. A-A-CUG-GCU-AGC-CUU-G.

Taču eksperimentos tas neapstiprinājās.

3. Informācijas nolasīšana sākas no fiksētā punkta jeb starta kodona UAG un turpinās vienā virzienā.

4. Kods daļēji ir deģeneratīvs, t. i., vienu un to pašu aminoskābi var kodēt vairāki tripleti (11. tabula).

5. Ģenētiskais kods ir universāls, resp., aminoskābi kodējošie tripleti ir vienādi visiem organismiem — gan prokariotiem, gan eikariotiem.

Ģenētiskais kods mRNS sastāva dažādām aminoskābēm

Pirmais nukleotīds	Otrais nukleotīds				Trešais nukleotīds
	U	C	A	G	
U	Fen	Ser	Tir	Cis	U
	Fen	Ser	Tir	Cis	C
	Lei	Ser	<i>Term</i>	<i>Term</i>	A
	Lei	Ser	<i>Term</i>	Tre	G
C	Lei	Pro	His	Arg	U
	Lei	Pro	His	Arg	C
	Lei	Pro	Gli	Arg	A
	Lei	Pro	Gli	Arg	G
A	Ile	Tre	Asp	Ser	U
	Ile	Tre	Asp	Ser	C
	Ile	Tre	Liz	Arg	A
	Met	Tre	Liz	Arg	G
G	Val	Ala	Asp	Gli	U
	Val	Ala	Asp	Gli	C
	Val	Ala	Glu	Gli	A
	Val	Ala	Glu	Gli	G

Apzīmējumi:

Fen — fenilalanīns,	Lei — leicīns,	Ile — izoleicīns,
Met — metionīns,	Val — valīns,	Ser — serīns,
Pro — prolīns,	Tre — treonīns,	Ala — alanīns,
Tir — tirozīns,	His — histidīns,	Gli — glicīns,
Asp — asparagīns,	Liz — lizīns,	Glu — glutamīns,
Cis — cisteīns,	Arg — arginīns,	Ser — serīns,
Arg — arginīns,	<i>Term</i> — terminators, kas nosaka transkripcijas sākumu un beigas.	

Vairākiem tripletei, kas kodē vienu un to pašu aminoskābi, divi nukleotīdi ir kopīgi, bet trešais ir mainīgs. Divas aminoskābes kodē tikai pa vienam tripletam: metionīnu — AUG un triptofānu — UGG. 11. tabula rāda, ka tripletei UAA, UAG un UGA nešifrē noteiktu aminoskābi. Tie izpilda terminatora funkciju, t. i., parāda informācijas nolasišanas sākumu un beigas, resp., nodrošina polipeptida ķēdes sintēzes nobeigumu. Sintēzes sākšanas komandu izpilda kodons AUG, kas, būdams mRNS sākumā, nosaka metionīna iesaistīšanu polipeptida ķēdē.

Koda pētījumi apstiprināja tā universālo dabu, t. i., tie paši tripletei kodē vienādas aminoskābes visu sugu organismiem (no vienišķas līdz augstākajiem organismiem). Acīmredzot kods ir viena no konservatīvākām un vecākām īpašībām filogēnēzē. Tātad ģenētiskais kods apstiprina dzīvās dabas vienotību un ļauj pilnīgāk izprast dzīvās matērijas būtību.

3.1.5. Gēns un tā īpašības

Ģenētikas vēsturiskajā attīstībā uzskati par gēna dabu un lomu ir pakāpeniski mainījušies. Sākumā domāja, ka vienam iedzimtības faktoram jeb gēnam atbilst viena pazīme (gēns — pazīme). Taču pētījumos ar mikroorganismiem tika pierādīts, ka mutācijas gadījumā izmainās viens no fermentiem. Tas deva iespēju G. Bidlam un E. Tatumam izteikt jaunu hipotēzi: «Viens gēns — viens ferments», resp., atsevišķa fermenta sintēze un aktivitāte ir atkarīga no viena gēna. Tomēr jaunākie pētījumi deva zināmu precizējumu. Izrādījās, ka cilvēka hemoglobīna molekula sastāv no 4 ķēdēm — divām α ķēdēm un divām β ķēdēm, bet katras ķēdes sintēzi nosaka atsevišķs gēns. Balstoties uz šo un citiem analogiskiem faktiem, zinātnieki formulēja hipotēzi: «Viens gēns — viena polipeptīdu ķēde ar noteiktu aminoskābju secību.» Piemēram, cilvēka sirpjveida anēmija saistīta ar mutāciju, kad hemoglobīna molekulā no 574 aminoskābju molekulām notiek neliela pārmaiņa — glutamīnskābi aizstāj valīns.

Gēns ir DNS vai RNS molekulas iecirknis, kas nes informāciju par polipeptīda ķēdes sintēzi ar noteiktu aminoskābju secību. Tomēr olbaltumvielu sintēzē gēns tieši nepiedalās, jo DNS ir tikai matrice mRNS sintēzei. Tālāk ribosomās aminoskābju secību sintezējamās olbaltumvielu vai fermentu molekulās nosaka mRNS.

Visus gēnus var iedalīt divās grupās: 1) gēni, kuri determinē polipeptīdus (struktūrgēni), un 2) gēni, kas, pārrakstoties RNS veidā (tRNS, rRNS), nepārraida informāciju uz olbaltumvielu molekulām. Bez tam ir vēl gēni, kuri regulē ģenētisko transkripciju un tās punktuāciju (regulētārgēni, operatorgēni).

Gēns ir dalāms; tas sastāv no sikākām daļām, kas piedalās mutācijās (mutons) un kurām ir iespējamās rekombinācijas (rekons). Šīs sikās daļas var sastāvēt no viena vai daudziem nukleotīdiem.

Diploidālos organismos homologisko hromosomu gēni pastāv kā alēju pāris, kuru atklāj ar ģenētisko analīzi. Mejozē tie sadalās gamētās pa vienam, un no katra vecāka pēcnācēji saņem tikai pa vienam gēnam. Atsevišķas alēles izpausme fenotipā mēdz būt *dominantā*, *recesīvā* vai arī *intermediārā formā* (starpformā). Gēnu fenotipiskā izpausme ir atkarīga gan no alēlisko, gan no nealēlisko gēnu mijiedarbības un vides apstākļiem.

Gēni, kas novietoti lineārā kārtībā vienā un tai pašā hromosomā, veido gēnu saistības grupas, kuras periodiski var rekombinēties mejozē. Divi nealēliski gēni pēc to novietojuma var būt vienas un tās pašas saistības grupas vai arī dažādu saistību grupu sastāvā.

Gēni ir materiālais pamats gan kvalitatīvām, gan kvantitatīvām (diskrētās un nepārtrauktās mainības) pazīmēm, veidojot to bioķīmisko vai morfoloģisko mainību. Plejotropija — viena un tā paša gēna vienlaicīga ietekme uz divām un vairākām pazīmēm — rodas sakarā ar dažādiem sākotnējiem efektiem pēc noteikta polipeptīda sintēzes.

Par gēnu darbību var spriest pēc to fenotipiskās izpausmes, resp., pēc gēna ietekmēto pazīmju veidošanās vai pārmaiņām. Visi gēni

nodrošina ļoti daudzveidīgu informāciju, kas nosaka šūnas RNS un olbaltumvielu (fermentu) dažādību. Pēc dažu autoru aprēķiniem, gēna vidējais lielums ir 500...6000 nukleotīdu pāru DNS molekulā. Augstāko dzīvnieku un cilvēka genomā ir aptuveni $2 \cdot 10^6$ gēnu. Tātad nelielajā šūnas kodolā glabājas tik milzīgs informācijas apjoms, kuru nevar glabāt pat vismodernāko ESM atmiņā.

Gēnu darbība sākas ar to pārrakstīšanu (transkripciju) noteikta veida RNS, bet struktūrgēni kodē attiecīgās mRNS translāciju jeb pārraidi uz polipeptīdu ķēdēm, no kurām veidojas olbaltumvielas un fermenti (primārā gēnu darbība). Taču gēnu darbība integrējas un kļūst ļoti sarežģīta, regulējot vielu maiņu šūnās vai ontogēnēzi, resp., biokīmisko reakciju virkni, kuru var ietekmēt citi gēni (gēnu mijiedarbība) un vides faktori (gēnu aktivizēšana). Gēnu aktivās darbības regulēšana notiek transkripcijas momentā.

Visu biokīmisko procesu sēriju ceļā no gēna līdz pazīmei dēvē par gēnu darbības sistēmu. Augstākajiem organismiem diferencēta gēnu aktivizēšana (represija un derepresija) ir svarīgs komponents šūnu diferencēšanās un organisma attīstības procesos, kuru rezultātā veidojas noteiktas īpašības un pazīmes dažādā laikā un telpā.

Gēniem piemīt četras raksturīgākās īpašības: pašreproducēšana jeb replikācija, specifisko olbaltumvielu un RNS sintēzes noteikšana — primārā funkcija, periodiska pārgrupēšanās starp homologiskajām hromatīdām — rekombinācija un samērā retas to uzbūves un funkcijas pārmaiņas — mutācijas.

3.2. ĢENĒTISKĀS INFORMĀCIJAS REALIZĀCIJA

Hromosomas, vīrusu un baktēriju genomi ir lineāri iedalīti funkcionālos posmos — gēnos (iedzimtības faktoros). Izšķir

1) *struktūrgēnus*, kuros šifrēta informācija par fermentu un struktūrolbaltumvielu sintēzi;

2) *regulētājgēnus*, kas satur informāciju par noteiktām olbaltumvielām ar regulējošu funkciju;

3) *gēnus ar informāciju par tRNS sintēzi*;

4) *gēnus ar informāciju par rRNS, ieskaitot 5S RNS, sintēzi*;

5) specifiskus regulējošus iecirkņus — *promoterus* un *operatorus*;

6) *iecirņus starp gēniem*.

Katrs struktūrgēns satur informāciju par struktūrolbaltumvielas vai fermenta sastāvu, kas no izejvielas sintezē galaproduktu — pazīmi (viena gēna — viena fermenta hipotēze). Struktūrolbaltumvielas un fermentu specifiskums atkarīgs no aminoskābju secības, kuru nosaka kodonu secība struktūrgēnos. Gēnu, kas satur tikai informāciju par vienu polipeptīdu ķēdi (mRNS) vai par vienu tRNS vai rRNS, sauc par *cistronu*. Šo terminu agrāk lietoja kā termina «gēns» sinonīmu.

Regulētājgēns, promoters un operators nosaka informācijas realizācijas aktivitāti.

3.2.1. Olbaltumvielu biosintēze

Aminoskābju saistīšanu polipeptīdu ķēdē pēc gēnos esošās informācijas sauc par olbaltumvielu biosintēzi. Tas ir pirmais solis uz pazīmes veidošanos un līdz ar to viens no svarīgākajiem dzīvības procesiem.

Olbaltumvielu biosintēzē izdala divas pakāpes: 1) transkripciju — DNS iecirkņa bāzu secības pārrakstīšanu uz RNS un 2) translāciju — mRNS tripletu secībai atbilstošo aminoskābju ieslēgšanos polipeptīdu ķēdē. Šis process notiek ribosomās.

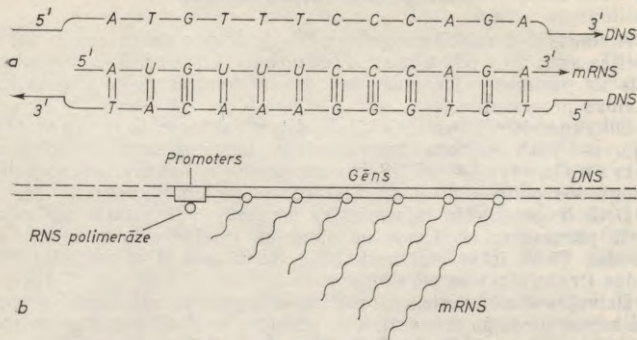
DNS ir ģenētiskās informācijas pārnēsēja. Tā precīzi replicējas un ir pārnēsama no šūnas uz šūnu un no indivīdu paaudzes uz paaudzi. Tādēļ ir svarīgi noskaidrot, kādā ceļā šī informācija pārraidās (translējas) uz olbaltumvielu.

Dzīvajās šūnās notiek sarežģītas bioloģiskas reakcijas. Šo reakciju norisē piedalās fermenti. Visi fermenti ir olbaltumvielas un spēcīgi biokatalizatori. To skaits pārsniedz 700, bet daudziem pastāv izomēras formas. Šūnās atrodas fermentatīvas sistēmas ar ļoti specifisku darbību. Daļa fermentatīvo sistēmu veic noteiktu barības vielu noārdīšanu vai sintēzi, piedalās enerģijas atbrīvošanā, citas fermentatīvas sistēmas nodrošina nukleīnskābju, olbaltumvielu un fermentu sintēzi. Fermentu darbība stingri saskaņota laikā un telpā, bet to aktivizēšana notiek ar pašregulēšanu (autokatalītiski). Organismā ir daudz olbaltumvielu, kurām nav fermentatīvu īpašību, piemēram, hemoglobīns, mioglobīns, gamma globulīns, insulīns un citas struktūrolbaltumvielas. Olbaltumvielu molekulas veidojas kā garas ķēdes — aminoskābju atlikumu polimērie savienojumi (polipeptīdi) šūnas citoplazmā. Rodas jautājums: kā DNS, atrazdamās galvenokārt kodola hromosomās, spēj vadīt olbaltumvielu sintēzi citoplazmā, resp., ribosomās?

Ribosomas ir olbaltumvielu sintēzes vieta. Dzīvniekiem to sastāvā ietilpst rRNS un olbaltumvielas. Ribosomas atrodas uz endoplazmatiskā tīkla un sastāv no divām subvienībām. Darbojoties tās saistās ar mRNS pavedieniem, veidojot polisomas. Ribosomālā RNS pievelk pie savas virsmas brīvās aminoskābes, bet neietekmē aminoskābju secību sintezējamā polipeptīdā. Aminoskābju specifisko secību nosaka matrice, resp., mRNS kodonu struktūra. Taču aminoskābju savienošanu peptīda ķēdēs un polipeptīda ķēdes veidošanos veic dažādi fermenti.

3.2.2. Transkripcija

Olbaltumvielu sintēzes pirmajā posmā notiek informācijas transkripcija jeb pārrakstīšana uz RNS, darbojoties vairāku gēnu sistēmai. Transkripcijas procesā uzkrājas ribonukleozīdi (citidīns, guanozīns, uridīns un adenoziņs), kuri veidojas šūnu vielu maiņā trifosfātu veidā (CTF, GTF, UTF, ATF) pie komplementārajām DNS bāzēm: C pie G, G pie C, U pie A un A pie T.



16. att. Transkripcijas shēma:

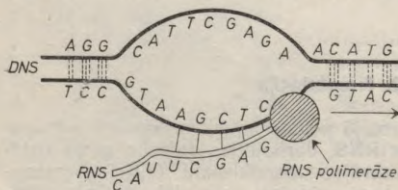
a — mRNS sintēze gēna sākuma daļā, b — atkārtotas mRNS sintēzes sākums.

Transkripcija noris no gēna sākuma līdz gēna beigām. Kā piemēru var minēt brīvo DNS ķēdi, kur transkribējas RNS no gēna sākuma uz gēna beigām, virzienā no 3' uz 5'. Uzkrājušies nukleotīdtrifosfāti tiek savienoti RNS ķēdē ar fermenta RNS polimerāzes palīdzību, atšķēlot pirofosfātu virzienā no 5' un 3' (16. att.).

Noteiktā dzīves fāzē organisma šūnās transkribējas tikai apmēram 10% struktūrgēnu, bet pārējie ir neaktīvā stāvoklī, lai gan var kļūt aktīvi kādā citā ontogēnēzes fāzē. Gēnu aktivitāti nosaka šūnas dzīves cikls, šūnu diferencēšanās, ontogēnēzes fāze un vides faktori.

Ir zināms, ka struktūrgēna priekšējā daļā atrodas specifisks struktūrelements — promoters, kas piesaista RNS polimerāzi un nodrošina transkripcijas iniciāciju operonā. Aktīvo gēnu transkripcija notiek nepārtraukti, jo pie viena gēna atrodas vairākas polimerāzes molekulas ar augošām RNS ķēdēm. Baktērijām viena mRNS spēj funkcionēt 1...20 minūtes. Jau mRNS sintēzes laikā pie sākotnējās daļas piesaistās ribosomas un sākas translācija.

Eikariotiem transkripcijas procesā pie hromosomas vispirms veidojas pre-mRNS, kas bez mRNS satur vēl citas nukleotīdu ķēdes un ir piesaistītas ar informo-fermiem (olbaltumvielām, kas savieno kopā ribosomu subvienības ar pre-mRNS vai RNS) vai ribonucleoproteīdu daļām. Daļa šīs RNS nokļūst caur kodola porām citoplazmā un arī tur saistās ar olbaltumvielu komponentiem.



17. att. Transkripcija, kurā piedalās RNS polimerāze (shēma).

Uz brīvās DNS ķēdes kā matricas ar fermenta

RNS polimerāzes līdzdalību pakāpeniski veidojas tai komplementāra RNS molekula. RNS polimerāzei pārvietojoties DNS garumā, atdalās RNS pavediens, bet DNS atkal veido dubultspirāli (17. att.).

Sasniedzot gēna galu (atdalošo starpzonu), RNS atdalās un virzās uz citoplazmu. Sintezētajā RNS molekulā nukleotīdu secība stingri seko attiecīgā DNS iecirkņa (gēna) nukleotīdu secībai. Pretim DNS adenīnam nostājas uracils, pretim guanīnam — citozīns, pretim citozīnam — guanīns, pretim timīnam — adenīns. Piemēram, kādu DNS iecirkni transkribējot, rodas šāds rezultāts:

DNS nukleotīdi G—T—A—A—G—C—T—C,

RNS nukleotīdi C—A—U—U—C—G—A—G.

Atkarībā no transkribētiem gēniem var veidoties četras funkcionāli atšķirīgas ribonukleīnskābes: mRNS, tRNS, rRNS un ierosinošā (iniciējošā) RNS polimerāze. Pēdējā piedalās mRNS pārrakstīšanā, bet pirmās trīs ņem dalību olbaltumvielu sintēzē. Centrālā loma šajā procesā ir rRNS, kura, savienojoties ar dažādām olbaltumvielām, veido lielu skaitu ribosomu.

Informatīvā jeb mRNS piesaistās vairākām ribosomām un veido polisomu ar matrici aminoskābju secībai. Informatīvās RNS molekulas ir ļoti daudzveidīgas pēc nukleotīdu secības un skaita, tajās ietilpst no dažiem simtiem līdz daudziem tūkstošiem nukleotīdu.

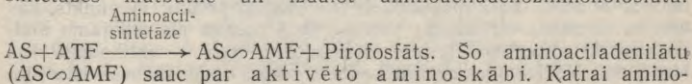
3.2.3. Translācija

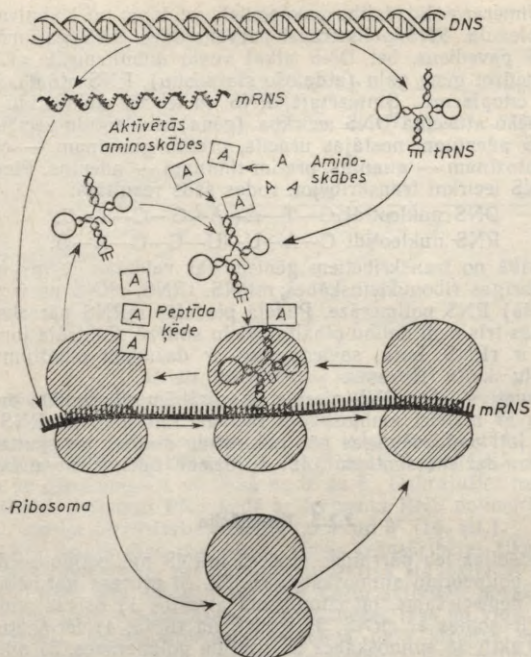
Translācijas jeb pārraides procesā mRNS nukleotīdu secība tiek pārnesta polipeptīdu aminoskābju secībā. Šī procesa normālai norisei šūnā nepieciešams, lai citoplazmā atrastos 1) brīvas aminoskābes, 2) ribosomas ar rRNS, 3) mRNS un tRNS, 4) fermentu sistēmas, kas aktivizē aminoskābes un peptīdu polimerāzes, 5) adenozintrifosfāts (ATF) kā enerģijas avots un 6) guanozintrifosfāts (GTF).

Polipeptīda sintēze norisinās pakāpeniski (18. att.). Tai izšķir vairākus posmus:

- 1) aminoskābju aktivēšana;
- 2) aktivētās aminoskābes piesaistīšana specifiskai tRNS;
- 3) piesaistītās aminoskābes transportēšana uz mRNS un ribosomu kompleksu (polisomu);
- 4) tRNS antikodons atrod mRNS molekulā attiecīgo kodonu un atbrīvo aminoskābi;
- 5) aminoskābes savienojas augošās polipeptīda ķēdēs;
- 6) izveidotās polipeptīda ķēdes izdalās no mRNS—ribosomu kompleksa.

Aminoskābju (AS) aktivēšana ir pirmais solis olbaltumvielu sintēzē (ģenētiskās informācijas pārraidē). Tā notiek, aminoskābēm reaģējot ar adenozintrifosfātu (ATF) fermenta aminoacilsintetāzes klātbūtnē un izdalot aminoaciladenozinmonofosfātu:

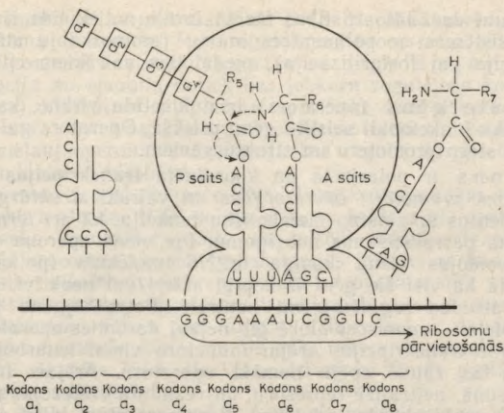




18. att. Aktivēto aminoskābju pārņemšana uz ribosomām ar tRNS starpniecību.

skābei ir sava aminoacilsintetāze. Ar šo fermentu saistītā aminoskābe, pievienojoties tRNS, tiek pārņemta uz polisomu. Darbojas vismaz 20 specifiskās tRNS, kuras spēj atrast savu aktivēto aminoskābi un ar to savienoties.

Sādā savienotā formā tRNS ar savu antikodonu atrod uz mRNS komplementāro kodonu un atbrīvojas no aminoskābes, kura savienojas ar citām aminoskābēm, veidojot polipeptīda ķēdi (19. att.). Atbrīvotā tRNS izdalās un atkārtoti izpilda analogisku funkciju. Tātad katrai aminoskābei atbilst sava tRNS un specifisks ferments. Lai gan tRNS ir daļēji atšķirīgas pēc nukleotīdu sastāva un izvietojuma, taču to sekundārā struktūra ir līdzīga un atgādina āboliņa lapu ar adatām. Sajā molekulā ir trīs svarīgi punkti: 1) punkts, kas nosaka fermentu sintēzi, 2) punkts, kurš nosaka pievienojamo aminoskābi, 3) akceptējošais jeb pievienojošais gals — antikodons, kas atrod matricē komplementāru kodonu, resp., aminoskābes vietu sin-



19. att. Ģenētiskās informācijas pārraides jeb translācijas shēma. Paskaidrojumi tekstā.

tezējamā polipeptīdā. Visām tRNS akceptorie gali ir vienādi un sastāv no trim bāzēm CCA, kur aminoskābe pievienojas adenīnam.

Matricei (mRNS) pārvietojoties polisomās, notiek aminoskābju savienošanās, un no katras ribosomas atdalās analogas polipeptīda ķēdes. Tālākajā olbaltumvielu molekulu sintēzē piedalās vairāki faktori. Taču olbaltumvielas (fermenta) specifiku nosaka tikai mRNS, tās ģenētiskais kods.

Izveidojoties mRNS ieprogrammētam polipeptīdam, tas ar fermentu palīdzību izdalās no polisomas. Sintēze notiek ļoti ātri. Piemēram, sintezējot hemoglobīna molekulu, viena polipeptīda ķēde, kas sastāv no 150 aminoskābēm, veidojas apmēram 80 sekundēs. Tas nozīmē, ka ikviena nākamā aminoskābe pievienojas apmēram pēc 0,5 sekundēm. Pats sintēzes process ir pašregulējams pēc atgriezeniskās saites principa. To nopamatoja F. Zakobs un Z. Mono ar ģēnu presijas un derepresijas teoriju.

3.2.4. Olbaltumvielu biosintēzes regulācija

Olbaltumvielu sintēzē vienlaicīgi piedalās vairāki ģēni — regulators, operators un struktūrģēnu bloks ar promoteru, kas kopā kontrolē ķēžu reakciju.

Promoters piesaista RNS polimerāzi un nodrošina transkripcijas sākumu operonā. Ar polimerāzes palīdzību tiek izraudzīta vajadzīgā vieta no abām DNS ķēdēm un noteikts transkripcijas virziens, kā arī ātrums. Transkribējamo ģēnu (kuru produkti ir dzīvībai

nepieciešami dažādās attīstības fāzēs) izvēle notiek līdz šim pazīstamajās sistēmās ar polimerāzes maiņu (aminoskābju atšķelšana, adenilizācija vai fosforilizācija), piedaloties vairākiem citiem faktoriem.

Operatorgēns (operators) ir nukleotīdu virkne, kas novietota vairāku funkcionāli saistītu gēnu priekšā. Operators galvenokārt lokalizēts starp promoteru un struktūrgēniem.

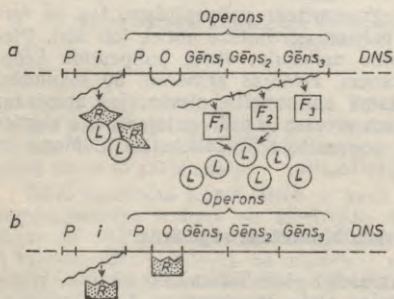
Operons ir polarizēta un koordinēta transkripcijas vienība. Tajā ietilpst *promoters*, *operatorgēns* un vairāki *struktūrgēni*, kas kodē fermentus ar zināmu metabolisku funkciju, kā arī *terminators*, kas nosaka pārrakstīšanas nobeigumu. Pie viena operona struktūrgēniem veidojas viena kopīga mRNS molekula (policistronālā mRNS), tā ka visi šie gēni ir kopīgi aktīvi vai neaktīvi. Operona funkcija atrodas *regulētājgēna* kontrolē. Regulētājgēna produkts olbaltumviela — *represors* bloķē jeb neļauj darboties operatorgēnam un pārtrauc transkripciju. Ārējai induktora vielai iedarbojoties uz represoru, tas zaudē spēju nomākt operatoru. Ārējais induktors, iekļūstot šūnā, neitralizē represoru, un rezultātā sintezējas fermenti, kuri pakāpeniski noārda induktoru. Represors atkal kļūst aktīvs un nobloķē operatorgēnu.

Ar regulatorgēnu sintezētajai regulētajolbaltumvielai ir divi iecirkņi ar specifisku funkciju: iecirknis, kas pazīst operatoru, un iecirknis, kurš pazīst induktoru. Ārējais induktors citoplazmā reaģē ar šo olbaltumvielu, veidojot ar to kompleksu, kurš zaudē spēju nomākt operatorgēnu. Rezultātā operons var darboties. Tādā kārtā norit pašregulēšanās, kuras sākumu noteic sintezējamā substrāta daudzums, bet regulējamais lielums ir fermentu daudzums.

Ja represijas sistēmā nav ārējā induktora, tad regulatorgēns noteic tādas olbaltumvielas sintēzi, kura nav spējīga nomākt operonu,

un operatorgēns darbojas. Fermenta daudzums samazinās, un citoplazmā samazinās attiecīgā produkta daudzums, kuram ir represora loma. Rodas parasta negatīva represija, kur sintēzes sākumu signalizē represors, bet regulējamais lielums ir fermenta daudzums (20. att.). Šūnā sintezējas tāds fermentu daudzums, kas nodrošina sintezējamā produkta pastāvīgu daudzumu.

Tātad gēnu darbības regulēšana (represija un derepresija) notiek tikai transkripcijas līmenī. Ģe-



20. att. Transkripcijas regulēšana (*Escherichia coli*):

a — ar laktozi, b — bez laktozes, P — promoters, O — operatorgēns, i — regulētājgēns, Gēns₁, Gēns₂, Gēns₃ — struktūrgēni, R — represors, L — laktozes molekulas; vilņotās līnijas — mRNS, F₁...F₃ — fermenti.

nētiskās informācijas pārvešanā no DNS uz olbaltumvielu piedalās gēnu sistēma — operons. Pats regulēšanas process var būt ar negatīvu vai pozitīvu kontroli. Negatīvas regulācijas gadījumā transkripcija no operona notiek bez jebkura regulējoša komponenta (represora) klātbūtnes citoplazmā, specifiski dotajai operona sistēmai. Pozitīvas regulācijas sistēmā iniciāciju kontrolējošais saits nepieļauj operona transkripciju bez regulējošā specifiskā produkta (induktora) klātbūtnes.

No operona transkribējas mRNS. Transkripcija sākas no promotera, pie kura atrodas RNS polimerāze, un beidzas pie operona gala, kuru nosaka terminators saits, un mRNS izdalās. Transkripcijas intensitāti operonam nosaka transkripcijas iniciācijas biežums, mijiedarbojoties olbaltumvielai-represoram un operatoram.

Aprakstītā sintēzes regulēšana izpētīta baktērijas *Escherichia coli* šūnās. Dzīvnieku šūnās operatorgēni acimredzot ir daudz komplikētāki nekā baktēriju šūnā, un tie spēj uztvert un analizēt daudzpusīgākus signālus šūnā. Bez tam dzīvnieku šūnās pastāv daudzveidīga gēnu mijiedarbība.

Tātad šūnās un organismā ir ģenētiski nosacītas regulējošas sistēmas, kas piedalās DNS replikācijā un reparācijā, ģenētiskās informācijas pārrakstīšanā un pārraidē, mutācijas un citos procesos, kas risinās ontogēnē un evolūcijas gaitā. Regulētājsistēmā ietilpst DNS, RNS, ribosomas, fermenti un hormoni, dažādi enerģijas avoti, kuri saistīti ar hromosomām, kodoliņu, mitohondrijiem un citiem šūnu struktūrelementiem.

Regulētājsistēma nosaka arī organisma fermentu sistēmas, kas nodrošina vielu maiņu un visas dzīvības funkcijas — vairošanos, augšanu un attīstību, ražību utt., resp., vada šūnu un audu diferencēšanos un to integrāciju organismā. Augstākajiem organismiem bez tam darbojas nervu sistēma, kura savukārt ir ģenētiski nosacīta. Kopā ar endokrīno sistēmu tā veic visu funkciju regulāciju.

Šūnās darbojas vēl reparācijas sistēmas, kuras izlabo DNS molekulas bojājumus, kas radušies to sintēzes procesā. Taču šeit savukārt var rasties DNS atjaunošanās kļūdas, tādēļ reparācijas process ir arī mutāciju avots.

3.3. MOLEKULĀRĀS ĢENĒTIKAS PERSPEKTĪVA

Gēnu darbību molekulārajā līmenī plaši pazīst pēc to vadībā sintezētajiem produktiem, it sevišķi pēc olbaltumvielu un fermentu ģenētiskā polimorfisma. Dzīvnieku selekcijā, veterinārijā un medicīnā arvien plašāk pēta un izmanto asins seruma olbaltumvielu, piena un olu olbaltumvielu polimorfismu, kā arī organismu imūnās atbildes reakcijas mehānismus un imūndeficitus.

Pētījumos ar mikroorganismiem atklāja fermentu — RNS atkarīgo DNS polimerāzi — revertāzi jeb atgriezenisko transkriptāzi. Lidz ar to radušās iespējas sintezēt dažus gēnus. Izmantojot dažādu baktēriju plazmīdas, šos gēnus var saistīt un pārnest citās šūnās.

Tādējādi veidojas jauna ģenētikas nozare — gēnu inženierija, kurai attīstoties nākotnē varēs «pārstādīt» gēnus iedzimstošo defektu izlabošanai, pirmām kārtām fermentatīvo defektu un hormonālo traucējumu profilaksei. Jau sintezēti vairāki gēni, kas determinē cilvēka dažādu hormonu — somatostanīna, insulīna, augšanas hormona, bradikinīna, enkefalīna, angiotenzīna sintēzi.

4. Organismu mainība

Mainību var uzskatīt par stāvokli, resp., par vienas un tās pašas sugas, šķirnes vai ģimenes locekļu atšķirībām, un arī par procesu, kurā rodas indivīdu daudzveidība populācijās to genotipu un vides mijiedarbības rezultātā.

Mainība pēc savas dabas ir daudzpusīga un neizsmeļama laikā un telpā. Tai piemīt izšķiroša loma evolūcijā un dzīvnieku selekcijā. Lai cik nozīmīga arī nebūtu šķirņu īpatņu līdzība jeb tipiskums, tomēr selekcionāru darbs pilnībā balstās uz indivīdu un grupu atšķirībām. Tādēļ ģenētikas kursā ir nepieciešams iemācīties mainību izprast, mērīt, analizēt un novērtēt, to prognozēt un prasīgi izmantot selekcijā, resp., mērķtiecīgi vadīt vēlamā virzienā.

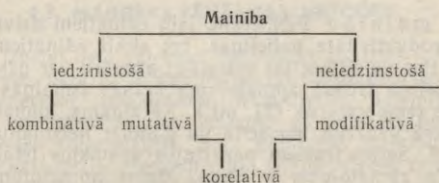
4.1. MAINĪBAS KLASIFIKĀCIJA

Mainību klasificē dažādi. Pirmām kārtām izdala *individuālās grupveida* (ģimeņu, ciltsliniju un šķirņu) *atšķirības*. Pētot dažādas īpašības un pazīmes, izšķir *organismu morfoloģiskās, fizioloģiskās, bioķīmiskās, imunoloģiskās* un cita veida atšķirības. Lietojot dažādas novērtēšanas metodes un kritērijus, izdala *kvalitatīvo un kvantitatīvo mainību*. Atbilstoši tam arī pētāmās pazīmes sauc par kvalitatīvām vai kvantitatīvām pazīmēm.

Kvalitatīvās pazīmes visbiežāk nosaka vizuāli un raksturo vārdiski ar atšķirīgo kategoriju apzīmējumiem, piemēram, melns vai sarkanbrūns, tols vai ragains utt. Kvalitatīvās pazīmes ir vienkāršas, morfoloģiskas vai bioķīmiskas, kontrastainas un alternatīvas, t. i., dotajam īpatnim mēdz būt kāda viena no iespējamām formām, piemēram, tols vai ragains, asins grupa A vai B u. c. Šīs pazīmes determinē nedaudzi gēnu pāri, tās maz izmainās vides faktoru un vecuma ietekmē. Kvalitatīvās pazīmes iedzimst saskaņā ar G. Mendela atklātajiem likumiem. Krustojot šo pazīmju prognozēšana pēcnācējos ir vienkārša un nesagādā grūtības selekcionāriem audzēt noteikta tipa dzīvniekus. Taču šādu selekcijas darbā vērā ņemamu pazīmju nav daudz, piemēram, apmatojuma krāsa un iezīmes, ragainība vai tolums, vistu sekstes forma, asins grupas u. c.

Kvantitatīvās pazīmes ir selekcijas galvenās pazīmes. To noteikšanai lieto dažādus mērinstrumentus un laboratorijas iekārtas, dažādu skaitīšanas paņēmienus un gūtos rezultātus izteic skaitļos, resp., raksturo kvantitatīvās kategorijas. Pie tam izdala *nepārtrauktās mainības* un *diskrētās* jeb *pārtrauktās mainības pazīmes*. Nepārtrauktās mainības pazīmes atsevišķiem īpatņiem var iegūt jebkādu skaitlisku vērtību, un, lietojot dažādu precizitāti mērījumos, tās izsaka ar decimāldaļskaitļiem. Šādas pazīmes ir lielākoties fizioloģiskas un ļoti komplicētas, dažkārt tās pat raksturo dažādu rādītāju komplekss, piemēram, piena, gaļas, vilnas ražība utt. Diskrētās pazīmes izsaka veselos skaitļos, un pie tam katram individam piemīt savdabīga skaitliskā vērtība kā, piemēram, daudzauglība, olu dējība, skriemeļu skaits utt. Kvantitatīvo pazīmju veidošanos un mainību determinē daudz dažādu gēnu komplicētā mijiedarbībā un mijiedarbībā ar vides faktoriem. Tādēļ šīs pazīmes stipri variē jeb svārstās. To iedzimšanas un mainības likumsakarības ir sarežģītas, šo pazīmju prognozēšana pēcnācējos ir grūtāka, bet to uzlabošana ar selekciju ir daudz gausāka nekā kvalitatīvajām pazīmēm.

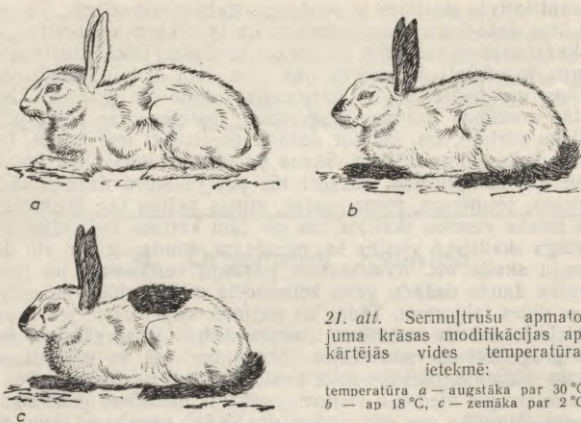
No selekcijas viedokļa visnozīmīgākā ir mainības ģenētiskā klasifikācija. Mainība var būt iedzimstoša (ģenētiska) un neiedzimstoša (paratipiska).



Kombinatīvā mainība rodas krustošanas ceļā, kad sakarā ar gēnu rekombinācijām mejozē un ģenētiski atšķirīgo dzimumšūnu apaugļošanās veidojas jaunas gēnu kombinācijas un to sarežģīta mijiedarbība ar vides faktoriem. Rezultātā rodas īpatņu fenotipiskas atšķirības, bet gēni paliek nemainīgi. Kombinatīvā mainība ir klasiskās selekcijas pamats.

Taču, lai cik daudzveidīgas nebūtu kombinācijas, tās vēl neizsmel visu ģenētisko mainību, kuru papildina **mutatīvā mainība**. Mutatīvo mainību nosaka mutācijas. Mutācijas ir pēkšņas (bez redzamiem cēloņiem) iedzimstošas pazīmju pārmaiņas, kas rodas neatkarīgi no krustošanās, parādās nelielam daļam indivīdiem un saglabājas no pēcnācējos paudžu virknē. Mutācijas rodas sakarā ar hromosomu skaita vai struktūras, kā arī ar gēnu ķīmiskās uzbūves pārmaiņām. Mutācijām ir principiāla nozīme sugu evolūcijā, un tās daļēji ietekmē selekcijas efektivitāti.

Neiedzimstošā mainība ir **modifikatīvā mainība**, ko izraisa vides apstākļu dažādība. Tā rodas masveidīgi, resp., daudziem indivīdiem reizē noteiktu vides faktoru ietekmē. C. Darvins to nosauca par



21. att. Sermuļtrušu apmatojuma krāsas modifikācijas apkārtējās vides temperatūras ietekmē:

temperatūra *a* — augstāka par 30 °C.
b — ap 18 °C, *c* — zemāka par 2 °C.

noteikto mainību. Piemēram, labi ēdinātiem dzīvniekiem dzīvmasa un produktivitāte palielinās, bet slikti ēdinātiem — turpretī samazinās. Par modifikācijas spilgtāko piemēru var uzskatīt sermuļtrušu (Himalaju trušu) apmatojuma krāsas izmaiņas atkarībā no ārējās vides temperatūras (21. att.). Kā zināms, apmatojuma krāsa ir stiprā mērā ģenētiski nosacīta un gandrīz neizmainās vides faktoru ietekmē. Sermuļtrušiem parastajos apstākļos istabas temperatūrā vidukļa apmatojums ir balts. Melns apmatojums klāj tikai ausis, ķepas un asti; šim daļām temperatūra ir zemāka nekā ķermenim. Ja šādam trusim uz muguras noskuj apmatojumu, tad parastajos temperatūras apstākļos atkal ataug baltais apmatojums, bet, ja trusi tur zemā temperatūrā (ap 0 °C un zemākā), tad noskūtajā vietā izaug melns apmatojums. Audzējot trusēnus paaugstinātā temperatūrā (25 °C), turpretī visas daļas klāj balti matiņi. No tā var secināt, ka šai šķirnei piemīt iedzimta spēja augstā temperatūrā matiņos veidot baltu pigmentu, bet zemā temperatūrā — melnu. Analogs piemērs ir baltā zaķa spēja mainīt apmatojuma krāsu: vasarā tā ir pelēka, bet ziemā — balta, piemērota apkārtējai videi (aizsargkrāsa).

Tādējādi gēnu vai genotipu darbība ir atkarīga no vides faktoriem. Modifikatīvās mainības robeža atsevišķām pazīmēm dažādos apstākļos ir ļoti atšķirīga. Pazīmes modifikatīvās mainības robežu sauc par genotipa reakcijas normu. Vienām pazīmēm (izslaukumam, dzīvmasai, tauku saturam pienā) ir ļoti plaša reakcijas norma, citām (apmatojuma krāsai, tolumam un ragainībai) turpretī tā ir ļoti šaura. Plašai reakcijas normai kā pielāgošanās spējai dabiskajos apstākļos ir svarīga nozīme sugas eksistencē un uzplaukumā.

Tā kā modifikācijas ir neiedzimstošas, tām nav nozīmes selekcijā. Taču modifikācijām ir zināma bioloģiska un saimnieciska nozīme. Bioloģiski modifikācijas raksturo populācijas indivīdu adaptāciju konkrētiem vides apstākļiem. Tā pa gada sezonām izmainās dzīvnieku apmatojuma raksturs, atšķirīgs ir arī hemoglobīna daudzums asinīs tiem pašiem dzīvniekiem, ja tie atrodas ilgstoši kalnos vai zemienēs. Saimnieciski ir izdevīgi iegūt lielāku produktivitāti labos ēdināšanas un turēšanas apstākļos.

Korelatīvā mainība ir visai raksturīga lauksaimniecības dzīvniekiem. Organisms ir vesela vienība, tādēļ, mainoties vienai pazīmei vai īpašībai, reizē ar to mainās arī citas. Tā, piemēram, palielinoties dzīvmasai, attiecīgi pieaug govju izslaukums vai aitu vilnas nocirpums, bet, kāpinot piena izslaukumu, var sagaidīt piena tauku un olbaltumvielu satura nelielu samazināšanos. Pazīmju korelāciju izraisa gēnu plejotropija (kas skar vairākas pazīmes), saistītā iedzimšana un organisma daļu vai īpašību fizioloģiskās sakarības. Korelatīvajai mainībai ir svarīga loma dzīvnieku evolūcijā un selekcijā, tādēļ jāprot to novērtēt un prasmīgi izmantot. Pēc būtības korelācijas selekcijā ir mūžīgas mīklas, kas prasa pareizu atrisinājumu.

4.2. MAINĪBAS PĒTĪŠANAS METODES

Mainības izpētei lieto vairākas ģenētiskās analīzes metodes. Kvalitatīvās pazīmes pēta ar fenogēnētisko un hibridoloģisko analīzi, ko arī ar citoģenētisko izmeklēšanu. Kvantitatīvo pazīmju mainības novērtēšanai un prognozēšanai izmanto galvenokārt ģenētiski statistiskās metodes (biometriju). Šajā gadījumā mainību (variabilitāti) iedala 3 kategorijās: fenotipiskajā (P), ģenētiski nosacītajā (G) un vides ietekmētajā (E). Tātad $V_P = V_G + V_E$, kur V ir variānce — mainības jeb izkliedes rādītājs.

Vides jeb neģenētisko faktoru ietekmē mainība rodas sakarā ar visu šūnās un ārpus šūnām esošo faktoru ietekmi uz genotipa fenotipisko izpausmi. Statistiski savukārt izdala divas mainības formas: 1) mainību, kas rodas vides faktoru ietekmē (V_E), un 2) paliekošo (nenosakāmo) mainību, kura rodas vides un genotipa mijiedarbības rezultātā (V_{EG}):

$$V_P = V_G + V_E + V_{EG}.$$

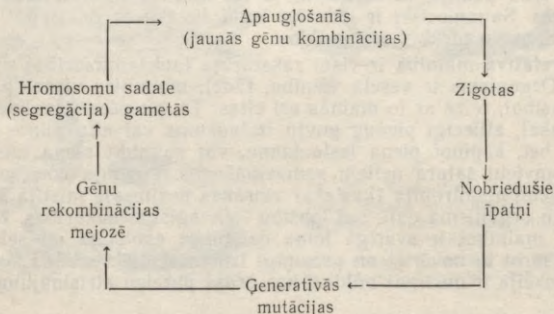
Ģenētiski nosacītā mainība (V_G) jeb indivīdu dažādība veidojas krustošanas (hibridizācijas) rezultātā sakarā ar gēnu rekombinācijām mejozē, to jaunām kombinācijām zigotās un komplicēto mijiedarbību. Ģenētiski determinētās mainības īpatsvaru kopējā fenotipiskajā mainībā (V_P) atspoguļo iedzimstamības koeficients (h^2):

$$h^2 = \frac{V_G}{V_P} \quad \text{jeb} \quad h^2 = \frac{V_G}{V_G + V_E}.$$

Tātad, palielinoties mainībai vides ietekmē (V_E), pazīmes iedzimstamības koeficients (pakāpe) samazinās.

4.3. MAINĪBAS CĒĻI UN MĒRĶTIECĪGAS VADĪŠANAS IESPĒJAS

Populāciju mainību izraisa ģenētiskas informācijas ieplūde no blakus populācijām, mutācijas un izlase vai selekcijas process.



Mainības galvenos cēloņus iedala divās grupās: ģenētiskos un neģenētiskos faktorus.

Ģenētiskie faktori:

mutācijas,
ģenētiskā konstitūcija (genotips)
un gēnu mijiedarbības;
organisma daļu un īpašību
fizioloģiskās sakarības.

Neģenētiskie faktori:

mutagēnie faktori,
izlase un atlase,
ēdināšana un turēšana,
klimats un gadalaiki,
dzimuma un vecuma atšķirības,
pazīmju mērīšanas atkārtojumi
un precizitāte.

Balstoties uz kombinatīvo mainību, var izraudzīt labākās īpašību kombinācijas populācijas individos un ar pāru atlasī panākt to noturību paaudžu virknē. Tādējādi izlase un atlase ir selekcijas pamats. Kombinatīvās mainības pastiprināšanai lopkopībā izmanto dažādas audzēšanas metodes — tīraudzēšanu un krustošanu (hibridizāciju).

Mikroorganismu un augu uzlabošanai periodiski lieto mutantu selekciju, resp., inducēto mutāciju lietderīgo formu izmantošanu.

Lai sekmētu izlasi, dzīvniekiem sagādā labus ēdināšanas un turēšanas apstākļus, kādos vēlamo īpašību ģenētiskais potenciāls realizējas vispilnīgāk, un līdz ar to drošāk var izraudzīt ģenētiski labākos īpatņus tālākai audzēšanai. Dzīvnieku izlasē un novērtēšanā ievēro dzimuma un vecuma atšķirības, kā arī neģenētiskos faktorus, kuri ietekmē pazīmju svārstības. Pazīmju mērīšanā pieļautās kļūdas un neprecizitātes parasti apgrūtina izlasi un samazina selekcijas efektu.

Interpretējot genotipa un vides mijiedarbības rezultātā izraisīto mainību, jāatceras vairāki apstākļi. Vides faktori inducē genotipa reakciju un nodrošina pazīmju attīstīšanai nepieciešamos apstākļus. Taču mainības raksturu un virzienu, pazīmju svārstības amplitūdu dotajos vides apstākļos nosaka iedzimtības konstitūcija (ģēnu sistēma) populācijas indivīdiem. Indivīdu mainība populācijā ir ļoti daudzpusīga, ar plašu spektru, bet mainības virzienu paaudžu virknē nosaka dabiskā un mākslīgā izlase konkrētajos vides apstākļos.

4.4. MUTATĪVĀ MAINĪBA

Mutācijas ir hromosomu vai ģēnu pārmaiņas, kas, ilgstoši reproducējoties paaudžu virknē, izraisa noteiktas pazīmju pārmaiņas. Taču sākotnēji ar vārdu «mutācija» (lat. *mutatio* — pārmaiņa) apzīmēja iedzimstošās fenotipu pārmaiņas, kas parādās pēkšņi atsevišķiem indivīdiem un saglabājas to pēcnācējos daudzās paaudzēs. Augu mutācijas pētīja krievu zinātnieks S. Koržinskis un holandiešu H. de Frīzs. Mutāciju izpēte dod skaidru priekšstatu par ģēna darbības veidu un notikušo pārmaiņu, resp., padziļina iedzimstošās mainības izpratni. Mutācijām ir principiāla nozīme evolūcijā un selekcijā. VDR ģenētiķis G. Stube nosauca mutācijas par evolūcijas procesa virzītājspēku, izsakot to šādā veidā: mutācijas + izlase → evolūcija.

H. de Frīzs 1901. ... 1903. gadā publicēja darbu «Mutāciju teorija. Izmēģinājumi un novērojumi par augu sugu izcelšanos», kur formulēja šīs teorijas galvenās tēzes, kuras nav zaudējušas nozīmi arī mūsu dienās.

1. Mutācijas rodas pēkšņi (bez redzamiem cēloņiem) un bez jebkādām pārejas stadijām.

2. Jaunās formas ir pilnīgi konstantas turpmākajās paaudzēs.

3. Mutācijas ir neatkarīgas no modifikācijām un neveido nepārtrauktas variāciju rindas; mutācijas galvenokārt ir kvalitatīvas pārmaiņas.

4. Mutācijas notiek dažādos virzienos, tās var būt pozitīvas, negatīvas vai neitrālas.

5. Redzamo mutāciju skaits pieaug līdz ar novēroto īpatņu skaitu, tas nozīmē, ka mutāciju rašanās atkarīga no nejaušiem cēloņiem.

6. Mutācijas rodas periodiski, bet vienas un tās pašas mutācijas var rasties atkārtoti.

Vēlāk pētījumos noskaidrojās, ka vairums mutāciju ir recesīvas, tādēļ tās heterozigotiskos organismos ilgstoši paliek apslēptā stāvoklī un nepamanītas, kamēr nerodas homozigotiskie indivīdi populācijā.

Mutāciju klasifikācija. Pēc rašanās vietas jeb lokalizācijas izdala somatiskās jeb ķermeņa šūnu un ģeneratīvās jeb gametu mutācijas. Somatickā mutācija piemīt dotajam individam un neiedzimst pēcnācējiem. Gametu mutācijas var iedzimt bērniem vai

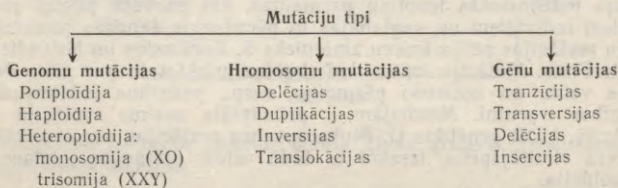
tālākajām paaudzēm atkarībā no vecāku genotipa un mutantu biežuma populācijā.

Cēloniski mutācijas iedala spontānās (dabiskās) un inducētās. Mutācijas izraisa radiācijas un ķīmisko vielu iedarbība, ekstremāla temperatūra un vīrusi. Taču šis iedalījums ir nosacīts, jo cēloņi paliek tie paši, atšķirīgas vienīgi ir šo mutagēno faktoru devas un kombinācijas.

Pēc organisma pārmaiņām attiecīgi izdala *morfoloģiskās, bioķīmiskās, fizioloģiskās mutācijas* utt.

Pēc nozīmes organisma dzīvē mutācijas var būt *kaitīgas, neitrālas* un *lietderīgas*; to parasti izšķir dabiskā izlase. Taču vairums mutāciju ir kaitīgas. Tikai nedaudzas neitrālas vai lietderīgas mutācijas iekļaujas evolūcijas procesā.

Visbiežāk mutācijas iedala tipos pēc ģenētiskā aparāta pārmaiņām.



Daži autori raksturo arī citoplazmatiskās mutācijas, kuras sastopamas augiem, bet vēl nav novērotas augstākiem dzīvniekiem.

4.4.1. Genomu mutācijas

Genomu mutācijas biežāk ir spontānas un veido dzīvotspējīgas formas, izņemot heteroploidiju.

Poliploidija ir vairāk nekā divu haploidālo hromosomu komplektu (n) klātbūtne somatisko šūnu kodolā: *triploīdi* — $3n$, *tetraploīdi* — $4n$ utt. līdz pat $12n$ dažiem augiem. Palielinātais hromosomu komplektu skaits attiecīgi palielina kodola un šūnu apjomu, izveidojot augstazīgas augu šķirnes. Lopkopji plaši pazīst tetraploidālu sarkano āboliņu, poliploidālus sakņaugus, kartupeļus un labības. Triploidāli augi bieži ir neauglīgi (traucēta mejoze). Tos iegūst ar hibridizāciju, krustojot diploidālas un tetraploidālas formas. Augkopībā iegūst pat dažādu sugu hibrīdu poliploidālās formas — amfidiploīdus (piemēram, kāposta un rutka hibrīdu).

Augstākajiem dzīvniekiem poliploidālu organismu nav, bet dažos gadījumos mitozē izveidojas triploidālas ķermeņa šūnas. Krustojot radniecīgas dzīvnieku sugas, var izveidot hibrīdus, kuriem šūnu kodolā ir vairāk hromosomu nekā abu sugu hromosomu komplektā $2n$, un tos sauc par aloploidiem. Šādiem hibrīdiem mēdz būt normāla vai traucēta auglība. Hibrīdi ir auglīgi, ja abu

sugu genomi atšķiras tikai ar vienu translokāciju, piemēram, mājas cūka ($2n=38$) un meža cūka ($2n=36$), vai ar vienu inversiju (*Bos taurus* × *Bos indicus*). Ja haploidālajā komplektā ir vairākas translokācijas vai inversijas, tad auglība samazinās (govs × jaks → jaka hibrīds) līdz pilnīgai neauglībai (ķēve × ēzelis → mūlis). Sajā gadījumā tēviņiem kā heterogametiskam dzimumam nenotiek normāla mejoze un neveidojas spermatozoīdi (aspermija).

Haploīdija ir sastopama augu valstī ziemeļu zonā, it sevišķi kokiem. Haploīdāls stāvoklis ir arī bišu trana diglīm, kuru izaudzē no neapaugļotas olšūnas. Haploīdālas ir visas baktērijas un dažas mikroskopiskās sēnes. Diploīdālo organismu gametas arī ir haploīdālas (haplofāze). Haploīdāli dzīvnieki dažreiz rodas apaugļošanās procesa traucējumu rezultātā vai attīstās no neapaugļotas olšūnas (partenogēze). Taču biežāk šādi embriji iet bojā.

Tādējādi poliploīdijai un daļēji haploīdijai ir pozitīva loma evolūcijā un selekcijā kā vienai no ģenētiskās adaptācijas formām dzīvajā dabā.

Heteroploīdija rodas sakarā ar traucētu hromosomu sadali šūnu dalīšanās procesā. Seit diploīdāliem organismiem izmainās tikai viena hromosoma pāra sastāvs, visbiežāk $2n-1$ (monosomija) vai $2n+1$ (trisomija). Lauksaimniecības dzīvniekiem un cilvēkam šādos gadījumos novēro embriju bojāeju (spontāni aborti) vai traucētu ontogēzi. Plašāk izpētītas ir dzimumhromosomu skaita izmaiņas.

Monosomija XO (Sereševska-Tertera sindroms) sievietēm veido nepietiekamu dzimumdziedzeru funkciju, vāji izteiktu dzimumdimorfismu un fizisko attīstību. Statistika rāda, ka šāds defekts sastopams 0,04% no dzimušo bērnu skaita.

Trisomijai XXY (Klainfeltera sindroms) raksturīga vīrišķo dzimumorgānu nepietiekama attīstība, hormonāla nelīdzsvarotība un psihes traucējumi. Sievietēm embrija trisomija izraisa spontānus abortus.

Autosomāla trisomija konstatēta cilvēkam 21. hromosomu pāri. Tā izraisa smagu idiotisma formu un konstitucionālu nenormālību (Dauna sindroms).

Tātad heteroploīdija izraisa dažādas anomālijas, embriju bojāeju, ontogēzes traucējumus un tādēļ ir kaitīga.

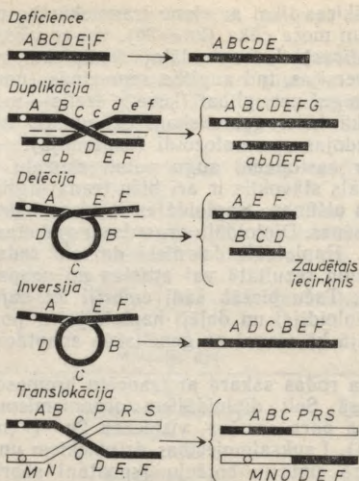
4.4.2. Hromosomu mutācijas

Hromosomu mutācijas jeb pārveides rodas pēc to pārrāvumiem mejozē un nepareizas to iecirkņu savienošanas vai pārvietošanas citā vietā (22. att.).

Delēcija ir hromosomas iekšējā iecirkņa zaudējums. Rezultātā rodas nopietni traucējumi ontogēzē vai embrija bojāeja.

Duplikācija ir kāda hromosomas iecirkņa dubultošanās. Tā izraisa nelielus traucējumus organisma attīstībā.

Inversija ir iekšēja hromosomas iecirkņa pagriešanās par 180°. Mainoties gēnu vietai, izmainās to mijiedarbība ar citiem gēniem un parādās fenotipu pārmaiņas, ko sauc par *gēnu stāvokļa efektu*.



22. att. Hromosomu mutāciju veidošanās shēma.

Translokācija ir notrūkuša hromosomas iecirkņa pārvietošanās uz citu nehomoloģisku jeb «svešu» hromosomu. Šādos gadījumos individa dzīvotspēja saglabājas, bet samazinās auglība un pēcnācēju dzīvotspēja.

Tādas hromosomu pārveides izraisa auglības samazināšanos, embriju agrīnu bojāeju vai citādas anomālijas.

4.4.3. Mutācijas lauksaimniecības dzīvniekiem

Triploīdija mājas vistām saistīta ar attīstības traucējumiem un ļoti bieži pat ar embriju bojāeju. Trisomija konstatēta cūkām, govīm, zirgiem, kuriem traucēta dzimumfunkcija un novērojamas interseksa pazīmes. Tā var rasties sakarā ar oogenēzes traucējumiem, kad gametā nesadaloties paliek diploīdāls ($2n$) hromosomu skaits.

Heteroploīdija ir konstatēta cūkām. Embrijus izmeklējot, daudzos kariotipos novērots nenormāls skaits X vai Y hromosomu, daudz blastocistu jau sākušas deģenerēt. Zinātnieki noteikuši, ka to rezultātā apmēram viena trešdaļa zigotu iet bojā, samazinot cūku daudzauglību par 28% no optimālā līmeņa. Gadās arī tā, ka heteroploīdālas cūkas piedzimst kā interseksi ar trisomiju (XXY) un traucētu auglību.

Hromosomu delēcijas arī novērotas cūkām. Krustojot kādu Landrases kuili ar 21 sivēnmāti, ieguva vidējo auglību — 5,6 sivēni metienā, bet, krustojot tās pašas sivēnmātes ar citu kuili, — pa 12,7 sivēniem. Vaislinieks nodeva delēciju pusei tā pēcnācēju, un šie pēcnācēji nobeidzās jau embrionālajā laikā.

Robertsoniskā translokācija jeb saplūšana ir atklāta vairākās govju populācijās. Šīs translokācijas būtība ir divu telocentrisko autosomu saplūšana centromērās. Tā Zviedrijas sarkanraibās šķirnes bulļiem mākslīgās apsēklošanas stacijās konstatēja 12,3% heterozigotisko īpatņu ar translokāciju 1/29 (1. un 29. hromosomas saplūšana). Lielbritānijā 1. un 4. hromosomas saplūšanu atrada Frīzijas govīm. Translokācija 1/29 ir novērota arī Holšteinas—Frīzijas govīm ASV. Pēc ārējās dzīvnieku apskates translokāciju 1/29 nevar noteikt, bet telēm un govīm ir samazināta auglība.

Lopkopjiem jau no seniem laikiem ir pārlicība, ka, dzimstot dviņiem — bullītim un telitei, telite ir neauglīga jeb frimantīna un to pat sauc par «bullveidīgo govī». Mūsu laikā, citoloģiski izmeklējot šādus dviņus, atrada himērismu, t. i., bullītim un tellitei somatiskajās šūnās atrodas gan XX gan XY dzimumhromosomas. Droši vien to veicinājusi abu embriju kopīgā asinsrite, izveidojoties placentā asinsvadu anastomozēm.

Dažādu ārstniecības līdzekļu lietošana arī var izraisīt hromosomu pārrāvumus un citas anomālijas, kas ir novērotas cilvēka limfocītos. Pētījumos ar pilēm konstatēts, piemēram, ka lizergīnskābes dietilamīds (LSD tabletes) var izraisīt hromosomu pārmaiņas mejozē, resp., gametās un radīt anomālijas.

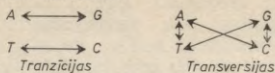
Tāpat ir jau pietiekami skaidrs, ka hromosomālās anomālijas dzīvniekiem un cilvēkam saistītas ar noteiktiem iedzimtiem defektiem, kas samazina pēcnācēju dzīvotspēju. Tādēļ turpmāk citogēniskie pētījumi par hromosomu pārveidēm (aberācijām) var palīdzēt speciālistiem izstrādāt profilakses pasākumus, lai novērstu embrionālajā un pēcembrionālajā periodā pēcnācēju bojāeju. Iespējams, izdosies noskaidrot hromosomu anomāliju galvenos cēloņus un, tos novēršot, uzlabot veselību un dzīvotspēju.

4.4.4. Gēnu mutācijas

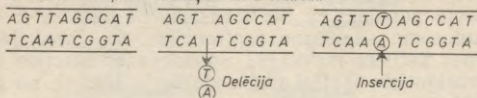
Gēnu mutācijas ir submikroskopiskas jeb citoloģiski nekonstatējamas gēnu pārmaiņas. Gēna mutācija izmaina normālo jeb savvaļas tipa nukleotīdu secību, mutantam rodas jauna nukleotīdu secība. Gēna normālo formu un formu, kas radusies mutāciju rezultātā, sauc par alēli. Alēļu nukleotīdu secība nesakrīt, bet tās ieņem līdzīgas vietas homologiskajās hromosomās. So mutāciju cēloņi ir dažādu mutagēnu iedarbība un DNS replikācijas kļūdas.

Gēnu mutācijām no visa mutāciju spektra un mutāciju daudzuma ir vislielākais īpatsvars un vissvarīgākā nozīme gan evolūcijā, gan selekcijā. Tās izraisa nelielas pārmaiņas, kuras kumulējoties pakāpeniski izmaina organisma īpašības. Gēnu mutācijas ir ģenētiskā

1. Bāzu aizvietošana



2. Nukleotīdu pāru izmaiņas DNS iecirknī



23. att. Gēnu mutācijas.

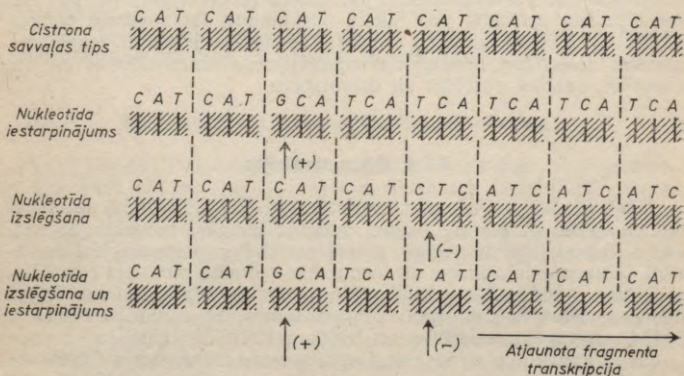
koda izmaiņas, kad vienu bāzi aizvieto cita vai notiek vairāku nukleotīdu apmaiņa. Bāzu aizstāšana var būt dažāda:

1) tranzīcija, t. i., vienas purīna bāzes aizvietošana ar otru purīna bāzi ($A \longleftrightarrow G$) vai vienas pirimidīna bāzes aizvietošana ar otru pirimidīna bāzi ($T \longleftrightarrow C$);

2) transversija — purīna bāzes aizvietošana ar pirimidīna bāzi un otrādi ($A \longleftrightarrow T$ vai $C \longleftrightarrow G$);

3) delēcija (izslēgšana) un insercija (iestarpinājums), t. i., nukleotīdu pāra zaudēšana vai jauna nukleotīdu pāra iegūšana (23. att.).

Mainoties nukleotīdu secībai DNS molekulā, reizē izmainās arī mRNS uzbūve un veidojas citāda olbaltumviela, kura atšķiras no iepriekšējās ar vājāku vai stiprāku aktivitāti, dažkārt tā pat aktīvāti zaudē un rodas olbaltumvielu sintēzes kļūdas.



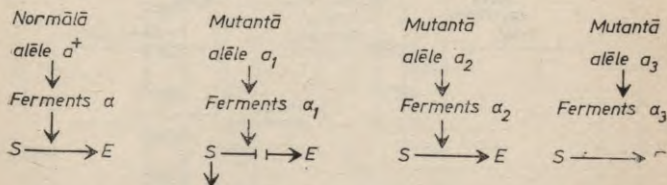
24. att. DNS molekulas strukturālas izmaiņas: nukleotīda iestarpinājums, izslēgšana vai abi šie procesi.

Labi izpētītas ir mutācijas gēnos, kuri satur informāciju par hemoglobīna olbaltumvielu komponentu sintēzi, jo tie ir svarīgi slimību diagnosticēšanā. Sirdpveida anēmija ir slimība, kura rodas globulīna beta ķēdes kodējošo bāzu aizstāšanas rezultātā. Sirdpveida anēmija ir recesīva autosomāla slimība. Slimnieki ir homozigotiski un parasti iet bojā pirmajos dzīves gados hipoksijas apstākļos smagas anēmijas rezultātā, jo sirdpveida eritrocīti viegli hemolizējas. Taču normālos dzīves apstākļos heterozigotiskajiem indivīdiem anēmija neattīstās, bet tropu apvidos heterozigotiskie īpatņi ir pat dzīvotspējīgāki, jo sirdpveida eritrocītos ir traucēta malārijas plazmodija attīstība, tādēļ retāk viņi slimo ar malāriju un ankilostomozī.

Nukleotīdu skaita izmaiņas var radīt insercija (iestarpinājums), kad iebūvēts papildu nukleotīds, un delēcija, kad iztrūkst viens vai vairāki nukleotīdi. Ar papildu vai iztrūkstošiem nukleotīdiem tripletu sastāvs tiek izmainīts, sākot ar mutācijas vietu līdz gēna beigām. Viena nukleotīda insercija vai delēcija izmaina pēc mutācijas vietas gēnā atbilstošu aminoskābju secību polipeptīda ķēdē (24. att.). To rezultātā gēnā bieži rodas arī terminatortripleti un polipeptīdu sintēze pārtraucas. Jāpiezīmē, ka trīskārtējās nukleotīdu delēcijas vai insercijas gadījumā neizmainās viss polipeptīds, bet tikai atsevišķas aminoskābes.

No mutācijas vietas gēnā, resp., no polipeptīdu ķēdes struktūras pārmaiņām, ir atkarīga pazīmes pārmaiņa. Mutācijas var notikt dažādās gēna vietās. No normālās alēles a^+ tādējādi izveidojas mutantās alēles a_1 , a_2 , a_3 vai a_n , un fermenta α vietā rodas fermenti α_1 , α_2 , α_3 vai atbilstošais produkts (25. att.). Vairums gēnu mutāciju iedarbojas negatīvi un izraisa fermenta aktivitātes samazināšanos. Atkarībā no defekta molekulārā līmenī traucējumu apjoms var būt dažāds. Tādēļ pacienti, kuriem ir līdzīga iedzimta slimība, var stipri atšķirties cits no cita ar slimības simptomu pakāpi.

Gēnu mutāciju rašanās. Gēnu mutācijas inducē galvenokārt ultravioletie vai jonizējošie starojumi un ķīmiskie mutagēni. Eksperimentos visbiežāk lietotie vai pēc darbības mehānisma labi izpētītie ķīmiskie mutagēni ir alkilējošas vielas — etilmetānsulfonāts un nitroguanīdu savienojumi, bāzu analogi bromuracils un 2-aminopurīns, kā arī slāpekļskābe un hidroksilamīns u. c.



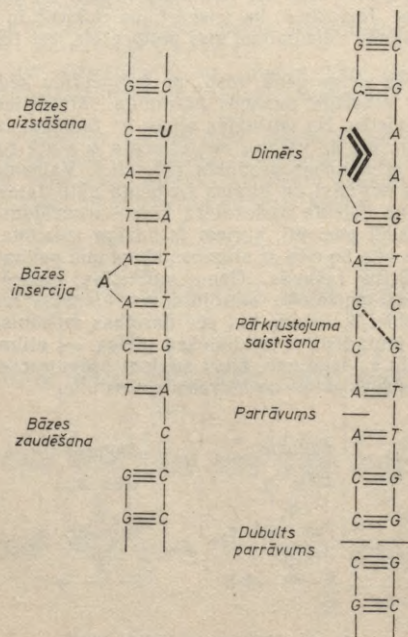
25. att. Alēles a^+ mutācijas sekas:

a_1 — mutants bez fermenta aktivitātes, a_2 — mutants ar samazinātu fermenta aktivitāti, a_3 — mutants ar palielinātu fermenta aktivitāti, S — substrāts, E — galaprodukts (pazīme).

Pēc fizikālo vai ķīmisko mutagēnu iedarbības tikai dažos gadījumos mutācija realizējas tūlīt. Piemēram, mutācija ar bāzes aizstāšanu reti notiek vienā paņēmienā vai tikai ar vienu specifisku bāzi DNS. Biežāk mutagēnu darbība izraisa vispirms pārmaiņas DNS struktūrā (26. att.). So pārmaiņu bieža rašanās bloķē DNS replikāciju un līdz ar to kodola un šūnas dalīšanos; notiek inaktivācija. Daļu traucējumu var «izlabot» ar reparāciju. Nevainojamas reparācijas gadījumā process atjauno sākuma stāvokli. Ja reparācija pieļauj kļūdas, tad var iestarpināt nepareizu bāzi.

Pēc pašreizējiem uzskatiem iespējami šādi gēnu mutāciju ceļi: 1) vienu bāzi pārveido citā; 2) premutatīvo DNS pārveido tā, ka rodas reparācijas procesi, kuru gaitā tiek iestarpināti nepareizi nukleotīdi; 3) DNS replikācijas kļūdu rezultātā tiek iestarpināts nepareizs nukleotīds.

Visi mutagēni izraisa vairākus traucējumu tipus. Slāpekļskābes darbību var uzskatīt par piemēru tiešam mutācijas rašanās procesam. Primāri citozīns tiek dezaminēts par uracilu. Galu galā nukleotīdu



26. att. Replikācijā radušās DNS struktūras izmaiņas, kuras var izraisīt dažādas mutācijas.

pāris GG tiek aizstāts ar TA. Bez tam slāpekļskābe inducē traucējumus DNS sistēmā, kas tikai pēc reparācijas kļūst par mutāciju.

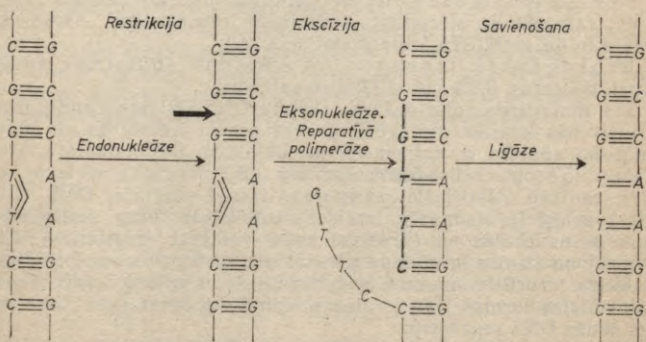
Ģēna mutācija rodas spontāni ar biežumu $10^{-5} \dots 10^{-8}$. Ar līdzīgu vai mazliet mazāku biežumu mutanti var atkal kļūt par savvaļas tipu (ar patieso atgriezenisko mutāciju, kad tiek likvidēta mutatīvā izmaiņa), vai arī supresoru mutācijas rezultātā atkal veidojas savvaļas tipa pazīme. Mutantiem parasti piemīt paaugstināta mutabilitāte, kas izskaidrojama ar nepareizu nukleotīdu iestarpinašanu DNS polimerāzes kļūdainas darbības dēļ.

4.4.5. Reparācijas procesi

Reparācija ir DNS molekulas bojājumu fermentatīva izlabošana. Veselā šūnā ir dažādas reparācijas sistēmas, kuras novērš ar starojumu vai ķīmiskiem mutagēniem inducētās DNS struktūras pārmaiņas. Izšķir fotoreaktīvāciju, kas notiek tikai redzamās gaismas ietekmē (domājams, ne zīdītāju šūnās), ekscīzijas reparāciju un postreplikācijas reparāciju.

Visbiežāk pazīstama ultravioleto (UV) traucējumu reparācija, kuru šeit apskatīsim. Ar UV starojumu starp vienas ķēdes blakus esošajām pirimidīna bāzēm rodas dimērs: T-A ūdeņraža saites vietā starp abām nukleotīdu ķēdēm veidojas T-T savienojumi vienas nukleotīdu ķēdes ietvaros. Fotoreaktīvācija ir atkarīga no redzamās gaismas iedarbības. Ferments noārda dimēru un atkal atjauno T-A ūdeņraža saites starp blakus esošām DNS ķēdēm. Ekscīzijas un postreplikācijas reparācijas nav atkarīgas no gaismas, un tādēļ tās sauc arī par *tumšo reparāciju*.

Ekscīzijas reparācijā, kā jau rāda nosaukums, tiek izgriezta DNS ķēdes bojātā daļa (27. att.). Vispirms endonukleāze identificē bojāto rajonu un «pārgriež» DNS molekulas ķēdi (restrikcija) bojājuma



27. att. Ekscīzijas reparācija *Escherichia coli*.

vietā. Pēc tam cits ferments — eksonukleāze atdala vai noārda bojāto fragmentu (ekscīzija) un iztrūkstošo fragmentu DNS polimerāze sintezē no jauna komplementāri attiecībā pret otru nebojāto DNS ķēdi. Abus šos posmus var katalizēt arī viens ferments, piemēram, baktērijai *Escherichia coli* Kornberga polimerāze, resp., polimerāze I. Beidzot ferments ligāze savieno no jauna sintezētā fragmenta galus ar pārējo DNS molekulas daļu.

Ja dimērus likvidē ar ekscīziju, tad bojātās bāzes nevar replikācijā noderēt par paraugu, jo šajā vietā no jauna sintezētajā DNS ķēdē paliek sprauga (robs). Turpreti ar rekombināciju starp DNS ķēdēm, kas rodas pēc replikācijas, ir iespējama nebojātas dubultķēdes veidošanās.

Sakarību starp reparācijas procesiem un mutāciju rašanos rāda pētījumi ar baktēriju celmiem, kuriem ir paaugstināts jutīgums pret UV stariem un defektīva reparācijas sistēma. Tātad mutācijas ir uzskatāmas par reparācijas kļūdu sekām. Taču joprojām paliek neskaidrs, kādā veidā reparācijas procesā rodas mutācijas.

4.4.6. Mutāciju cēloņi

Mutāciju (spontāno vai inducēto) cēloņi jeb mutagēnie faktori ir zināmi.

Ķīmiskie mutagēni ir iprīti, epoksīdi, propiolaktoni, dietilnitrozoamīns, N-metil-N-nitrozouretāns, β-naftilamīns, 2-acetilamīnfluorēns, NN-dimetil-4-aminobenzols, etilmetānsulfonāts, 4-nitrohinoīn-N-oksīds, slāpekļskābe, nitrīti, biokarbamīds, tioacetamīds, 3,4-benzpirēns, 3-metilholantrēns, stilbestrols, polivinilpirolidols, aflatoksīni (*Aspergillus flavus*), alkaloīdi (kolhicīns, cikazīns), hipofīzes hormoni, audzēju DNS vīrusi, DNS vīrusi, azbesta, niķeļa putekļi, svina un berilija savienojumi.

Fizikālie mutagēni ir rentgenstari, ultravioletie stari (UV), radioaktīvie starojumi, ekstremāla temperatūra, apdegumi, metāla folija, sintētiskā folija (celofāns u. c.).

Bioloģiskie mutagēni ir onkovīrusi (*Bilharzia*), adeno-vīrusi, poliomas, RNS vīrusi (Rausa sarkoma).

Visi mutagēni izraisa dažāda rakstura DNS sintēzes traucējumus.

Galvenās ķīmisko mutagēnu grupas pēc to iedarbības uz šūnas ģenētisko aparātu ir nukleīnskābju inhibitori, DNS slāpekļa bāzu analogi (5-bromuracils, 5-hloruracils u. c.), alkilējošie savienojumi, brīvie radikāļi. Alkilējošie savienojumi traucē normālas DNS molekulas replikāciju (sintēzi), izraisot neatbilstošu bāzu ieslēgšanos jaunajās molekulās un ģenētiskā koda izmaiņas (mutācijas). Citi savienojumi izraisa hromatīdu pārrāvumus un hromosomu aberācijas. Kolhicīns traucē hromosomu sadalīšanos šūnu mitozē, tādēļ rodas poliploidālas formas. Jau ir zināmi vairāki antimutagēni, kuri veicina šūnās DNS reparāciju.

Spontānās mutācijas izraisa šūnu metabolīti, ķīmiskie mutagēni, dabiskā radiācija, ekstremālas temperatūras un vīrusi. Taču mutā-

ciju biežumu un raksturu nosaka ģenētiskā konstitūcija. Hromosomu vietas ar sevišķi biežām mutācijām sauc par karstajiem plankumiem. Tie ir hromosomu rajoni, kuriem raksturīga strukturāla vai funkcionāla īpatnība — *mutabili gēni*. Mutaģenēzes specifisko kontroli šūnās nosaka galvenokārt DNS replikācijas, rekombinācijas un reparācijas komponenti. To apstiprina mūsdienu pētījumi ar baktēriju un vīrusu mutācijām.

No mutaģenēsiem faktoriem plašāk izpētīta ir starojuma jeb radiācijas ietekme. Jau 1925. gadā G. Nadsons un G. Filipovs parādīja rādija starojuma ietekmi uz sēņu mutaģenēzi. Vēlāk H. Mellers 1927. gadā publicēja plašus pētījumus ar drozofilas mutācijām, lietojot rentgenstaru dažādus spektrus. Mūsdienās izveidota radiācijas ģenētika un pat mikroorganismu un augu radiobioloģiskā selekcija. Salīdzinājumā ar dabisko jeb spontāno mutaģenēzi eksperimentālie starojumi simtiem un pat tūkstošiem reižu pastiprina mutācijas biežumu. Pētījumos ar drozofilu, kukurūzu, miežiem un citiem objektiem noskaidrots, ka gēnu mutāciju biežums palielinās proporcionāli jonizējošo starojumu devām, bet tām nav zemākā sliekšņa.

Pierādīts, ka arī ultravioletie stari daudzos organismos izraisa visu tipu mutācijas. UV iedarbība sīkāk izpētīta ar mikroorganismu mutācijām.

Augu un mikroorganismu mutāciju iegūšanai izmanto ķīmiskus mutaģenus, kas ietekmē DNS molekulas strukturālās pārmaiņas vai hromosomu pārveides un nesadalīšanos (poliploīdiju). I. Rapoport (PSRS) un S. Auerbaha (Anglijā) atklāja ļoti spēcīgus ķīmiskus mutaģenus, t. s. *supermutaģenus* — ipritu, uretānu, etilēnamīnu u.c., kuri spēj izraisīt hromosomu un gēnu mutācijas. Līdz ar to ķīmizācijas laikmetā ļoti uzmanīgi ir jāpēta dažādu ķīmisko vielu mutaģenā iedarbība pirms to plašas lietošanas augkopībā vai lopkopībā.

Ķīmisko mutaģenēzi izmanto augu un mikroorganismu selekcijā. Sajā sakarā principiāls un diskutējams ir jautājums par noteiktu mutāciju mērķtiecīgu iegūšanu. Ir zināms, ka dažādi mutaģenēti faktori (rentgenstari, γ starojumi, radioaktīvie α un β vai UV starojumi) izraisa atšķirīgus mutāciju spektrus. Tādēļ, lietojot mutaģenus dažādās kombinācijās un režīmos, ir iespējams paplašināt vai sašaurināt mutāciju spektru. Taču praktiski nav iespējams iegūt atsevišķo gēnu mutāciju noteiktā virzienā. Iegūtajā mutāciju spektrā var atrast vēlāmā tipa mutācijas selekcijas vajadzībām.

4.4.7. Mutāciju nozīme

Vairums mutantu uzrāda sliktāku darbību nekā savvaļas tips, tādēļ tos izslēdz dabiskā izlase. Selekcijā un evolūcijā nozīmīgi ir mutanti ar pozitīvām vai neitrālām izmaiņām. Audzētājam ir iespēja selekcionēt populācijās lietderīgus mutantus. Lai atrastu pietiekami lielu mutantu skaitu, ar mutaģenētiem var palielināt mutantu biežumu līdz 10^{-2} ... 10^{-1} .

Turpreti cilvēki ir jāpasargā no kaitīgām mutācijām — dažādām molekulārām slimībām un fermentu defektiem. Katra mutācija, kas

rodas ģeneratīvās šūnās, iedzimst no paaudzes uz paaudzi. Kā var ierobežot mutāciju rašanos cilvēkam? Ir jāsamazina mutagēno faktoru iedarbība, piemēram, nepieļaujot nevajadzīgas rentģenoskopiskās caurskates, ievērojot aizsardzības pasākumus pret apstarojumiem, nepieļaujot ārstniecības līdzekļu nepareizu izmantošanu un nevajadzīgu garšvielu, narkotiku izmantošanu, it īpaši bērniem un cilvēkiem reprodūktīvajā vecumā. Vairošanās procesam vajadzētu notikt tajā dzīves posmā, kad mutantu biežums pēcnācējos ir niecīgs. Mutantu biežums ir paaugstināts bērniem, kuru vecāki ir ļoti jauni vai arī veci. Mutantu vidējais biežums ir pārsniegts cilvēkiem vecumā no 30...35 gadiem. Mutāciju rašanos bieži vien pietiekami nenovērtē, jo tā reti izpaužas fenotipā dotajā paaudzē, bet parādās tikai pēcnācējos. Bieži mutācijas skar tikai vienu ķermeņa šūnu vai, šūnai aktīvi daloties, vairāk vai mazāk lielus audu sektorus. Ģeneratīvo šūnu mutāciju gadījumos defekts parasti kļūst redzams tikai tad, kad apvienojas divas vienādas mutantās alēles (homozigotiskā stāvoklī), galvenokārt radnieku laulībās.

Mutāciju nozīme evolūcijā. Vairums mutāciju ir kaitīgas, tikai neliela daļa ir neitrālas, un pavisam maz ir lietderīgo mutāciju. Evolūcijā nozīmīgas ir neitrālās un lietderīgās mutācijas, kas ir iedzimstošās mainības rezerve noteiktos vides apstākļos.

Hromosomu pārveidēm, it īpaši translokācijām, ir zināma loma sugu izcelšanās procesā. Ģēnu mutācijas, iekļaujoties noteiktā ģenētiskajā fonā, izmainīja organismu īpašības un kopā ar dabisko izlasi veidoja jaunas, labāk pielāgotas organismu formas. Turpretī nevēlamās izmaiņas kā maz dzīvotspējīgas ar dabisko izlasi tika izslēgtas no tālākas vairošanās un izzuda.

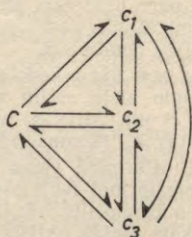
Pētīt dažādu sistemātisko grupu augu mainību, akadēmiķis N. Vavilovs formulēja iedzimstošās mainības homologisko rindu likumu. Kādai vienai sugai novērotās mutantās formas var parādīties arī citai tai radniecīgai sugai. Ģenētiski tuvas sugas vai ģintis raksturo līdzīgu iedzimstošo pārmaiņu rindas. Zinot vienas sugas vai ģintis formas, var paredzēt līdzīgu formu pastāvēšanu arī citās sugās vai ģintīs. Jo tuvāka sugu ģenētiskā radniecība, jo pilnīgāka ir to mainības līdzība. Veselas augu dzimtas raksturo noteikts mainības cikls, kurš līdzīgs visām ģintīm un sugām, kas ietilpst dzimtā. Līdzīgu domu izteica arī E. Baurš, proti, ka kādas sugas vienu un to pašu mutāciju homologiski var novērot arī citām tai radniecīgām sugām. Šis likums palīdzēja N. Vavilovam noskaidrot dažu kultūraugu izcelšanās centrus. Dzīvniekiem to apstiprina apmatojuma krāsas līdzīga mainība dažādu sugu grauzējiem — pelēm, jūrascūciņām, trušiem. Šāda likumība sastopama arī kukaiņu un mikroorganismu bioloģiskās īpašību mainībā.

4.4.8. Multiplais alēlisms

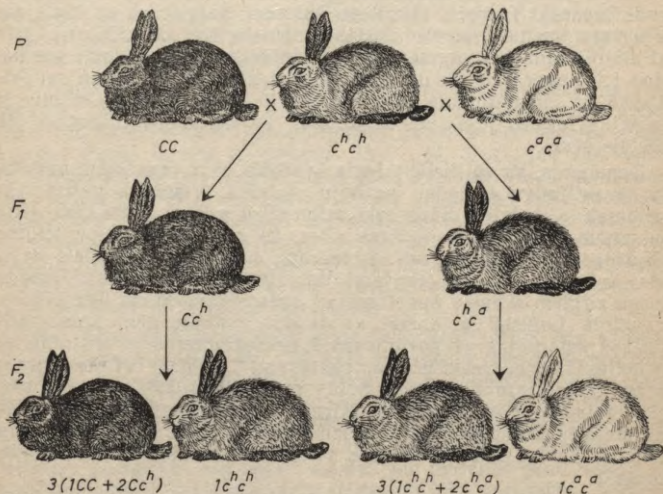
Ģenam mutējot, var veidoties vairāk nekā divas gēna formas — alēļu sērija jeb multiplās alēles. Piemēram, trušiem dominantais gēns C nodrošina intensīvu pigmenta sintēzi apmatoju-

mam un nosaka pelēku (aguti) krāsu, bet mutantais gēns Cc^h — gaišāku šinšillas krāsu, c^h — sermuļtrušu tipa krāsu un c^a — albīnismu (bez pigmentācijas) (28. att.).

Mutācijas var būt turpvērstas un atpakaļvērstas, no normāla vai mutanta gēna:



Multiplais alēlisms pavairo pazīmes formu dažādību un ir ģenētiskās adaptācijas mehānisms. Šai parādībai ir vairākas raksturīgas īpatnības. Tā rada fenotipu daudzveidību — alēlomorfus un indivīdu polimorfismu populācijās nepilnīgas dominēšanas un kodominēšanas



28. att. Multiplu alēļu sērijas iedzimšana trušiem:
C — melnā krāsa, c^h — sermuļtrušu krāsa, c^a — albīnisms.

gadījumos: $p = n \left(\frac{n+1}{2} \right)$, kur p — fenotipu skaits, n — alēļu skaits sērijā. Tātad, ja ir 2 alēles, fenotipu skaits būs 3, ja ir 3 alēles, fenotipu skaits — 6 utt.

Sērijā alēles atšķiras pēc dominēšanas pakāpes, augstākstāvošā pilnīgi vai daļēji dominē pār apakšējām alēlēm un ir recesīva pret augstākstāvošajām. Kodominēšanas gadījumā heterozigotiskajiem indivīdiem abas alēles izpaužas fenotipiski.

Diploidālā organismā, kam šūnu kodolā ir divi haploidāli hromosomu komplekti, multiplo alēļu sēriju var pārstāvēt tikai divi locekļi, piemēram, Cc^h , $c^h c^a$ utt. Attiecīgi alēles var būt homozigotiskā vai heterozigotiskā stāvoklī (kompaunds).

Vienas sērijas locekļi determinē vienu un to pašu pazīmi, to vienlaicīga darbība var pastiprināt fenotipisko izpausmi. Vienai un tai pašai dzīvnieku sugai multiplo alēļu sērijas var būt daudzos lokusos. Dzīvniekiem un cilvēkam plašāk pazīstamais multiplais alēlisms ir olbaltumvielu polimorfās sistēmas un asins grupas.

Lopkopībā mutācijām ir dažāda nozīme. Iekļaujoties evolūcijā un selekcijā, gēnu mutācijas veicināja mūsdienu šķirņu daudzveidības izveidošanu.

Kvalitatīvas kontrastainas atšķirības plaši pazīstamas kā trušu un kažokzvēru ādu krāsu dažādība. To standarta jeb savvaļas forma ir līdzīga savvaļas priekštečiem (pelēkie truši, brūnās ūdeles, sarkanās lapsas). Turpretī mūsdienu šķirnēm, pateicoties multiplajam alēlismam, var novērot visdažādākās apmatojuma krāsu nianses līdz pat albinismam (bez pigmentācijas). Mutāciju ceļā izveidojās garmataino jeb angoras trušu un kazu šķirnes kā recesīva forma salīdzinājumā ar ismatainajām šķirnēm. Govju, kazu un aitu tolums ir mutantas formas pretstatā ragainībai, ko determinē oligogēni jeb spēcīgie gēni.

Domājams, ka vēl lielāka loma ir sīkām, maz manāmām mutācijām kvantitatīvu poligēnu pazīmju mainībā. Vispirms pastiprinās kombinatīvā mainība. Sādā ceļā acīmredzot sakarā ar daudzu gēnu mutācijām radušās smalkvilnas aitas, kā arī pēc ķermeņa lieluma atšķirīgas dzīvnieku šķirnes. Piemēram, suņu šķirnēm vidējā dzīvmasa svārstās no 3 kg (Pinčers) līdz 70 kg (Sanbernārs). Dažādu šķirņu zirgiem skausta augstums arī svārstās no 80 cm līdz 170 cm un vairāk. Loģiski var domāt, ka daudzu mutantu gēnu kombinācijas, kas iedarbojas uz pazīmi vienā virzienā, veido to ekstremālas variāntes šķirnes robežās. Tā, piemēram, Latvijas brūnās šķirnes govīm tauku saturs pienā svārstās no 3,2 līdz 5,8% un pat plašākās robežās. Latvijas baltās šķirnes cūkām kontroles nobarošanas stacijās konstatēja barības izmantošanas svārstības atsevišķos metienos no 3,0 līdz 4,6 barības vienībām uz 1 kg dzīvmasas pieaugumu.

Taču selekcionāru uzmanību daudz vairāk saista iedzimstošie trūkumi un vispirms letālo un subletālo gēnu izskaušanas iespējas no populācijām. Letālie gēni jau agrīnas ontogēneses stadijās

izraisa embriju bojāeju jeb spontānos abortus. Rezultātā daudzdzemdējušo sugu vaislinieču daudzauglība samazinās par 12...25% no potenciālās, bet govīm samazinās teļu ieguve un reizē arī piena produkcija vienā gadā. Subletālo gēnu darbība ir ne mazāk kaitīga, jo tās ietekmē dzimst vārgi, mazdzīvotspējīgi pēcnācēji un palielinās to krišana. Daudzas anomālijas jeb iedzimtie trūkumi ir mutanti, lai gan defekti biežāk rodas ontogēnēzes traucējumu rezultātā. Dažreiz gadās, ka traucētās attīstības defekti fenotipiski ir līdzīgi mutācijai, bet nav iedzimstoši. Šādas neiedzimstošas (dzīves laikā iegūtas) anomālijas, kas pēc formas līdzīgas mutācijām, sauc par fenokopijām.

Mutāciju rašanās biežums dzīvniekiem variē no 1.10^{-5} līdz 1.10^{-2} un ir atkarīgs no ģenētiskās konstitūcijas, vecuma un fizioloģiskā stāvokļa, kā arī no apkārtējās vides faktoru iedarbības. Taču lauksaimniecības dzīvniekiem mutāciju noskaidrošana un uzskaitē ir stipri apgrūtināta. Fenotipiski mutācijas dažkārt ir līdzīgas modifikācijām (fenokopijām) vai arī dažādas indivīdu anomālijas ir radušās sakarā ar nelīdzsvarotu un nepietiekamu ēdināšanu, sliktas turēšanas apstākļos, pēc infekcijas slimībām utt. Turklāt dzīvniekiem ir samērā maz pēcnācēju, un pie tam vairums mutāciju ir recesīvā formā, tādēļ heterozigotiskajiem organismiem neizpaužas. Pat dominantajām mutācijām mēdz būt vāja penetrance (gēna izpausmes varbūtība) un ekspresivitāte (izteiktība), tādēļ ir apgrūtināta to noskaidrošana un uzskaitē. Ar citoloģisko izmeklēšanu iespējams atklāt tikai daļu no hromosomu mutācijām. Tātad selekcionāriem jābūt sevišķi uzmanīgiem, lai varētu samazināt letālo, subletālo gēnu un citu nevēlamo mutāciju biežumu populācijās.

Lai noskaidrotu un novērstu lauksaimniecības dzīvnieku mutāciju rašanos, speciālisti rūpīgi uzskaita un analizē apaugļošanās rezultātus pēc apseklošanas (aplecinašanas). Ja govīs pēc pēdējās apseklošanas dienas atkārtο meklēšanos 38...44. dienā, tad var domāt, ka noticis spontānais aborts letālo gēnu ietekmē. Visus jaundzimušos pēcnācējus rūpīgi apskata un atzīmē dzimšanas aktos manāmās anomālijas. Pēc tam analizē apseklošanas rezultātus ar atsevišķu vaislinieku spermū un pēcnācēju anomālijas. Izmantojot laboratoriju iekārtu, izdara vaislinieku citoģenētisko izmeklēšanu uz hromosomu mutācijām. Pēc gūtajiem rezultātiem pārtrauc izmantot spermū no vaisliniekiem ar hromosomu pārveidēm.

Atsevišķos gadījumos lieto analizējošo krustošanu, kad ar vaislinieka spermū apseklo 30...50 paša meitas un seko mutāciju fenotipiskajai izpausmei pēcnācējos. Taču šis paņēmēns ir nedrošs, jo tik tuvradniecīga pārošana arī bez mutācijām var dot negatīvus rezultātus auglībā vai nenormālības, kas nekad neparādīsies pēcnācējos, kuri iegūti neradniecīgā krustošanā. Tādēļ, atrodot vienu defektīvu pēcnācēju, vēl nevar secināt par mutantu gēnu nesēju un to likvidēt, jo rezultātā dažkārt var zaudēt labu vaislinieku šī metodiskā trūkuma dēļ.

5. Mikroorganismu ģenētiskās īpašības

Mikroorganismi — sēnes, baktērijas un vīrusi — ir plaši izplatīti, un tiem ir milzīga nozīme dzīvajā dabā. Mikroorganismi nodrošina organisko vielu apriti dabā un veido dzīvības harmoniju uz mūsu planētas Zemes. Tiem ir liela praktiska nozīme lauksaimniecībā, pārtikas rūpniecībā (piena, gaļas, alus un vīna, konditorejas izstrādājumu ražošanā), kā arī biorūpniecībā (antibiotiku, aminoskābju, fermentu ražošanā u. c.). Sevišķa uzmanība mikroorganismiem tiek pievērsta veterinārijā, medicīnā un augu aizsardzībā. Daudzi mikroorganismi ir cilvēkam noderīgi, bet ir arī daudz kaitīgu mikroorganismu, kuri izraisa pārtikas produktu bojāšanos, augu, dzīvnieku un cilvēka slimības un tādējādi rada ekonomiskus zaudējumus tautas saimniecībā.

Ģenētikas attīstības sākuma posmā zinātnieki ignorēja mikroorganismus kā ģenētisko pētījumu objektu un galveno uzmanību pievērsa augstākajiem augiem un dzīvniekiem. Taču situācija krasi izmainījās, kad izdevās iegūt rauga sēņu inducētās mutācijas, atklāt un noskaidrot baktēriju transformāciju un tās ģenētisko dabu. Mūsu gadsimta piecdesmitajos gados mikroorganismi kļuva par visnozīmīgāko objektu zinātniskajos pētījumos, uz kuru pamata mūsdienu bioloģijā izveidojās divas zinātnes nozares — molekulārā ģenētika un molekulārā bioloģija. Ģenētisko procesu izpēti mikroorganismos deva virkni jaunu atziņu un likumsakarību mūsdienu ģenētikā:

1) tika noskaidrota DNS ģenētiskā loma un ģenētiskā koda tripletu sistēma, kas kļuva par bāzi molekulārās ģenētikas izveidošanai;

2) attīstījās bioķīmiskā ģenētika, kas pēta gēnu darbību fermentu sintēzē;

3) tika izveidota precīzāka ģenētiskā analīze, jo pētījumi aptvēra lielas paraugkopas un precīzāk tika kontrolēta biosintēze;

4) radās iespēja modelēt dažas augu un dzīvnieku slimības un precizēt ģenētisko procesu lomu tajās.

Mikroorganismi kļuva par ģenētisko pētījumu universālu objektu, jo pētījumos tiem ir vairākas priekšrocības salīdzinājumā ar augstākajiem organismiem: 1) ļoti strauja vairošanās un paaudžu maiņa (0,5...2 stundās); 2) iespēja stingri regulēt ārējās vides faktoros eksperimentā (barotnes ķīmisko sastāvu, temperatūru, apgaismojumu, starojumu); 3) divas vairošanās formas — bezdzimumiskā un dzimumiskā vairošanās, kas ļauj novērot rekombinācijas dzimumprocesā un izpētīt rekombināciju produktus haplofāzē.

Samērā īsā laika posmā (1950...1970) zinātnieki guva dziļāku izpratni par iedzimtības un mainības materiālajiem pamatiem šūnu un molekulārajā līmenī, par DNS lomu olbaltumvielu biosintēzes

regulēšanā, paverot iespējas ģenētiskajai inženierijai vēlamo ģenotipu konstruēšanā.

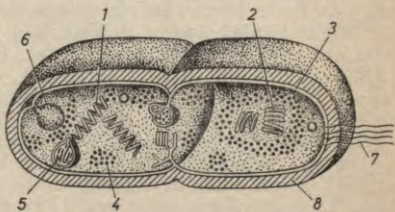
Molekulārā ģenētika savukārt daudz deva mikrobioloģijai un virusoloģijai, 1) atklājot baktēriju dzimumprocesu — *konjugāciju*; 2) parādot augu un dzīvnieku vīrusu hibridizācijas ceļus, nopamatojot to jaunu celmu rašanās iespējas vīrusu infekciju gadījumos; 3) noskaidrojot iespējas izmantot ūģus cīņā ar kaitīgām baktērijām (izraisot to līzi, t. i., noārdīšanos); 4) izveidojot desmitiem un pat simtiem reižu aktīvākus mikroorganismu celmus nekā savvaļas celmus, kurus izmanto antibiotiku sintēzē; 5) noskaidrojot, kā rodas pret antibiotikām rezistentas baktērijas.

5.1. MIKROORGANISMU UZBŪVE UN VAIROŠANĀS

Sēņu — raugu, *Aspergillus* un *Neurospora* sugu — šūnu uzbūve ir samērā līdzīga augstāko organismu šūnu uzbūvei. Tām ir kodols, citoplazma, mitohondriji utt. Tās vairojas pumpurojoties, bet periodiski veido arī haplofāzi — askusporas, kurām saplūstot veidojas jaunas veģetatīvas kolonijas.

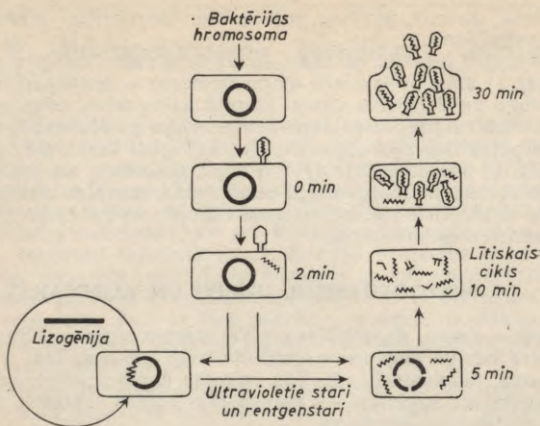
Baktēriju šūnām ir samērā vienkārša uzbūve (29. att.). Ārpusē šūnai ir šūnapvalks, kura uzbūve un ķīmiskais sastāvs ir raksturīgs katrai sugai. Dažiem celmiem virs šūnapvalka veidojas kapsula jeb gļotains apvalks. Šūnas citoplazmas tilpums ir neliels. Īsta kodola baktērijām nav, ir tikai viena hromosoma jeb DNS molekula, kura nav saistīta ar histoniem. Tātad *baktēriju šūnas ir haploidālas*. Bez tam baktēriju genomā ietilpst *plazmidas*, kurām var būt dažāda konfigurācija: galvenokārt gredzenveidīga, bet dažkārt arī lineāras ķēdes veida. Plazmidas ir sīkas DNS molekulas daļas, kurās ietilpst 2250...400 000 nukleotīdu pāru. To garums sastāda 0,1...1,0% no hromosomas DNS garuma. Plazmidas ir grampozitīvo baktēriju īpašību ekstrahromosomālas ģenētiskas determinantes. Sīkāk izpētītas ir F, R un Col plazmidas.

F plazmidas nodrošina baktēriju dzimumprocesu jeb fertilitāti un ģenētiskās informācijas apmaiņu konjugācijā. R plazmidas nosaka baktēriju rezistenci pret dažādām antibiotikām, bet Col plazmidas sintezē kolicīnus *Escherichia coli*, kas spēj nomākt citu radniecīgu baktēriju vairošanos. Arī citas baktēriju sugas analogiski spēj ražot dažādus bakteriocīnus. Ir arī plazmidas, kas determinē hemolizīnu, enterotoksīnu un atsevišķu antigēnu sintēzi. Plazmidas var integ-



29. att. Baktērijas šūnas uzbūves shēma:

1 — hromosoma (DNS molekula), 2 — plazmidas, 3 — šūnapvalks (citoplazmatiskā membrāna), 4 — ribosomas, 5 — mezosoma, 6 — vakuola, 7 — pili, 8 — kapsula.



30. att. Vīrusu dzīves cikls.

rēties baktēriju hromosomā (episomas) vai eksistēt atsevišķi. Tās pašreproducējas un dažkārt veido ar citiem gēniem saistītas grupas. Plazmīdai piesaistītie hromosomas DNS fragmenti var pāriet citos baktēriju celmos, šūnām konjugējot.

Baktēriju šūnas virsmai ir savdabīgi citoplazmatiski veidojumi — pili jeb bārkstiņas. Pa F pili jeb dzimumbārkstiņu kanāliem DNS pāriet no donora šūnas recipienta šūnā.

Baktērijas vairojas, šūnām tieši daloties, bet periodiski notiek arī to konjugācija jeb dzimumprocess.

Vīrusiem ir visvienkāršākā uzbūve. To sastāvā ir tikai nukleīnskābe (DNS vai RNS) un olbaltumvielu apvalks (30. att.). Tie eksistē tikai baktēriju, augu un dzīvnieku šūnās. Vīrusus, kas dzīvo baktēriju šūnās, sauc par bakteriofāgiem vai vienkārši — par fāgiem. Vīrusu daļiņa ar speciālu mehānismu ieduras baktēriju šūnas sienā, izgrūž nukleīnskābi šūnas citoplazmā, bet olbaltumvielu apvalks paliek ārpus šūnas. Baktēriju šūnā vīrusa DNS (RNS) ļoti strauji vairojas (kopējas), izmantojot baktēriju fermentatīvās sistēmas un nukleotīdus. Savairojoties lielā daudzumā, vīrusi noārda baktēriju šūnas, un notiek to izšķīdināšana — līze. Līzētād ir baktēriju šūnu sabrukšana fāgu savairošanās rezultātā.

Dažkārt vīrusa DNS apvienojas ar baktērijas DNS molekulu un ilgstoši eksistē neaktīvā stāvoklī baktēriju šūnās vairākas paaudzēs. Šādu koptastāvēšanu sauc par lizogēniju. Vēlāk vīrusa DNS vai nu izdalās no baktērijas DNS, savairojas un lizē šūnu, vai arī, saistoties ar tās fragmentiem, spēj pāriet citas baktērijas šūnās. Tātad vīrusi vairojas tikai dzīvās šūnās, izmantojot to fermentus, nukleotīdus un enerģiju.

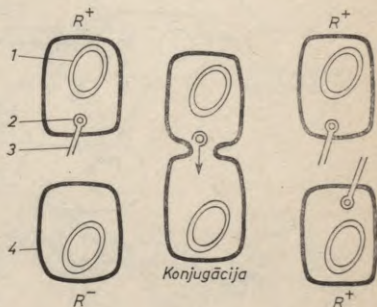
5.2. MIKROORGANISMU ĢENĒTISKĀS INFORMĀCIJAS APMAIŅA

Apskatītās baktēriju un vīrusu īpatnības rada baktēriju ģenētiskās informācijas apmaiņas specifiku. Šī apmaiņa var notikt ar konjugāciju, transformāciju un transdukciju.

Konjugācija ir savdabīgs dzimumprocess, kas novērojams vairākām baktēriju sugām — *Escherichia coli*, *Salmonella*, *Shigella* u. c. Ar konjugāciju notiek ģenētiskās informācijas vienvirziena nodošana no vienas šūnas citā šūnā, pārnesot fertilitātes F plazmīdu. Konjugācijas procesā vīrišķā donora šūna plazmīdu F^+ nodod sievišķajai šūnai, kas nesatur F plazmīdu. Rezultātā recipienta šūna, saņemot F^+ plazmīdu, kļūst par vīrišķo šūnu, kas spēj konjugēties ar citām šūnām. Plazmīdas tiek pārnestas pa citoplazmatisko konjugācijas tiltiņu jeb pilu (31. att.).

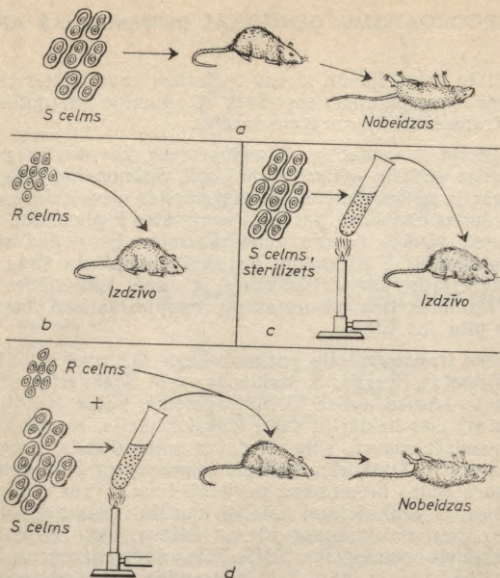
Ģenētisko transformāciju pneimokokiem (32. att.) atklāja F. Griffiths (1928), bet O. Everijs, S. Makleods un M. Makkartijs (1944) pierādīja, ka to izraisa nelieli DNS fragmenti. Vēlāk izrādījās, ka ir iespējama arī citu baktēriju sugu transformācija, izveidojot celmus, kas spēj raudzēt cukuru, sintezēt dažas aminoskābes, izmainīt seroloģiskās īpašības. Dažkārt atsevišķie celmi saņem 2 un vairāk ģēnu, ja tie donora šūnas hromosomā novietoti tuvu. Transformācijas sekmiņai norisei ir nepieciešami noteikti apstākļi: pietiekami liels DNS fragments, kura molekulmasa 10^6 un lielāka, bet recipienta šūnā kaut daļēji jābūt homologiskai DNS. Tātad šāda pārņemšana iespējama starp ģenētiski radniecīgām baktēriju sugām. Transformācija reālizējas baktēriju šūnās noteiktā fizioloģiskā stāvoklī — populācijas augšanas fāzes beigās, kad recipienta šūnām piemīt kompetence. Donora DNS fragments absorbējas uz kompetentās šūnas virsmas un pēc tam caur šūnapvalku iekļūst recipienta šūnā. Vēlāk šis fragments iestarpinās recipienta hromosomā tuvu homologiskajam iecirknim; notiek divkārsa krustmija (33. att.). Tātad domājams, ka transformācija ir baktēriju dabiskās rekombinācijas cēlonis.

Transdukcijas gadījumā donora šūnas fragmentu pārnes recipienta šūnā mērenais fāgs (34. att.). Fāgs, iekļuvis nelizogēnā baktērijā, novietojas tās hromosomā, kļūst par profāgu un replicējas kopā

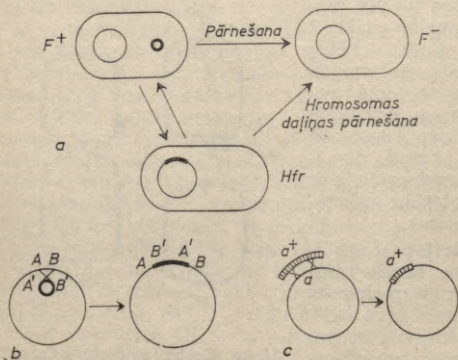


31. att. Baktērijas *Escherichia coli* R plazmīdas pārņemšana konjugācijā:

1 — baktērijas hromosoma, 2 — R plazmīda, 3 — pilus, 4 — baktērijas šūna.

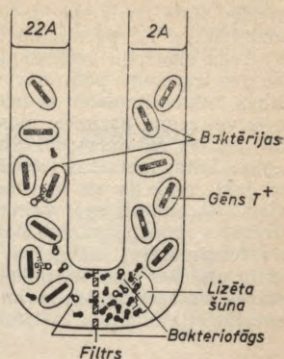


32. att. Pneimokoku transformācijas shēma (pēc Griļitsa):
 a — dzīva S celma injekcija, b — dzīva R celma injekcija,
 c — sterilizēta S celma injekcija, d — dzīva R celma un sterili-
 zēta S celma kombinēta injekcija.



33. att. Baktēriju rekombinācija konjugācijā:
 a — šūnas ar atšķirīgu fertilitāti, b, c — rekombinatīvā
 iestarpināšana.

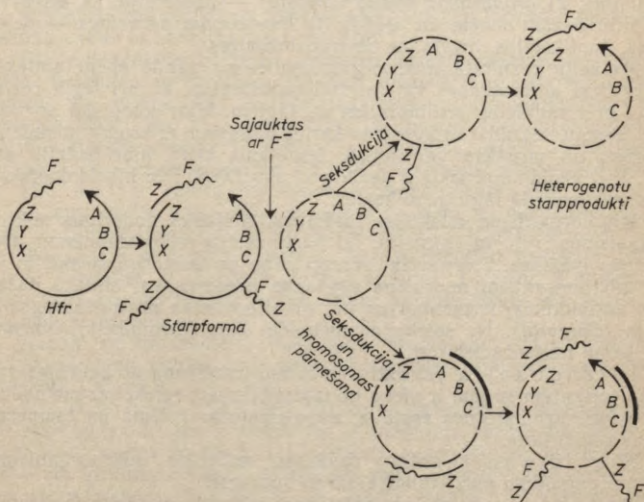
ar baktērijas hromosomu. Vēlāk izskaldoties fāgs spēj nejausi piesaistīt jebkuru DNS fragmentu un pēc šūnas lizes pārnest to citā baktēriju šūnā, kura ir jutīga pret šo fāgu. Līdz šim transdukcija ir atklāta *Bacillus*, *Escherichia*, *Shigella*, *Pseudomonas*, *Staphylococcus*, *Salmonella* un *Vibrio* ģinšu baktērijām. Pārnestais DNS fragments var iestarpināties recipienta šūnas hromosomā līdzīgi kā transformācijas procesā. DNS fragmenta lielums atkarīgs no fāga DNS lieluma, un parasti tas nepārsniedz 1...3% DNS. Tādēļ visbiežāk tiek pārnesti tikai viens no tiem gēniem, ar kuriem atšķiras donora un recipienta šūnas (celmi). Daudz retāk transdukcijas reizē divi un vairāki tuvu novietoti donora gēni. Šo likumsakarību izmanto, sastādot baktērijas hromosomu kartes, it sevišķi tām sugām, kurām nenotiek konjugācija. Transdukciju spēj veikt ne tikai virusi, bet arī dažas plazmīdas. Ja to izpilda dzimumfaktors F, tad procesu sauc par seksdukciju. Rezultātā šūna kļūst par



34. att. Eksperiments, kas demonstrē baktēriju transdukciju:

22A — baktēriju celms, kas nespēj sintetēt triptofānu (T⁻), 2A — baktēriju celms, kurš spēj sintetēt triptofānu (T⁺).

to izpilda dzimumfaktors F, tad procesu sauc par seksdukciju. Rezultātā šūna kļūst par



35. att. Seksdukcijas shēma.

vīrišķo šūnu un ir spējīga turpmāk nodrošināt seksdukciju jeb dzimumfaktora F^+ pārnesanu kopā ar saistītajiem gēniem (35. att.).

Taču baktēriju ģenētiskajos pētījumos atklājās arī cita specifika. Te nav iespējams pētīt atsevišķus īpatņus, bet var pētīt dažādas īpašības mikroorganismu celmiem un kolonijām. Izdala vairākas koloniju vai celmu pazīmes: morfoloģiskās (koloniju forma un lielums, to virsmas raksturs); bioķīmiskās (dažāda koloniju pigmentācija), kultivēšanas īpatnības (elpošanas tips — aerobas vai anaerobas baktērijas), reakcija uz barotnes sastāvu jeb spēja sintezēt noteiktas vielas (prototrofi spēj vairoties un dzīvot minimālā barotnē, aukso-trofiem vajadzīga pilnīga barotne), reakcija uz apgaismojuma režīmu un temperatūru, rezistence pret antibiotikām un izturība pret fāģiem utt. Bez tam vēl mikroorganismi atšķiras imunoloģiski pēc to spējas sintezēt antivielas un reaģēt uz tām (seroloģiskās reakcijas, aglutinācija u. c.).

5.3. MIKROORGANISMU ĢENĒTISKĀ ANALĪZE UN SELEKCIJA

Baktēriju ģenētisko atšķirību pētīšanai lieto vairākas metodes:

- 1) ar mutācijām iegūto īpašību izpēti;
- 2) hibridoloģisko analīzi, t. i., noteiktu īpašību iedzimšanas izsekošanu paaudžu virknē, nosakot darbīgo gēnu skaitu, to lokalizāciju un mutāciju raksturu.

Mikroorganismiem novēro 1) *gēnu mutācijas* jeb ģenētiskā koda izmaiņas; 2) *hromosomu skaita izmaiņas* — haploīdiju, kā arī poli-ploīdiju dažām sēnēm un aļģēm; 3) *hromosomu pārveides* — delēcijas, duplikācijas, inversijas un translokācijas.

Mutāciju rezultātā mikroorganisma celms zaudē spēju sintezēt atsevišķas aminoskābes vai raudzēt oghidrātus, kā arī iegūt rezistenci pret radiāciju, antibiotikām un fāģiem. Hibridoloģiskā analīze dod iespēju izstrādāt hromosomu kartes daudziem mikroorganismiem. Fāģiem un vīrusiem vairojoties, iespējama DNS hibridizācija arī tad, kad vienā šūnā iekļūst dažādu vīrusu DNS. Pēc hibridoloģiskās analīzes sastāda fāģu gēnu kartes.

Mikroorganismu selekcijas īpatnības. Audzējot noderīgos mikroorganismus, veic to selekciju, lai pastiprinātu mikroorganismu lietderīgās īpašības. Tas sevišķi svarīgi sēņu un baktēriju selekcijā, jo šie mikroorganismi nodrošina rūgšanas procesus vai sintezē dažādas antibiotikas, fermentus un pat olbaltumvielas no naftas parafīniem (*Shigella*). No selekcijas metodēm lieto introdukciju, hibridizāciju un mutantu selekciju.

Introdukcija jeb aktīvāko celmu izdalīšana no savvaļas vai rūpnieciskajām sugām ir viena no izplatītākajām selekcijas metodēm. To sekmē arī barotnes sastāva, apgaismojuma režīma un temperatūras regulēšana.

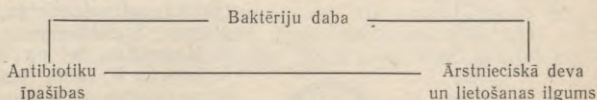
Hibridizācija starp dažādām noderīgo mikroorganismu sugām pagaidām maz izplatīta, un to lieto reti.

Mutantū selekcija balstās uz inducēto mutāciju iegūšanu, lietojot dažādus starojumus (ultravioleto, radioaktīvo, rentgenstarus)

un ķīmiskos mutagēnus. No iegūtā mutāciju spektra izvēlas lietderīgākās formas. Šī metode reizēm dod labus panākumus, piemēram, antibiotikas sintezētāju mikroorganismu selekcijā (S. Alihanjans, 1970).

5.4. IEDZIMSTOŠĀ MIKROORGANISMU REZISTENCE PRET ANTIBIOTIKĀM

Antibiotiku terapijas optimistiskās nākotnes prognozes, kas balstījās uz terapijas panākumiem antibiotiku lietošanas ēras sākumā, jau drīz vien izrādījās maldīgas, jo aizvien biežāk izveidojās rezistenti baktēriju celmi, kuri panesa agrāk iedarbīgās antibiotiku devas. Turklāt rezistence ir relatīvs, no devas atkarīgs jēdziens, par kuru var izdarīt slēdzienu tikai sakarībā ar noteiktu antibakteriālu bioloģiski aktīvu vielu:



Jūtīgums pret antibiotikām izskaidrojams ar trim to iedarbības veidiem uz baktēriju šūnām: 1) vielu maiņas palēnināšanos šūnā, 2) dažu baktēriju sugu līzi (noārdīšanos) un 3) baktēriju fermentu sistēmu nobloķēšanu (ATF sintēzi, ūdeņraža pārvešanu u. c.).

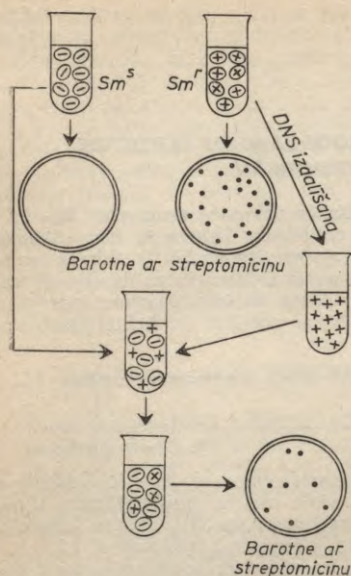
Atbilstoši tam rezistenci izskaidro kā baktēriju fermentu neaizskaramību vai ar to adaptīvajām izmaiņām.

Par rezistentiem baktēriju celmiem uzskata celmus, kas panes kādas noteiktas antibiotikas augstāku koncentrāciju dzīvnieka asins serumā vai audos, kāda ārstējot sasniedzama organismā. Šāda rezistence bieži vien ir ļoti specifiska, tā pastāv tikai pret noteiktu antibiotiku. Rezistentas baktērijas var veidoties dažādi — mutāciju, konjugācijas, transformācijas (36. att.) un transdukcijas rezultātā.

Mutāciju radītā rezistence ir monovalenta, tikai pret noteiktu antibiotiku, kas bloķē fermentatīvo sistēmu. Spontāno mutāciju gadījumā baktērijas hromosomālajā DNS izmainās nukleotīdu sastāvs. Reizē ar iegūto rezistenci pret antibiotiku baktērija daļēji zaudē virulenci, t. i., spēju izraisīt slimību. Turpretī R plazmīdu pārņemšana neizmaina baktērijas celma pamatīpašības un virulences saglabājas pilnībā.

Kādam gēnam mutējot baktērijas hromosomā, tajā izmainās nukleotīdu kods un līdz ar to aminoskābju sastāvs sintezējamā olbaltumvielā (37. att.).

Ar konjugāciju tiek pārnestas specifiskās plazmīdas — rezistences faktori jeb R plazmīdas. R plazmīdu pārņemšana notiek ne tikai starp vienas un tās pašas baktēriju sugas šūnām, bet arī starp dažādām ģintīm un sugām, piemēram, starp *Enterobacteriaceae* dzimtas, *Pseudomonas*, *Pasteurella* un *Vibrio* sugām, vai starp *Enterobacteriaceae* sugu dažādiem celmiem. R plazmīdas nevar pārnest



36. att. Pret antibiotikām rezistentu baktēriju veidošanās transformācija:

S^{ms} — pret streptomīcinu jutīgs baktēriju celms, S^{mr} — pret streptomīcinu izturīgs baktēriju celms.

klūdu reprodukcijā. Stafilokoku R plazmīdas parasti ir polivalentas, t. i., rezistentas pret vairākām antibiotikām.

Aprakstītās R plazmīdu pārvešanas iespējas ir ļoti nozīmīgas cīņā ar epizootijām, ķirurģijā un ginekoloģijā. Tas arī jāievēro lopkopībā, lietojot antibiotikas kā barības piedevas dzīvnieku augšanas stimulēšanai vai subklīnisko infekciju nomākšanai. Dzīvnieku gremošanas traktā barības piedevu — antibiotiku ietekmē veidojas rezistentas baktērijas. Pie tam gramnegatīvo baktēriju rezistence izveidojas ļoti ātri — vienā vai dažās nedēļās. Šī rezistences veidošanās ir nozīmīga ne tikai dzīvnieku zarnu florai. Rezistentās patogēnās vai nosacīti patogēnās baktērijas var kontagiozi pāriet uz citiem dzīvniekiem vai arī cilvēkiem. Rezistence var veidoties arī bakteriālas saslimšanas gadījumā, terapijā lietojot antibiotikas, piemēram, zarnu traktā, elpošanas orgānos vai urogenitālajā sistēmā. Ari nepatogēnajām zarnu baktērijām var būt R plazmīdas un, izēdīnot antibiotikas, tās var uzkrāties. Medicīnā un veterinārijā šo procesu daļēji var veicināt, lietojot antibiotiskās un bakteriostatiskās vie-

uz grampozitīvajām baktērijām vai kokiem. Konjugācijā R plazmīdu pārvešana iespējama, ja pH 5,5...8,0 un temperatūra 15...45 °C. Tā var notikt ārpus organismā, piemēram, notekūdeņos. R plazmīdām var būt gan monovalenta, gan polivalenta rezistence pret vairākām antibiotikām.

Baktēriju fermenti, kuri tieši iedarbojas uz antibiotikām, inaktīvā vai noārda vairākas ķīmiski radniecīgas bioloģiski aktīvas vielas (tetraciklinus, streptomīcinu, penicilīnu). Stafilokokiem arī ir R plazmīdas, bet nav pārvešējfaktora F, tādēļ rezistence nevar rasties ar konjugāciju. Šo R plazmīdu pārvešana notiek ar transdukciju.

Rezistences faktorus transdukcijā starp radniecīgām baktērijām pārnes fāgi. R plazmīdas iecirkņus DNS tie pārnes saistītā veidā. Fāgiem replicējoties, to DNS sastāvā nejausi var ieslēgties arī R plazmīdas. Šī ieslēgšanās uzskatāma par

6. Kvalitatīvo pazīmju iedzimšanas likumsakarības

Jau XIX gs. daudzi botāniķi, pētot iedzimtības likumsakarības, mēģināja noteikt pēcnācēju ārējo līdzību vecākiem pēc daudzām pazīmēm, resp., vispārējo līdzību. Turpretī G. Mendelis izvēlējās piemērotākus objektus un pētījumu metodes. Pirmkārt, viņš izmantoja pašapputes augus — zirņus (*Pisum sativum*) un varēja regulēt dažādu formu hibridizāciju. Otrkārt, pārbaudot materiāla «tīrību», viņš ņēma konstantas formas, kurām nav skaldīšanās. Treškārt, viņš pētīja atsevišķo pazīmju kontrastainās formas (sarkano un balto ziedu krāsu, dzelteni un zaļo graudu krāsu utt.) paaudzū virknē (2 vai 3 paaudzēs), nosakot šo formu skaitliskās attiecības, pie tam atsevišķi katra hibridauga pēcnācējos. Apkopojot septiņu gadu jeb septiņu paaudzū pētījumu rezultātus, viņš 1866. gadā publicēja galvenās atziņas darbā «Pētījumi par augu hibridiem». Šīs atziņas nav zaudējušas savu zinātnisko un metodisko nozīmi līdz pat mūsu dienām, jo vairākkārt apstiprinājās vēlākos pētījumos ar dažādām augu un dzīvnieku sugām.

6.1. MONOHIRĪDISKĀ UN DIHIRĪDISKĀ KRUSTOŠANA

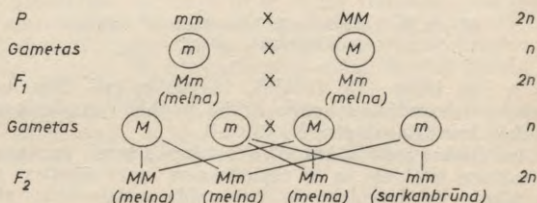
Krustošanas eksperimentus, kuros vecāki atšķiras pēc vienas pazīmes kontrastainām formām, sauc par monohibrīdisko krustošanu, pēc divām pazīmēm — par dihibrīdisko, pēc trim un vairāk pazīmēm — par polihibrīdisko krustošanu. Veidojot krustošanas shēmas, vecāku paaudzi apzīmē ar burtu *P* (lat. *parentes* — vecāki), bet to pēcnācējus pirmajā hibridu paaudzē ar F_1 (lat. *filii* — bērni), bet tālākajās hibridu paaudzēs attiecīgi ar F_2 , F_3 , ..., F_n . Krustošanas shēmā pirmo uzrāda mātes (♀) formu, bet pēc tam — tēva (♂) formu. Pazīmes formu, kura F_1 paaudzē paliek vadošā, sauc par *dominanto*, bet nomākto (neizpausto) — par *recesīvo*. Atbilstoši dominanto pazīmi un to noteicošo iedzimtības faktoru (gēnu) simboliski apzīmē ar lielo burtu (*A*), bet recesīvo — ar mazo burtu (*a*). Parasti ņem pirmo burtu no dominantās pazīmes nosaukuma, piemēram, melns — *M*, bet šīs pazīmes recesīvo formu apzīmē attiecīgi ar *m*, lai gan alternatīvā forma tai būtu nosaukta citādi. Piemēram, ja krusto trušus ar melnu apmatojumu *M* un trušus ar baltu apmatojumu, tad balto apmatojuma krāsu apzīmē ar *m*, nevis ar *b*, t. i., simbola burtu pazīmju vai alēļu pārim nemaina.

Mūsdienu ģenētikā bez tam ir pieņemts drozofilas un mikroorganismu gēniem dot apzīmējumus tikai ar mazajiem burtiem, piemēram, dominanto gēnu apzīmē ar a^+ , bet recesīvo — ar *a*. Gēniem ar

summāro efektu, t. s. aditīvo gēnu apzīmēšanai lieto burtus ar indeksiem $A_1, A_2, A_3 \dots$ utt.

Mendelis secināja, ka hibrīdiem, kurus ieguva, krustojot pēc viena pazīmju pāra atšķirīgas vecāku formas, acīmredzot veidojas divu dažādu tipu dzimuzmāšunas, kas satur tikai vienu no kontrastaino pazīmju nesējiem — dominanto vai recesīvo pazīmi noteicošo faktoru. So principu sauc par gametu tīrības principu un iedzimtības faktoru diskrēto stāvokli.

Monohibrīdiskajā krustošanā, kad vecāki atšķiras pēc vienas pazīmes alternatīvām formām, dzīvniekiem novērota apmatojuma krāsas iedzimšana. Tā govīm melnā krāsa M dominē pār sarkanbrūno krāsu m . Tādā gadījumā, krustojot atšķirīgas vecāku formas, piemēram, Alberdingangusu buļļus ar Latvijas brūnajām govīm, var sagaidīt hibrīdus ar šādu krāsu:



Tādējādi pirmās hibrīdu paaudzes F_1 dzīvnieki ir vienveidīgi jeb vientipiski un to apmatojuma krāsa melna. So pirmās paaudzes vienveidības likumu dēvē par pirmo Mendēļa likumu jeb dominēšanas likumu.

Otrajā hibrīdu paaudzē F_2 notiek skaldišanās un parādās īpatņi kā ar dominantām, tā arī ar recesīvām pazīmēm skaitliskā attiecībā 3:1 (pēc liela novērojumu apjoma, bet nelielās ģimenēs vai paraugkopās var būt novirzes no šīs attiecības). So principu dēvē par skaldišanās jeb otro Mendēļa likumu.

Dihibrīdiskajā krustošanā, kad vecāki atšķiras pēc diviem alternatīvo pazīmju pāriem, bet hibrīdi divos lokusos ir heterozigotiski, līdztekus apmatojuma krāsai var apskatīt vēl tolu T un ragainības t iedzimšanas likumsakarības, krustojot iepriekš minētās govju šķirnes. Lai atvieglinātu gametu kombināciju aprēķinus, angļu ģenētiķis R. Pennets ieteica izdarīt pierakstus režģa veidā, ko literatūrā arī sauc par Penneta režģi (38. att.). Režģa divās malās parāda gēnu kombinācijas virišķajās un sievišķajās gametās, bet krustojumu vietās — no tām izveidotās zigotas. Šeit pēcnācēju skaldišanās F_2 paaudzē pēc divām pazīmēm notiek attiecībā 9:3:3:1 no 16 iespējamām gametu kombinācijām. Pie tam abas pazīmes kombinējas neatkarīgi viena no otras, ja to gēni atrodas dažādās hromosomās. To dēvē par trešo Mendēļa likumu. Šādas brīvas kombinēšanās

P	♀	$mmtt$	x	♂	$MMTt$	$2n$
Gametas		mt mt			MT Mt	n
F_1 hibrīdi					$MmTt$	$2n$
					melni toli	
F_1 gametas		MT Mt			mT mt	n
				♂	MT Mt mT mt	
F_2	+			♀		
	MT	$MMTt$	$MMTt$	$MmTt$	$MmTt$	
	Mt	$MMTt$	$MMtt$	$MmTt$	$Mmtt$	
	mT	$MmTt$	$MmTt$	$mmTt$	$mmTt$	
	mt	$MmTt$	$Mmtt$	$mmTt$	$mmtt$	

38. att. Tolo melno bulļu krustošana ar ragainām sarkanbrūnām govīm.

iespējas ir ļoti lielas (13. tabula), tās veido ļoti lielu kombinatīvo mainību jeb indivīdu daudzveidību populācijās. To apstiprina dihibrīdiskās krustošanas piemēri (39. att.).

Taču teorētiski gaidāmā hibrīdu skaldīšanās nereti var izmainīties dažādu faktoru ietekmē: ja ir nepietiekams paraugkopas apjoms; gametu, zigotu vai jaundzimušo nevienāda izdzīvotība; atšķirīga gēna ekspresivitāte (izpausmes intensitāte) un penetrance (izpausmes frekvence) populācijas locekļiem; dažu gēnu letāls efekts, kad homozigotas (AA) iet bojā (pelēkajām karakulaitām, platina lapsām).

Monohibrīdiskās vai dihibrīdiskās krustošanas datus analizējot, var redzēt, ka melno pēcnācēju vidū ir ģenētiski atšķirīgi īpatņi (MM un Mm). Šī iemesla dēļ V. Johansens ieteica lietot divus pamatjēdzienus — *genotips* un *fenotips*.

13. tabula

Iespējamo gēnu (hromosomu) kombināciju skaits gametās un zigotās, fenotipu un genotipu dažādība

Atsevišķo pazīmju pāru skaits	Atšķirīgo gametu skaits	Atšķirīgo zigotu skaits	Fenotipu skaits F_2 paaudzē	Genotipu skaits F_2 paaudzē
1	2	4	2	3
2	4	16	4	9
3	8	64	8	27
5	32	1024	243	32
10	1024	1 048 576	59 049	1024
n	2^n	4^n	2^n	3^n

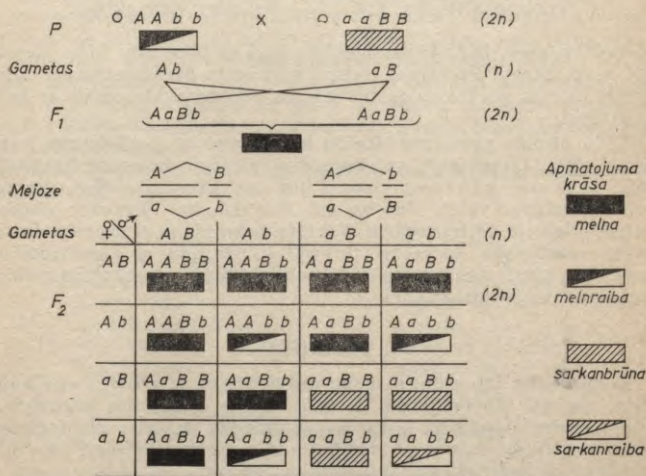
Piezīme. Fenotipu skaits 2^n ir tikai pilnīgas dominēšanas gadījumā.

Ar genotipu saprot visu gēnu kopumu vai sistēmu, resp., individa ģenētisko konstitūciju, kas izveidojas apaugļošanās rezultātā. Pārnestā nozīmē ar genotipu dažkārt apzīmē arī gēnu stāvokli dotajā lokusā jeb alēlo gēnu pāri. Stāvoklis var būt homozigotisks (*MM*) vai heterozigotisks (*Mm*). Homozigotībai un heterozigotībai ir principiāla nozīme selekcijā un evolūcijā.

Ar fenotipu saprot individa visu pazīmju un īpašību kopumu, kas izveidojas genotipa un vides faktoru mijiedarbības rezultātā. Dažkārt ar fenotipu apzīmē arī kādu vienu pazīmi, piemēram, govju apmatojuma krāsa, izslaukums vai dzīvmasa.

Homozigotība (*AA*) pie alternatīvām pazīmēm veido konstantas formas (bez skaldišanās) un nodrošina pēcnācēju viendabīgumu jeb šķirņu konsolidēšanos. Homozigotību var palielināt, ilgstoši lietojot homogēnu pāru atlasī, kā arī tīraudzēšanu desmitos paaudžu. Šķirni, kam ilgstoši lietota tīraudzēšana, sauc par *tirasiņu šķirni*. Tai piemīt sevišķi konservatīva iedzimtība jeb dažādu pazīmju noturība pat hibrīdu pēcnācējos, krustojot to ar citām vēsturiski jaunākām šķirnēm. Piemēram, par tirasiņu šķirnēm uzskata Tirasiņu aulekšotājus, Arābu zirgus, Džersejas govus. Dažkārt atsevišķiem īpatņiem vai pat radniecīgai grupai, lietojot homogēno atlasī, izveido stabilu iedzemdēšanas spēju — prepotenci.

Heterozigotība (*Aa*) turpreti rada skaldišanos un pēcnācēju daudzveidību, resp., uztur mainību, veicinot sugu vai šķirņu adaptāciju dažādos vides apstākļos vai klimatiskajās zonās. Selekcionāri



39. att. Melnraibo un sarkanbrūno govju dihibrīdskās krustojšanas shēma.

to pazīst kā heterozi hibrīdo dzīvnieku audzēšanā. Lopkopji-selekcioniāri heterozigotību var palielināt, krustojot ģenētiski attālas un atšķirīgas dzīvnieku šķirnes vai sugas. Hibrīdus gan biežāk izmanto saimnieciskajām vajadzībām — produkcijas ražošanai, taču atsevišķos gadījumos tos izmanto arī jaunu šķirņu un ciltsliniju izveidošanai.

6.2. ANALIZĒJOŠĀ KRUSTOŠANA UN ATKRUSTOŠANA

Pastāvot pilnīgai dominēšanai, homozigotiskie un heterozigotiskie īpatņi fenotipiski neatšķiras. Tad homozigotības vai heterozigotības noskaidrošanai lieto analizējošo krustošanu vai hibridoloģisko analīzi hibrīdu pēcnācēju paaudzēs. Pētāmos dominantās formas indivīdus krusto ar recesīvo formu indivīdiem: $Aa \times aa$. Novērojama šāda skaldīšanās: $Aa:aa=1:1$. Šādu analizējošo krustošanu piesardzīgi lieto arī tad, kad grib pārbaudīt vaisliniekus pēc letāliem vai subletāliem gēniem vai pēc iedzimstošo defektu gēnu nesējiem.

Kā piemēru var apskatīt heterozigotisko melno Mm vai homozigotisko melno MM un brūno mm suņu krustošanu. Melnā apmatojuma krāsa ir dominantā, bet brūnā — recesīva. Krustošanā parādās šādi rezultāti:

$P \quad Mm \times mm$ $F_1 \quad Mm, Mm, mm, mm$ <p style="text-align: center;">Fenotipi attiecība 1:1</p>	$P \quad MM \times mm$ $F_1 \quad Mm, Mm, Mm, Mm$ <p style="text-align: center;">Fenotipi vienveidīgi</p>
---	---

Ja melnais suns būtu homozigotisks, tad tā pēcnācēji būtu viendabīgi, resp., melni. Recesīvas formas pēcnācēju parādīšanās no dominantas formas vecākiem apstiprina, ka pārbaudāmie vecāki ir heterozigotiski.

Tādu pirmās paaudzes hibrīdu krustošanu ar vecākformu, kurai dotais alēļu (dominantā vai recesīva) pāris ir homozigotiskā stāvoklī, sauc par atkrustošanu un apzīmē ar F_B . Šeit var būt divi krustošanas veidi: $Aa \times aa$ vai $Aa \times AA$, bet tiem nav vienāda nozīme selekcijā. Heterozigotisko īpatņu krustošana ar recesīvo formu izraisa fenotipisku dažādību, turpretī krustošana ar homozigotisko dominantā formu veido pēcnācēju viendabīgumu un sekojošu iedzimtības noturību jeb prepotenci.

6.3. DOMINĒŠANA

Dominēšana jeb alēlisko gēnu mijiedarbība izveidojās evolūcijas gaitā, un par dominējošām formām kļuva lielākoties attiecīgajai videi piemērotākais tips. Reizē ar to radušās dažādas dominēšanas pakāpes: pilnīgā, nepilnīgā dominēšana, superdominēšana un kodominēšana kā ģenētiskās adaptācijas mehānismi.

Pilnīgās dominēšanas gadījumā hibrīdu F_1 paaudzē rodas pēcnācēju vienveidība, piemēram, melnā apmatojuma krāsa, toluks u. c.

Nepilnīgās dominēšanas gadījumā hibridu F_1 paaudzē parādās starppforma. Piemēram, krustojot baltās un sarkanās krāsas Sort-horņu šķirnes govīs un bulļus, F_1 paaudzē visiem pēcnācējiem ir salnā krāsa ar balto un sarkano matiņu maisījumu dažādās variācijās. Hibridu F_2 paaudzē notiek skaldīšanās attiecībā 1:2:1 un izveidojas attiecīgi baltie:salnie:sarkanie dzīvnieki. Spilgtāk šāda nepilnīga dominēšana novērota, krustojot augus ar sarkaniem un baltiem ziediem un F_1 paaudzē iegūstot augus ar rozā krāsas ziediem.

Superdominēšana ir tāda alēļu mijiedarbība, kad heterozigotiskais indivīds ir spēcīgāks par jebkuru homozigotisko indivīdu, t. i., $AA < Aa > aa$. Visbiežāk tas attiecas uz t. s. pielāgotības pazīmēm — izdzīvotību, auglību, rezistenci, ilgmūžību un citām pazīmēm, kas strauji mainās vides apstākļu ietekmē, sliktos apstākļos krasi pazeminoties.

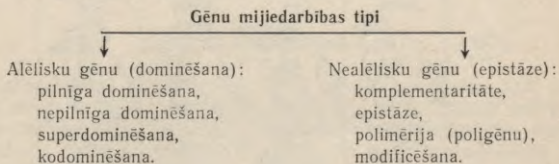
Kodominēšana jeb dominēšanas trūkums ir tad, kad heterozigotiskajiem indivīdiem abas alēles parādās fenotipiski, piemēram, cilvēkam asins grupa AB (IV), jo citiem var arī nebūt šo faktoru (0 jeb I grupa) vai ir tikai A (II) vai B (III) faktors.

Dažkārt ar terminu «dominēšana» selekcionāri apzīmē vietējas šķirnes pazīmju pārsvaru F_1 paaudzē, resp., to lielāku līdzību mātes šķirnei nekā tēva uzlabotai šķirnei (parasti ievestai).

6.4. GĒNU MIJIEDARBĪBA

Lai gan Mendela atklātie likumi par pazīmju skaldīšanos un brīvu kombinēšanos apstiprinājušies citu autoru analogiskos eksperimentos, tas vēl nenozīmē, ka tie var izskaidrot visu iedzimtību visiem organismiem. Tālākie pētījumi parādīja, ka Mendela likumi ir tikai viens iedzimšanas tips vai izņēmums no pazīmju iedzimšanas tipu lielās dažādības. Izrādījās, ka gēnu fenotipisku izpausmi nosaka arī daudzu lokusu komplicētas mijiedarbības formas (tipi), izraisot fenotipu lielo dažādību.

Shēmā parādītas gēnu mijiedarbības formas (tipi), kuriem ir nozīme dzīvnieku selekcijā.



6.4.1. Komplementāro gēnu darbība

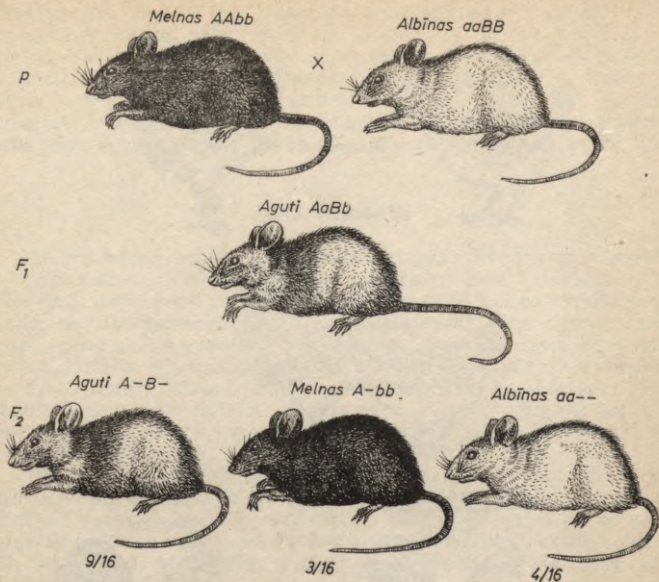
Komplementārie gēni jeb papildinošie gēni ir gēni, kuru kopīgā darbība homozigotiskā vai heterozigotiskā stāvoklī (A-B-) nosaka dotās pazīmes jaunas formas veidošanos, jeb viena gēna alēļu

izpaušme ir atkarīga no cita gēna alēlēm. Piemēram, krustojot vistas ar rožveida un zirņveida seksti, F_1 paaudzē parādās jauna — riekstveida sekstes forma (40. att.). F_2 paaudzē notiek skaldišanās attiecībā 9:3:3:1, kas norāda uz divu alēļu pāru mijiedarbību.

Analoģiski darbojas papildinošie gēni, kas nosaka apmatojuma krāsas iedzimšanu pelēm: savvaļas jeb rūsganpelēkās (aguti), melnās un baltās. Aguti apmatojuma krāsa dominē kā pār melno, tā pār balto krāsu. Seit gēns A nosaka pigmenta sintēzi, bet gēns C — pigmenta sadali. Sajā gadījumā melnās peles ir ar genotipu $aaBB$ (41. att.). Līdz ar to F_1 paaudzē ir aguti krāsas ($AaBb$) dzīvnieki, bet F_2 paaudzē — trīs fenotipu klases: aguti, melnās un albinās pe-



40. att. Vistu sekstes formas iedzimšana nealēlisko gēnu mijiedarbības rezultātā.



41. att. Peļu apmatojuma krāsas iedzimšana (komplementārās gēnu darbības rezultāts):

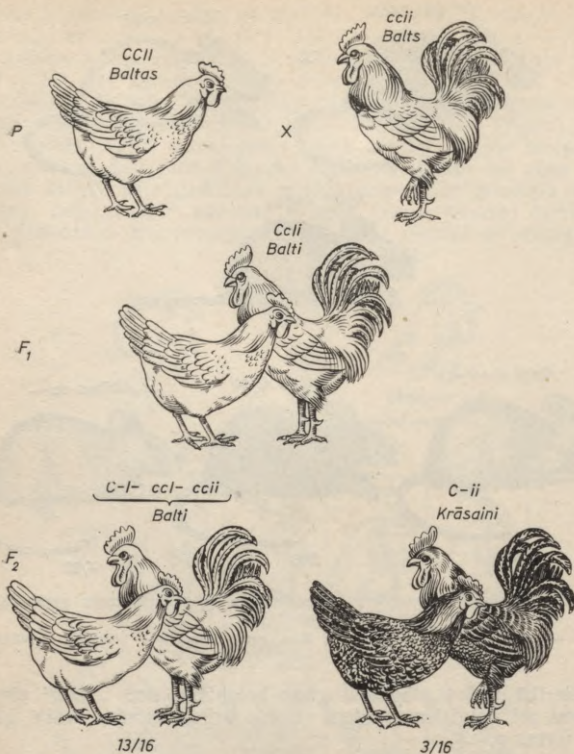
A — melna krāsa, a — albinisms, B — aguti krāsa, b — vienlaidu krāsojums.

les attiecībā 9:3:4 atbilstoši gēnu kombinācijām. Līdzīgi piemēri atrodami arī daudziem augiem (sīpolu krāsa, tomātu krāsa, ķirbju augļa forma u. c.).

6.4.2. Epistāze

Epistiskā gēnu mijiedarbībā viens dominantais gēns spēj nomākt cita dominantā gēna fenotipisko izpausmi, t. i., zināmā mērā tā ir pretēja komplementārajai gēnu mijiedarbībai. Spilgtākus piemērus dod dažādu vistu šķirņu apspalvojuma un zirgu apmatojuma krāsas iedzimšanas likumsakarības.

Dažādu vistu šķirņu balto apspalvojumu nosaka vairāki atšķirīgi gēni. Dominanto balto krāsu nosaka gēni *CCII* (Baltās Leghornas vistas), bet recesīvo balto krāsu — gēni *ccii* (Baltās Minorkas, Baltās Plimutrokas). Gēns *C* nosaka pigmenta hromogēna klātbūtni, t. i., spalvu pigmentāciju, bet tā alēle *c* — hromogēna trūkumu un spalvas bez pigmenta. Gēns *I* (inhibitors) nomāc gēna *C* darbību,



42. att. Vistu spalvu krāsas iedzimšana (ģēnu epistāze):
I — krāsu nomāc, *i* — krāsu nenomāc, *C* — pigments ir, *c* — pigmenta nav.

bet alēle *i* to nenomāc. Krustojot Baltās Leghorns vistas (*CCII*) ar krāsainajām šķirnēm (*CCii*, Ņūhempširas jeb Svītrainajām Plimutrokas vistām), vienmēr dominē baltā spalvu krāsa (*CCii*), *F*₁ paaudzē hibrīdi ir krāsaini (*Ccii*). Tātad Baltās Leghorns vistu krāsa ir dominanta, bet Baltās Plimutrokas vistu šķirnes krāsa — recesīva. Krustojot Baltās Leghorns vistas (*CCII*) ar Baltajām Plimutrokām (*ccii*), *F*₁ paaudzē cāļi ir balti, bet *F*₂ paaudzē notiek skal-dišanās pēc spalvu krāsas attiecībā 13:3 (42. att.).

Zirgiem biežāk sastopamā apmatojuma krāsa ir sirma, bēra, melna un ruda. Rudā krāsa ir recesīva attiecībā pret visām pārējām

krāsām, bet pirmās trīs krāsas veido dominante epistāzi, resp., iepriekšējā nomāc nākamo: sirmā — bēro un melno, bet bērā — melno. Tādējādi, krustojot sirmus un melnus dzīvniekus, F_1 paaudzē dzimst sirmi kumeli, bet F_2 paaudzē parādās trīs fenotipu klases — sirmi, melni un rudi zirgi attiecībā 12:3:1. Pastāv arī recesīvā epistāze, kad recesīvā alēle homozigotiskā stāvoklī neļauj izpausties citu gēnu dominantajām vai recesīvajām alēlēm $aa > B$ vai $aa > bb$.

6.4.3. Polimērija

Ar polimēriju saprot daudzu dažādu gēnu ietekmi uz vienu un to pašu pazīmi. Pirmais to pierādīja zviedru ģenētiķis H. Nilsons-Ele 1908. gadā, pētot F_2 paaudzē kviešu graudu krāsas variēšanu no baltas līdz sarkanbrūnai. Graudu krāsas intensitāte atkarīga no dominante gēnu skaita genotipā. Seit novērota gēnu summārā jeb kumulatīvā darbība. Sākumā domāja, ka polimēriskiem gēniem ir vienāda ietekme. Tomēr vēlākos pētījumos noskaidrojās, ka atsevišķo gēnu ieguldījums var būt dažāds, pie tam daļa gēnu var ietekmēt pozitīvā, bet daļa — negatīvā virzienā, resp., pazīmes palielināšanās vai samazināšanās virzienā.

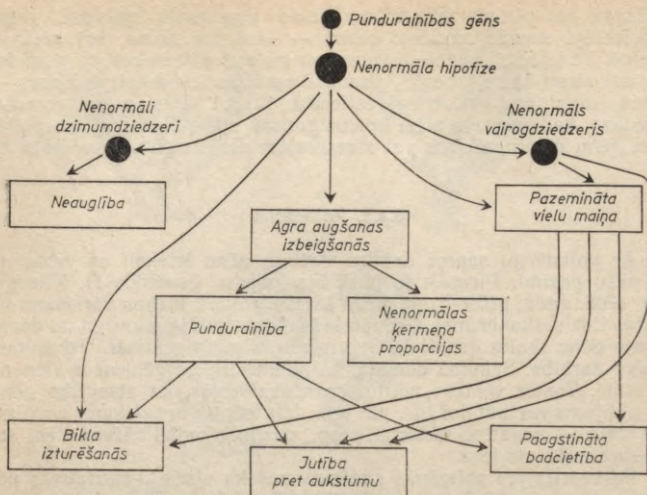
Polimērija jeb poligēnās sistēmas nosaka visas kvantitatīvās pazīmes, kuras ir mērāmas un skaitliski izsakāmas. To sadalījums apvidējo tipu veido normāla sadalījuma likni. Seit vairs nevar pazīt atsevišķo gēnu darbību, bet daudzu gēnu summāro jeb aditīvo efektu. To iedzimšanu un mainību novērtē ar matemātiskās statistikas metodēm.

Krustojot krasi atšķirīgas formas, F_1 hibrīdiem pazīmes ieņem intermediāru stāvokli starp vecāku pazīmēm, t. i., tuvāk vecāku pazīmes vidējam lielumam, bet ar individu ievērojamu izkliedi uz abām izejformām. Piemēram, krustojot Latvijas brūnās un Džeršejas govju šķirnes ar piena tauku saturu attiecīgi 4,0 un 6,0%, F_1 paaudzē vidējais tauku saturs būs tuvs 5,0%. Taču vairāku citu pazīmju krustotāšanās rezultāts ir atkarīgs no pētāmās pazīmes iedzimstamības pakāpes (h^2).

6.4.4. Modificētājgēnu darbība un plejotropija

Ģenētiķi izšķir pamatgēnus, kuri nosaka pazīmi, un modificētājgēnus, kuri paši par sevi neietekmē pazīmi, bet tikai pastiprina vai pavājina pamatgēnu darbību. Tā, piemēram, melnraibo un sarkanraibo govju pigmentāciju nosaka pamatgēni, bet pigmentēto laukumu sadali uz baltā fona — modificētājgēni. Analogiski Holandes trušiem variē melnas un baltas apmatojuma krāsas pigmentu sadalīšanās.

Gēnu mijiedarbību raksturo arī viena un tā paša gēna vienlaicīga ietekme uz divām un vairākām pazīmēm jeb plejotropija. Plejotropija dabā plaši izplatīta un nosaka gan kvalitatīvās, gan



43. att. Peļu pundurainības gēna plejotropiskā darbība.

kvantitatīvās pazīmes. Piemēram, apmatojuma krāsu determinējošie gēni ietekmē arī platina lapsu un ūdeļu embriju izdzīvotību vai jaundzimušo pelēko karakulaitu izdzīvotību. Govju dzīvmasu un ķermeņa daļu izmērus, kā arī piena ražotspēju ietekmē vieni un tie paši plejotropiskie gēni, tādēļ arī pastāv šo pazīmju koleratīvā mainība. Plejotropijas piemērs ir pundurainības gēna darbība (43. att.).

Tādējādi pēc apskatītās gēnu izpausmes un mijiedarbības var teikt, ka jebkuru pazīmi nosaka daudzi gēni, resp., viss genotips un ikviens gēns var ietekmēt daudzu pazīmju veidošanos. Līdz ar to organisma ģenētiskā konstitūcija jeb genotips nav vienkārša gēnu summa, bet gan komplicēta gēnu sistēma.

6.5. ĀRĒJĀS VIDES UN GENOTIPA IETEKME UZ PAZĪMJU VEIDOŠANOS

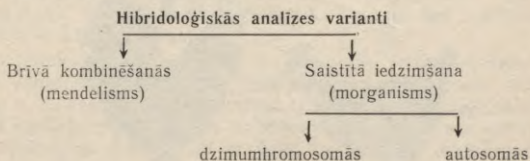
Pamatā jebkura pazīme (fenotips) ir genotipa un ārējās vides komplicētas mijiedarbības rezultāts. Tomēr pastāv atšķirības šajā procesā. Ir pazīmes, kuras nosaka galvenokārt genotips. Šīs pazīmes maz izmainās vai pat nemaz neizmainās ārējās vides faktoru ietekmē un līdz ar vecumu. Tādas pazīmes ir apmatojuma krāsa, tolums, ragainība, vistām sekstes forma, asins grupas, mugurkaula skriemeļu skaits u. c. Taču ir gadījumi, kad ārējā vide izmaina pazīmju dominēšanu, piemēram, kalnos un ielejās audzētiem augiem.

Vairums pazīmju stipri variē dažādu vides faktoru ietekmē, jo sevišķi lauksaimniecības dzīvnieku produktīvās īpašības: ātraudzība un liemeņa kvalitāte gaļas ražotājdzīvniekiem, vistu dējība, govju izslaukums, barības izmantošana utt. Analizējot šo pazīmju mainību, ir iespējams ar statistiskiem paņēmieniem noteikt ģenētiski nosacīto (iedzimstošo) un vides ietekmēto (paratipisko) mainības (dispersijas) daļu un aprēķināt iedzimstamības koeficientu.

Taču jāpasvīto, ka no visām iedzimtības dotībām fenotipā realizējas tikai tā daļa, kurai ir piemērotāki vides apstākļi. Tādēļ nevar spriest par iedzimtības un mainības likumsakarībām bez nozīmīgāko vides faktoru (barības, klimata, turēšanas apstākļu) ievērošanas. Savukārt līdzīga genotipa dzīvnieki (vienas šķirnes, ciltslīnijas vai ģimenes pārstāvji) atšķirīgos vides apstākļos veidojas nevienādi, uzrādot genotipa reakcijas normu uz konkrētajiem vides apstākļiem. Vides faktori veido nepieciešamos apstākļus organismu augšanai, attīstībai un ražotspējai un tādējādi nosaka pazīmju mainības virzienu, bet mainības raksturu un amplitūdu nosaka genotips.

6.6. PAZĪMJU SAISTĪTĀ IEDZIMŠANA

Iepriekšējā nodaļā apskatītas pazīmju iedzimšanas likumsakarības tajos gadījumos, kad attiecīgie gēni atrodas dažādās hromosomās. Taču notiek arī saistītā iedzimšana. Saistīti iedzimst pazīmes, ko determinē vienā hromosomā lokalizētie gēni.



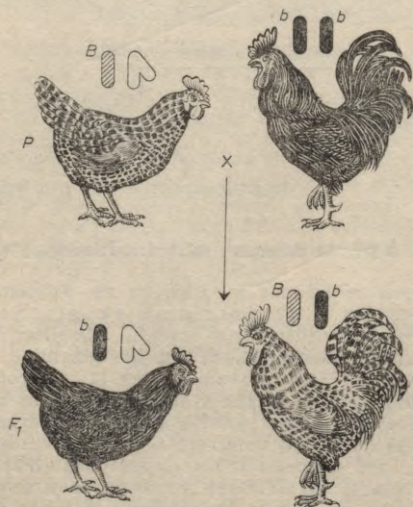
6.6.1. Ar dzimumu saistītā iedzimšana

Pazīmes, kuru veidošanās ir atkarīga no dzimumhromosomās lokalizētajiem gēniem, ir ar dzimumu saistītās pazīmes. Ar dzimumu saistītā iedzimšana izpētīta tauriņiem, putniem un zīdītājiem. Dzimumhromosomas X un Y determinē galvenokārt dzimuma veidošanos. Taču noskaidrots, ka tajās atrodas arī dažu somatisko pazīmju gēni — biežāk X hromosomā, retās Y hromosomā (cilvēkam). Šādos gadījumos parādās atšķirīgi skaldīšanās rezultāti atkarībā no vecāku dzimuma dominantās vai recesīvās formas, kā arī atkarībā no tā, kurš dzimums ir heterogametisks (XY) — vīrišķais (drozofilai, cilvēkam) vai sievišķais (putniem, tauriņiem). Tā drozofilai notiek krusteniskā pazīmju iedzimšana no mātes dēliem un no tēva meitām tad, kad tēvam ir dominantā pazīmes forma. Krustojot baltacainu mātīti ar sarkanacainu tēviņu, F_1 paaudzē dzimst

baltacaini tēviņi un sarkanacainas mātītes, jo Y hromosoma acs krāsas gēnus nesatur. F_2 paaudzē dzimst tikai sarkanacaini tēviņi un mātītes.

Analoģiski ar dzimumu saistītā veidā notiek defektīvo pazīmju iedzimšana cilvēkam: hemofilija un krāsu aklums. Sievietēm šādi defekti nav sastopami, bet daļai vīriešu tie parādās. Mātes X hromosoma satur vienu recesīvo gēnu, kurš ar gametu nonāk vīrišķajos pēcnācējos un atražo slimību, proti, tikai daļai dēlu. Hemofilīkiem asinis nesarec trombocītu trūkuma dēļ, un ievainotajiem ir grūti apturama asins izplūde. Krāsu aklums (daltonisms) ir cilvēka nespēja atšķirt zaļo un sarkano krāsu. Šis defekts sastopams līdz 5% no populācijas vīriešu skaita. Šī iemesla dēļ daltoniķiem nedod tiesības transporta līdzekļu vadīšanai. Retos gadījumos defekts parādās arī meitām, ja tēvs ir daltoniķis un māte ir heterozigotiska ar normālu redzi. Sai sakarā pastāv jēdziens «hemizigotisks», ar kuru apzīmē heterogametisko dzimumu, kuram nav gēna attiecīga pāra Y hromosomā, tāpēc genomā ir tikai 1 alēle. Taču cilvēkam ir aprakstītas pazīmes, kad gēni novietoti Y hromosomā un to iedzimšana notiek no tēva visiem dēliem (ihtioze, sindaktilija).

Vistu audzēšanā novēro ar dzimumu saistīto pazīmju iedzimšanu divām raksturīgākām pazīmēm — svītraino spalvu un agrīno spārnu attīstību. Taču šeit heterogametiskas ir vistas un homogametiski



44. att. Vistu spalvu krāsas ar dzimumu saistītā iedzimšana.

gaiļi. Tādēļ, izvēloties mātīti ar dominanto pazīmi, bet tēviņu ar recesīvo pazīmi, iespējams panākt krustenisku iedzimšanu un iegūt dzimuma apzīmētus (seksmarķētus) cāļus (44. att.). Krustojot Svitrainās Plimutrokas šķirnes vistas ar Melno Minorku gaiļiem, F_1 paaudzē dzimst svitraini gaiļi un melnas vistiņas, bet F_2 paaudzē visi pēcnācēji ir svitraini. Analogiskus rezultātus dod Balto Saseksas vistu krustošana ar brūnās krāsas gaiļiem. Selekcionāri pat izveidoja Legbar vistu šķirni, kuras cāļiem (vistiņām) ir svitrainas spalvas, un tādēļ iespējams šķirot cāļus pēc dzimuma un attiecīgi audzēt dējējvistas un gaiļiņus gaļai. Tam ir liela nozīme putnu fabrikās, kur notiek specializācija olu ražošanā vai broileru audzēšanā.

Ar dzimumu saistītā iedzimšana novērota arī kaķiem un suņiem, bet lauksaimniecības dzīvniekiem tā pagaidām vēl nav pierādīta.

Dažos gadījumos dzimumhormoni var ietekmēt to dominanto gēnu fenotipisko izpausmi, kuri novietoti autosomās. So parādību sauc par dzimuma ietekmēto pazīmju iedzimšanu. Tā, piemēram, viriešiem ir iedzimta agra plikpaurība. Arī aitu šķirnes ir gan ragainas, gan tolas, jo toľums nepilnīgi dominē pār ragainību un heterozigotiskiem tēviņiem ir nelieli radziņi.

Analogiski krustojot toľus Aberdinangusu šķirnes bullus ar ragainām govīm, F_1 paaudzes heterozigotiskajiem bulliņiem novēro mazus radziņus, bet gotiņas ir tolas. Domājams, ka to nosaka hormonu atšķirīgās attiecības tēviņiem un mātītēm. Arī apmatojuma krāsu nianšes parasti ir atšķirīgas: sarkanbrūnajām un pelēkajām šķirnēm bulli ir tumšāk pigmentēti nekā govīs. Šādu iedzimšanas tipu sauc par dzimuma ietekmēto dominēšanu, bet parādību — par dzimumdimorfismu.

So jēdzienu nedrīkst jaukt ar dzimumu ierobežotajām pazīmēm, kuras veidojas tikai vienam dzimumam kā, piemēram, piena ražība, dējība u. c., sakarā ar dzimumfunkciju un fizioloģiskajām atšķirībām. Šādos gadījumos vajadzīga vaislinieku pārbaude pēc pēcnācēju produktivitātes, jo citādi grūti novērtēt to genotipu jeb ciltsvērtību.

6.6.2. Saistītā iedzimšana autosomās un krustmija

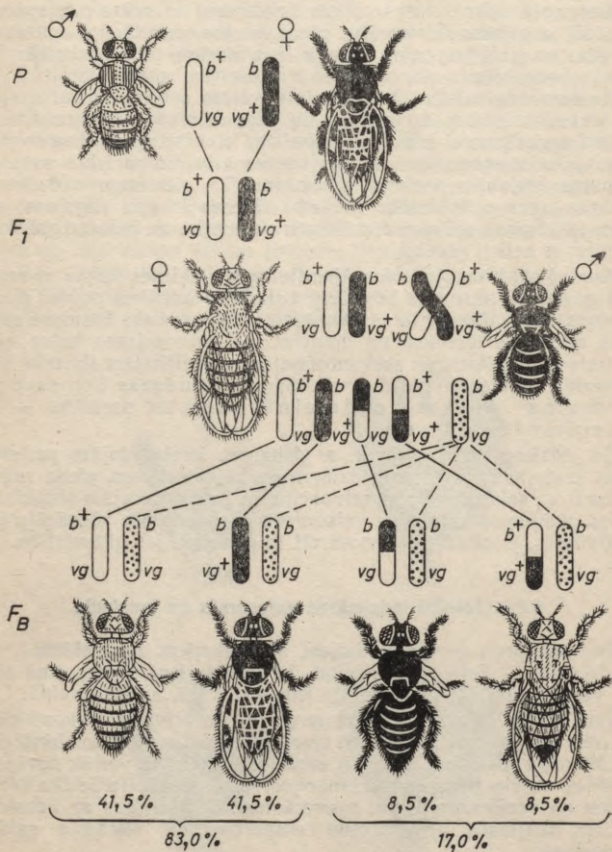
Pēc mūsdienu ģenētikas datiem, augstākajiem dzīvniekiem ir ļoti daudz gēnu — $2 \cdot 10^6$. Tas nozīmē, ka vidēji vienā hromosomā atrodas vairāki tūkstoši gēnu un tie iedzimst kopā, saistītā veidā.

Jau hibridoloģiskajā analizē novērots, ka brīva gēnu kombinēšanās hibridos daudzreiz neatbilst teorētiski gaidāmajām kombinācijām pēc Mendēļa likumiem. Turpretī hibridos mazāk vai vairāk novērotas noteiktas vecāku pazīmju kombinācijas, resp., pēcnācēja lielāka līdzība kādam no vecākiem vai pat vecvecākiem. T. Morgāns ar līdzstrādniekiem pētījumos ar drozofilu eksperimentāli pierādīja saistīto iedzimšanu.

Pētījumi apstiprināja, ka homologisko hromosomu pāros regulāri notiek homologisko iecirkņu apmaiņa — gēnu rekombinācija krustmijas jeb krosingovera rezultātā. Par to var spriest pēc

individīem ar jaunām pazīmju kombinācijām. Saistītās iedzimšanas pārbaudei ņem heterozigotu pēc divām pētāmajām pazīmēm un veic analizējošo krustošanu ar recesīvām formām.

T. Morgāns veica drozofilu mutanto formu dihibrīdisko krustošanu un novēroja, ka dažkārt brīvā kombinēšanās nenotiek. Krustojot māti, kurām ir recesīva melnā krāsa (b) un normāli spārni (vg^+),



45. att. Drozofilas saistīto pazīmju iedzimšana un krustmija:

b^+ – pelēka ķermeņa krāsa, b – tumša ķermeņa krāsa, vg^+ – normāli spārni, vg – rudimentāri spārni.

Saistības grupu skaits
un haploidālo hromosomu skaits dažādām sugām

Sugas	Haploidālais hromosomu skaits	Saistības grupu skaits
Kukurūza	10	10
Tomāti	12	12
Zirņi	7	7
Drozofila	4	4

ar pretēja tipa tēviņiem, kuriem dominanta pelēkā krāsa (b^+) un recesīvi rudimentārie spārni (vg), ieguva izmainītu skaldīšanos F_B paaudzē (45. att.). Līdztekus vecāku pazīmju kombinācijām parādījās pēcnācēji ar citādām šo pazīmju kombinācijām. Tomēr saistītā iedzimšana pastāv biežāk (83%) nekā rekombinanto īpatņu daudzums (17%), kas rodas sakarā ar saistības grupu izjaukšanu krustmijā. Noskaidrots, ka izpētītajām sugām saistību grupu skaits atbilst sugas haploidālajam hromosomu skaitam (14. tabula).

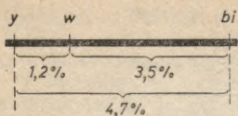
Saistīto iedzimšanu un krustmiju ērtāk pētīt sugām, kurām no tiem pašiem heterozigotiskiem vecākiem var iegūt daudz pēcnācēju un noteikt vairāku kontrastaino pazīmju rekombinācijas. Saistības grupas nav pastāvīgas. Konjugējot homologiskajām hromosomām, veidojas hiazmas, kurās rodas pārrāvumi un iecirkņu apmaiņa. Rezultātā veidojas jaunas gēnu un attiecīgo pazīmju kombinācijas. Drozofilas tēviņiem krustmija nenotiek, tāpēc, krustojot hibridos tēviņus ar recesīvās formas mātītēm, jaunas kombinācijas pēcnācējos nerodas. Turpreti mātītēm krustmija notiek regulāri. Krustojot hibridās mātītes ar recesīvās formas tēviņiem, dzimst pēcnācēji ar jaunām pazīmju kombinācijām. Hromosomu krustmija vēlāk apstiprināta ar citoloģiskiem pētījumiem drozofilai un kukurūzai.

Krustmijas lielumu (biežumu) nosaka, attiecinot rekombinanto īpatņu skaitu pret iegūto pēcnācēju skaitu analizējošā krustošanā (F_B) un izsakot to procentos. Krustmijas vienu procentu nosacīti pieņem par gēnu attāluma vienību. Gēni novietoti hromosomās lineārā kārtībā, un krustmijas frekvence atspoguļo gēnu relatīvo attālumu. Jo biežāk novēro to rekombinācijas, jo tālāk tie izvietoti cits no cita, un otrādi. Pētot drozofilas mātītēm triju recesīvo pazīmju rekombināciju — dzelteno ķermeņa krāsu (y), baltās acis (w) un dakšveidīgus spārnus (bi), eksperimentā ieguva šādu rekombināciju biežumu (%):

$$\begin{array}{l} 1,2\% \text{ — dzeltenā krāsa } (y) \\ 3,5\% \text{ — baltacainība } (w) \\ \text{— dakšveida spārni } (bi) \end{array} \left. \vphantom{\begin{array}{l} 1,2\% \\ 3,5\% \end{array}} \right\} 4,7\%$$

Tātad atstatums

$$\begin{array}{l} y + w = 1,2 \\ w + bi = 3,5 \\ \hline y + bi = 4,7 \end{array}$$



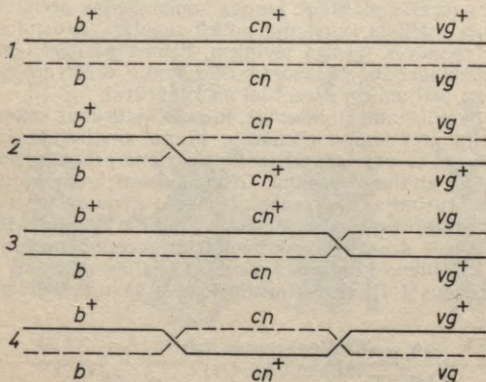
46. att. Shēma gēna lokusa noteikšanai hromosomā.

liek domāt, ka gēni novietoti hromosomā lineārā kārtībā (46. att.). Rezultātu atkārtotumi eksperimentos apstiprināja, ka gēnu vietas hromosomās ir fiksētas, katrs gēns ieņem savu noteiktu vietu — lokusu.

Plašos eksperimentos noskaidrojās, ka tai pašā hromosomu pāri var būt *vienkārša, divkārša* vai pat *daudzņēmīga krustmija* (47. att.). Bāzējoties uz hromosomu krustmijas biežumu un saistīto pazīmju sastāvu, izdevās sastādīt gēnu izvietošanas shēmas jeb hromosomu kartes. Attiecīgās saistības grupas kartēs numurē. Šādas kartes ļauj prognozēt iespējamās rekombinācijas un daļēji atvieglo pāru atlasīšanu selekcijā.

Krustmija ir mejozes funkcija. Tās biežumu ietekmē vairāki faktori:

- 1) *hromosomu struktūra* — centromēras novietojums, heterohromatīna un eihromatīna sadalījums;
 - 2) *individu genotips* — konjugāciju noteicošie gēni mejozē un hromosomu pārveides (aberācijas);
 - 3) *organisma fizioloģiskais stāvoklis un vecums*;
 - 4) *ārējā vide* — jonizējošie starojumi, mainīga temperatūra u. c.
- Izveidojoties saistības grupām, evolūcijas gaitā varēja pareizāk un precīzāk reproducēties un sadalīties iedzimtības faktori, samazinājās risks zaudēt to daļu. Saistība nodrošināja dzīvnieku sugu, šķirņu



47. att. Drozofīlas saistīto gēnu (*b*, *cn*, *vg*) rekombinācija krustmijā:

1 — nerekombinētās hromosomas, 2, 3 — vienkārša krustmija, 4 — divkārša krustmija.

un ģimeņu relatīvo noturību, no vienas puses, bet, no otras puses, pateicoties rekombinācijām mejozē, radās daudzpusīga kombinatīvā mainība.

6.6.3. Hromosomālās iedzimības teorijas pamattēzes un nozīme

T. Morgāns formulēja šādas hromosomālās iedzimības teorijas pamattēzes.

1. Ģēni lokalizēti hromosomās lineārā kārtībā cits aiz cita.

2. Pazīmes, kuru ģēni atrodas vienā hromosomā, iedzimst kopā, pateicoties ģēnu saistības grupām.

3. No heterozigotiskajiem vecākiem dzimstošos pēcnācējos parādās jaunas ģēnu kombinācijas sakarā ar krustmiju mejozē. Krustmijas biežums atkarīgs no ģēnu attāluma, un to aprēķina pēc rekombinanto indivīdu skaita populācijā. Rekombinanto indivīdu skaits ir sekas no krustmijas biežuma.

4. Pamatojoties uz krustmijas biežumu un ģēnu lineāro izvietojumu, var sastādīt hromosomas karti jeb attiecīgo ģēnu izvietojumu shēmu.

Šādas hromosomu kartes jau sastādītas daļai vistu hromosomu, laboratorijas peļu, truša, cilvēka hromosomām. Taču lauksaimniecības dzīvniekiem hromosomu kartes vēl nav sastādītas, jo tiem dzimst maz pēcnācēju, lēnām mainās paaudzes, ir samērā daudz hromosomu, bet relatīvi maz kontrastaino pazīmju. Dzīvnieku selekcijā toties bieži balstās uz saistītās iedzimšanas teoriju. Ar to izskaidro pazīmju korelācijas un arī iespējas izmainīt nevēlamās sakarības. Piemēram, izslaukuma un piena tauku satura negatīvā korelācija izlases rezultātā kļūst vājāka un atsevišķos ganāmpulkos pat pozitīva. Daļēji izmanto asins grupu un olbaltumvielu polimorfo sistēmu korelācijas ar dzīvnieku rezistenci, auglību un produktivitāti kā palīgīdzekli selekcijas prognozēm. Saistītā iedzimšana izskaidro arī šķirņu un ciltsliniju relatīvo noturību, pēcnācēju lielāku līdzību kādam no vecākiem.

7. Dzimuma ģenētika

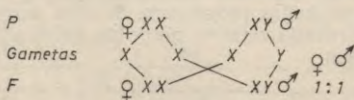
Dzimumprocess (gametu veidošanās un apaugļošanās) ir ģenētiskās informācijas apmaiņas mehānisms. Tas izveidojās evolūcijas gaitā, pakāpeniski pilnigojoties. Sākumā pastāvēja viensūnas organismu konjugācija. Attīstoties daudzsūnu organismiem, parādījās izogāmija, t. i., attīstījās morfoloģiski līdzīgas dzimumšūnas, starp kurām notika istā apaugļošanās. Vēlāk izveidojās heterogāmija — attīstījās *spermatozoidi* (spermiji) un *olšūna*, kas

ir morfoloģiski un fizioloģiski atšķirīgas šūnas. Spermatozoīdi gan drīz zaudēja citoplazmu un kļuva kustīgāki, bet olšūnas uzkrāja daudz citoplazmas un palielinājās, samazinot kustības tempu. Beidzot izveidojās šķirtdzimumu indivīdi, to dzimumorgānu atšķirīgā uzbūve un dzimumnorišu specifika dažādām sugām, nodrošinot bioloģisko sugu izolāciju un tālāku evolūciju.

Taču dažāda dzimuma pēcnācēju dzimšana ilgi bija neatminama mikla. Kopš sirmas senatnes līdz XIX gs. beigām literatūrā parādījās simtiem maldīgu hipotēžu un uzskatu par to, kā rodas vīrišķie un sievišķie indivīdi. Tikai XX gs. sākumā, attīstoties ģenētikai, it īpaši hromosomālajai iedzimtības teorijai, izdevās zinātniski izskaidrot šo parādību un mērķtiecīgi vadīt to.

Ar dzimumu saprot organisma pazīmju un īpašību kopumu, kas nodrošina tā pēcnācēju reproducēšanu un ģenētiskās informācijas pārvešanu ar gametām no paaudzes paaudzē. Dzimums un dzimuma atšķirības ir adaptīvs mehānisms, kas nodrošina kombinatīvo mainību populācijās un bioloģisko sugu izolāciju.

Pētot dažāda dzimuma īpatņu kariotipus, citologi noskaidroja, ka zīdītāju vīrišķajiem indivīdiem ir nepāra hromosomas X un Y, bet sievišķajiem — divas līdzīgas hromosomas XX, kuras nosauca par dzimumhromosomām pretstatā pārējām hromosomām — autosomām. Sakarā ar to gametoģenēzē vīrišķajiem organismiem veidojas vienādā skaitā spermatozoīdi, kuriem ir vai nu hromosoma X, vai hromosoma Y, un tādēļ arī vīrišķais dzimums nosaukts par *heterogametisku*. Turpretī sievišķajiem indivīdiem veidojas olšūnas, kurām ir pa vienai X hromosomai, tādēļ arī sievišķais dzimums nosaukts par *homogametisku*. Aaugļošanās procesā, saplūstot olšūnai ar spermatozoīdu, kuram ir Y hromosoma, veidojas vīrišķais pēcnācējs, bet, olšūnai saplūstot ar spermatozoīdu, kuram ir X hromosoma, attīstās sievišķais indivīds:



Izrādījās, ka tauriņiem un putniem heterogametiskais ir sievišķais dzimums, bet homogametiskais — vīrišķais. Šim faktam ir principiāla nozīme, analizējot ar dzimumu saistīto pazīmju iedzimšanu un meklējot ceļus pēcnācēju dzimuma skaitliskās attiecības regulēšanai.

Mūsu dienās uzkrājies daudz eksperimentālo pierādījumu par dzimumhrosomu specifisko lomu ģenētiskajā determinācijā. To skaitā ir citoģenētiskās jeb hromosomu atšķirības, vīrišķo un sievišķo pēcnācēju rašanās hibridoloģiskā analīze un skaldišanās 1:1, ar dzimumhromosomām saistītā pazīmju iedzimšana, vienas olšūnas jeb monozigotisko dvīņu vienāds dzimums.

Sievišķo un vīrišķo pēcnācēju dzimšana vienādā skaitā (1:1) ir izdevīga sugai, jo, brīvi krustojoties, populācijās var saglabāties

liela indivīdu daudzveidība jeb mainība. Jau Č. Darvins to nopamatoja ar *bioloģisko likumu par krustošanās lietderību*. Pētījumos tomēr konstatēts, ka jaundzimušajiem jau ir nedaudz izmainīta vīrišķo un sievišķo pēcnācēju skaitliskā attiecība:

Sugas	Sievišķie pēcnācēji (%)
Cilvēks	48,8
Liellopi	48,2
Cūkas	47,2
Aitas	51,2
Zirgi	50,4
Truši	48,2
Vistas	52,6

Lai gan zīdītājiem vairāk dzimst heterogametiskā dzimuma īpatņus, pilnīgāk saglabājas sievišķie indivīdi, bet vīrišķais dzimums pakāpeniski izmirst, veidojoties sievišķā dzimuma pārsvaram. Piemēram, pēc statistikas datiem 50 gadu vecumā uz 100 sievietēm ir apmēram 85 vīrieši, bet 85 gadu vecumā — apmēram 50 vīrieši. Tas izskaidrojams acīmredzot ar to, ka zīdītāju sievišķajam organismam ir lielāka nozīme pēcnācēju atražošanā un saglabāšanā, tādēļ ar dabisko izlasi sievišķajiem indivīdiem izveidojusies lielāka izturība un dzīvotspēja. Teiktais attiecas tikai uz zīdītājiem.

Vīrišķais dzimums heterogametisks ir zīdītājiem, drozofilai, zīd-vērpējiem, sienāžiem, daļai zivju, vairumam abinieku.

Sievišķais dzimums heterogametisks ir putniem, tauriņiem un daļai citu kukaiņu, daļai zivju, daļai abinieku.

Jāievēro tas, ka dažās klasēs (kukaiņu, zivju, abinieku) sastopamas dzīvnieku sugas gan ar heterogametiska, gan homogametiska dzimuma mātītēm. Domājams, ka evolūcijas gaitā tām viena forma mijas ar otru formu dzimuma determinācijā.

K. Bridžess pētījumos ar drozofilu izvirzīja gēnu bilances hipotēzi dzimuma determinācijā. Viņš konstatēja, ka dažām drozofilu mātītēm ir triploids hromosomu komplekts $3X+3A$, un daļa no tām bija normālas un auglīgas. Krustojot tās ar diploidāliem tēviņiem $XY+2A$, pēcnācējos parādījās interseksi. Izpētot šo paaudzi morfoloģiski, citoloģiski un ar analizējošo krustošanu, atrada 8 tipu īpatņus ar dažādām dzimumhromosomu un autosomu skaita attiecībām: $3X:3A$; $2X:2A$; $XXY:2A$; $2X:3A$; $XXY:3A$; $XV:2A$; $3X:2A$; $XY:3A$. Šāda situācija radusies sakarā ar dzimumhromosomu nepareizu sadalīšanos mejozē. Pēc šīs hipotēzes, sievišķo dzimumu nosaka nevis XX hromosomas vai vīrišķo — XY hromosomas, bet gan dzimumhromosomu un autosomu komplektu skaita attiecība. Sievišķo dzimumu determinējošie gēni drozofilai atrodas galvenokārt dzimumhromosomā X , bet vīrišķo dzimumu determinējošie gēni — galvenokārt autosomās. Rezultātā visi īpatņi ar hromosomu bilanci (dzimuma indeksu) $X:A=1$ ir mātītes, bet ar attiecību $X:2A=0,5$ — tēviņi; šāda attiecība robežās no 1 līdz 0,5 nosaka interseksualitāti. Šo

embrijam attīstoties, veicina vīrišķo dzimumorgānu aizmetņu attīstību, bet sievišķo dzimumorgānu sistēma reducējas, atstājot dažus rudimentus (*uretra*). Androgēni nosaka visu sekundāro dzimumpazīmju jeb dimorfisma veidošanos.

Attiecīgi XX hromosomās lokalizētie gēni izraisa gonādas pārveidošanos par olnīcām, un olnīcu hormoni veicina sievišķo dzimumorgānu attīstību, reducējot vīrišķā tipa dzimumorgānu sistēmu; saglabājas daži rudimentī (*clitoris*). Taču arī diferencētās gonādās notiek gan vīrišķo, gan sievišķo hormonu sintēze, tikai ar androgēno (vīrišķiem indivīdiem) vai estrogēno (sievišķiem indivīdiem) hormonu lielu pārsvaru. Dažkārt rodas hormonālie traucējumi (sievišķi interseksiem) un attiecīgi pārmainās sekundārās dzimumpazīmes. Sievišķie indivīdi virilizējas, pazeminoties balss tembram un mainoties apmatojuma raksturam, kā arī ķermeņa daļu proporcijām. Turpretī vīrišķie indivīdi feminizējas, un to ķermeņa uzbūve kļūst līdzīga sievišķo indivīdu ķermeņa uzbūvei.

Vienzemdējošajiem dzīvniekiem (govīm) dažkārt iestājas grūsnība ar dažāda dzimuma dviņiem. Šādā gadījumā samērā bieži telītei un bullītim var veidoties placentā asinsvadu anastomozes (saaugšana) un kopīga asinsrite. Bullīša sēklinieki sāk funkcionēt agrāk, un to hormoni, nokļūstot telītes auglī, aizkavē sievišķo dzimumorgānu normālu attīstību. Rezultātā nepietiekami attīstās olnīcas (hipoplāzija) vai olvadi, dažkārt ir aizkavēta dzemdes un pat maksts attīstība. Tādas teles paliek neauglīgas jeb *frimartīnas*. Pēc statistiskiem pētījumiem, apmēram 80...85% kopā ar bullīti dzimušo telišu ir *frimartīnas*. Turpretī bullīšu dzimumfunkcijas attīstās normāli, un tikai dažkārt izaudzētajiem bullīiem paliek vāji izteikts dzimumdimorfisms (vīrišķais tips).

7.2. PĒCNĀCĒJU DZIMUMA SKAITLISKĀS ATTIECĪBAS REGULĒŠANAS IESPĒJAS UN NOZĪME

Kaut gan atbilstoši dzimuma noteikšanas hromosomālajai teorijai vīrišķie un sievišķie indivīdi veidojas vienādā skaitā, statistiskos pētījumos novērotas nelielas novirzes no attiecības 1:1. Dzimuma indekss zīdītāju zigotām, zīdītājiem dzimšanas laikā un tad, kad sasniegta dzimumgatavība, ir nedaudz atšķirīgs, jo attiecīgajos posmos izmainās īpatņu izdzīvotība un pēc dzimšanas zīdītājiem pakāpeniski palielinās sievišķo īpatņu pārsvars. Līdztekus šim dabiskajam procesam cilvēci jau sen interesē iespējas apzināti izmainīt vīrišķo un sievišķo pēcnācēju skaitlisko attiecību, it sevišķi piena lopiem un dējējvistām.

Šim nolūkam sākumā empīriski (vadoties no uzkrātās pieredzes) un vēlāk eksperimentāli izmēģināja dažādas metodes: 1) heterogametiskā dzimuma gametu sadalīšanu jeb separāciju; 2) embriju agrīno diagnosticēšanu un pārstādīšanu; 3) ģenētiskā dzimuma reversiju jeb pārmainīšanu agrīnā embriogēnēzē; 4) mātišu apaugļošanas laika regulēšanu attiecībā uz ovulācijas momentu, kā arī

citas manipulācijas ar mātišu organismu (dzemdes pH, ēdināšanas režīma regulēšana utt.).

Ar lauksaimniecības dzīvniekiem veikti eksperimenti, sadalot tēviņu spermatozoīdus Y hromosomu vai X hromosomu nesējos ar trim fizikālām metodēm: elektroforēzi, nogulsnešanu un centrifugēšanu.

Vispārīgās bioloģijas institūtā (Maskavā) V. Srēdere jau trīsdesmitajos gados intensīvi pētīja trušu un kaiļu spermas separēšanu U veida traukā, izmantojot vāju līdzstrāvu (8 V). Eksperiments balstījās uz hipotēzi, pēc kuras spermatozoīdiem ar X vai Y hromosomu ir atšķirīgs elektriskais lādiņš. Izmantojot pie katoda vai anoda esošo spermu mākslīgai apsēklošanai, eksperimenta labākajā gadījumā izdevās izmainīt vīrišķo un sievišķo pēcnācēju skaitlisko attiecību līdz 30:70 vai 70:30 normālās attiecības 50:50 vietā. Taču vēlākos eksperimentos citās zemēs, kā arī ražošanas apstākļos neizdevās gūt tik labus rezultātus.

Spermatozoīdu sadale Y hromosomu un X hromosomu nesējos ar nogulsnešanu (pēc darba hipotēzes, ka Y hromosomu nesošajiem spermatozoīdiem ir mazāka masa) veikta kā mūsu zemē, tā arī citās valstīs (VDR, VFR u. c.). Iegūto ejakulātu iepriekš atšķaidīja ar olu dzeltenumu, pievienoja citrātus, maisījumu iepildīja bīretē un novietoja kūstoša ledus vannā. Viegļākie spermatozoīdi pacēlās virsējos slāņos, bet smagākie nogrima apakšējos slāņos. Pazeminot temperatūru, atšķaidītāja viskozitāte palielinājās, un tā rezultātā spermatozoīdu pārvietošanās tika ierobežota. Māritēm (govīm, aītām), kuras bija apsēklotas ar apakšā nogulsnejošos spermu, piedzima pārsvarā sievišķie pēcnācēji, bet māritēm, kuras apsēkloja ar virsējo slāņu spermu, piedzima vairāk vīrišķo pēcnācēju. Arī šeit labākajos eksperimenta variantos izmainītā attiecība bija apmēram 70:30 vai otrādi. Taču, mēģinot ieviest šo paņēmieni plašāk ražošanas apstākļos, līdzīgu panākumu nebija, un pēcnācēju attiecība tuvinājās dabiskajai dzimumu attiecībai 50:50.

Indijas zinātnieks B. Bhatačarja (1966) pēc veiksmīgiem eksperimentiem aspirantūras laikā Rietumvācijā pie prof. Šīliņa, atgriezies dzimtenē, nespēja atkārtoti gūt līdzīgus rezultātus. Par šo neveiksmi viņš publicēja īsu informāciju žurnālā «Nature» (Londonā), neveiksmi saistot ar neprecizitāti nogulsnešanas tehnoloģijā. Ukrainas Lauksaimniecības akadēmijā I. Petrenko (1968) izdevās tomēr gūt labus panākumus, nogulsnējot teļu spermu. Meklējot cēloņus nestabiliem rezultātiem, it sevišķi saimnieciskos apstākļos, zinātnieki domā, ka elektroforēzes un nogulsnešanas procesus vājā sadales spēja saistīta ar spermatozoīdu transgresīvo mainību.

Atšķaidīto spermu centrifugējot, gūti līdzīgi rezultāti, spermatozoīdus sadalot frakcijās, bet tajā pašā laikā daudziem spermatozoīdiem radās traumas (nolauzta aste un pat bojāta galviņa), tādēļ pasliktinājās apaugļošanas spēja. Arī kombinējot visas trīs aprakstītās separēšanas metodes, neizdevās uzlabot rezultātus. Acīmredzot nepieciešams eksperimentēt tālāk.

V. Langs noskaidroja, ka spermatozoīdi ar Y hromosomu spēj fluorescēt un tos var pazīt mikroskopā. Taču viņš neatrada piemērotas metodes spermatozoīdu atdalīšanai. E. Voskresenska (1966) un

A. Voloseviča (1970) eksperimentos apstrādāja kuīļu un buļļu spermū ar hormoniem un ledusskapī turētu audu (pēc Filatova metodes) sašķaidītu masu. Hipotēze bija saistīta ar noteikta tipa spermatozoīdu kustības hormonālo aktivizēšanos apaugļošanas procesā. Eksperimentos ieguva sievišķo vai vīrišķo pēcnācēju zināmu pārsvaru, bet arī šāda apstrāde ražošanas apstākļos nedeva vēlamos rezultātus.

Pēdējos desmit gados aizvien plašāk eksperimentē ar apaugļoto olšūnu jeb embriju (blastocistu) pārstādīšanu. Vēl neimplantētas blastocistas izskalo no olvada, glabā speciālā barotnē un pēc tam pārstāda audzēmātēm, tām hormonāli sinhronizējot meklēšanas. Ar mikromanipulatoriem ņem no dīgļa dažas šūnas, tās pavairo *in vitro*, izmeklē citoloģiski un pēc Barra ķermenīša klātbūtnes vai iztrūkuma spriež par sievišķo vai vīrišķo dzimumu. Tādējādi, precīzi sašķirojot embrijus pēc ģenētiskā dzimuma un tos pārstādot, var iegūt noteikta dzimuma pēcnācējus trušu mātēm vai govīm. Taču šādas operācijas prasa augsti kvalificētus speciālistus, labi iekārtotas klīnikas un pagaidām izmaksā ļoti dārgi (ASV ap 2000 dolāru par dzimušu telu).

Barra ķermenītis jeb *dzimumhromatīns* ir atrodams zīdītāju (arī cilvēka) somatisko šūnu kodolā tuvu tā membrānai. Sievišķo indivīdu šūnu interfāzē viena no X hromosomām labi krāsojas ar bāziskām krāsvielām, un tā ir sastopama 60...70% sievišķo indivīdu šūnu. Turpretī vīrišķo šūnu preparātos dzimumhromatīna parasti nav vai tas sastopams reti (5...10%), it sevišķi indivīdiem ar Klainfeltera sindromu — (XXY). Šo paņēmieni dažkārt izmanto, kad grūtniecības stāvokli sievietē grib noskaidrot gaidāmā pēcnācēja dzimumu. Izdarot punkciju, un amnija šķidrums iegūst tajā peldošas augļa šūnas un citoloģiski nosaka dzimumhromatīna klātbūtni vai iztrūkumu.

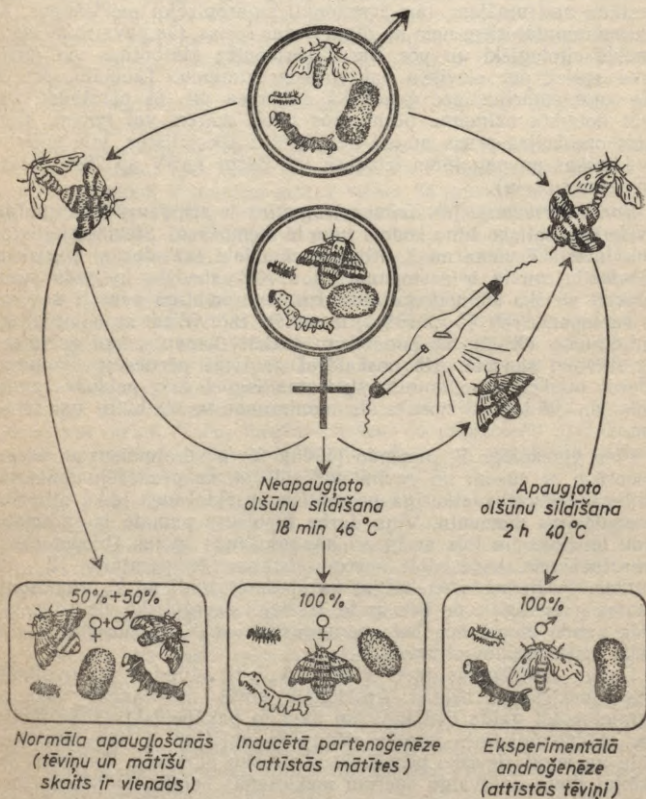
Poļu ģinekologs F. Benendo (1968) pēc novērojumiem un eksperimentiem ar cūkām un govīm noskaidroja, ka pēcnācēju dzimuma skaitliskā attiecība atkarīga no mātišu apsēklošanas laika attiecībā uz ovulācijas momentu. Viņa darba hipotēzes pamatā ir spermatozoīdu kustības un līdz ar to arī apaugļošanas spējas (biopotences) samazināšanās, uzglabājot spermū istabas temperatūrā 12...14 stundas. F. Benendo uzskatīja, ka spermatozoīdi ar Y hromosomu sākumā ir kustīgāki un līdz ar to, izsmelot enerģētisko vielu rezervi, ātrāk zaudē biopotenci, bet spermatozoīdi ar X hromosomu kustas lēnāk, ilgāk saglabājot biopotenci.

Govīm meklēšanās ilgst vidēji 16...18 stundas un ovulācija notiek meklēšanās beigās. Apsēklojot govīs meklēšanās sākumā, spermatozoīdi gaida ovulāciju un daļa to pakāpeniski zaudē biopotenci, tādēļ palielinās iespēja olšūnu apaugļot ar X tipa spermatozoīdu un iegūt sievišķo pēcnācēju skaitlisku pārsvaru. Turpretī, apsēklojot govīs ar svaigu spermū meklēšanās beigās, palielinās kustīgāko Y tipa spermatozoīdu iespēja apaugļot olšūnu un biežāk determinēt vīrišķos pēcnācējus. Vēl seknīgāk to var veikt ar sīvēnmātēm, kuru meklēšanās ilgst 2...3 dienas, un metienā iegūt daudz

sivēnu. Taču līdz šim vēl nav pārliecinošu apstiprinājumu no ražošanas novērojumiem par šī paņēmiena efektivitāti.

Ģenētiskā dzimuma reversiju (pārmaiņšanu) no vīrišķā uz sievišķo un otrādi bez lielām grūtībām var panākt dažām zivīm (karpām), ja mazuļiem izēdina dzimumhormonu preparātus. Ar zidītājiem vai putniem to panākt pagaidām nevar.

Pēcnācēju dzimuma skaitliskās attiecības regulēšanai ir liela praktiska nozīme. Ja izdotos panākt sievišķo un vīrišķo pēcnācēju skaita attiecību 70:30, tad varētu izaudzēt vairāk telišu un ražot

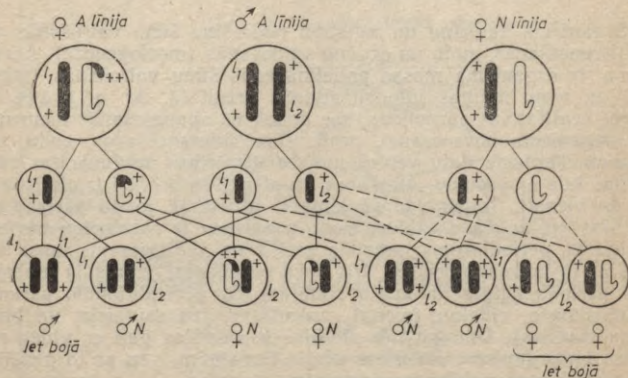


49. att. Zidvērpeju vēlamā dzimuma pēcnācēju iegūšanas shēma (pēc B. Astaurova).

pienu par 17% un vairāk salīdzinājumā ar tradicionālo audzēšanu, kā arī palielināt izlases intensitāti un selekcijas tempu. Turpreti bullišu palielināta ieguve ļautu ražot par 25% vairāk gaļas. Arī pavairojot visticpu skaitu, var ražot vairāk olu un vēl vairāk palielināt izlases intensitāti. Bet pagaidām cāļu šķirošanu gailišos un visticpās veic pieredzējušas laborantes, kas pie intensīva apgaismojuma spēj saskatīt kloākā dzimumlocekli 1...2 dienu veciem gailišiem.

Daudz sekmīgāk izdevās regulēt pēcnācēju dzimumu zīdvērpējiem. B. Astaurovs apguva metodi izraisīt olu partenogēnēzi, t. i., to attīstību bez apaugļošanas. Ja olas sasilta līdz 46 °C, tad mejoze nenotiek un tām saglabājas diploidālais hromosomu skaits ar XY hromosomām un spēja tālāk attīstīties. Tas dod iespēju ātri pavairot (klonēt) izcili labas mātītes pēcnācējus, resp., labu vaislas materiālu. Var iegūt arī 100% virišķus pēcnācējus, izraisot mākslīgu androgēnēzi (49. att.), ja saplūst divi spermatozoīdi ar hromosomām XX. Tēviņi dod vairāk zīda šķiedras.

V. Struņņikovs izstrādāja vēl praktiskāku paņēmieni virišķā tipa zīdvērpēju ieguvei. Iepriekš ar inducēto mutagēnēzi ieguva X hromosomā divos lokusos gēnu mutācijas l_1 un l_2 . Tādi tēviņi ir dzīvotspējīgi, jo ir heterozigotiski un neiet bojā sakarā ar normālo gēnu l_1^+ un l_2^+ klātbūtni. Krustojot šādus tēviņus ar jebkurām mātītēm, iegūst tikai virišķos pēcnācējus (50. att.), kuri ir ražīgāki par mātītēm.

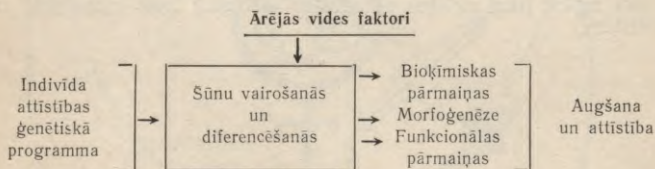


50. att. Zīdvērpēju tēviņu savairošana pēc letāliem gēniem (pēc V. Struņņikova).

8. Individuālās attīstības ģenētika

Ģenētikas nozari, kas pēta ontogēnēzes ģenētisko regulēšanu, sauc par ontogēnētiku. Dzīvnieku attīstība ir ģenētiski ieprogrammēta. Ģenētiskās informācijas realizācija ontogēnēzē ir viena no sarežģītākām problēmām bioloģijā, it sevišķi gēnu aktivitātes regulēšana, šūnu diferencēšanās un orgānu veidošanās procesi. Dzīvnieku un cilvēka fenotips veidojas, iedarbojoties tūkstošiem gēnu gan savā starpā, gan ar apkārtējās vides faktoriem. Šīs iedarbības ietekmē notiek augšana, šūnu diferencēšanās un morfoģenēze jeb audu un orgānu sistēmu izveidošanās. Genotips kā savstarpēji saistīta gēnu sistēma un attīstības programma nosaka dažādu gēnu darbības specifiskumu, darbības laiku, vietu un secību. Šīs programmas realizācijas shēma redzama 51. attēlā.

Ontogēnēzes regulēšana saistīta ar noteiktu gēnu periodisku represiju (nobloķēšanu) un derepresiju (aktivizēšanu). Jebkurā stadijā šūnā darbojas 5...10% gēnu, bet pārējie atrodas neaktīvā jeb represētā stāvoklī. Ontogēnēzes svarīgākās norises parādītas shēmā.



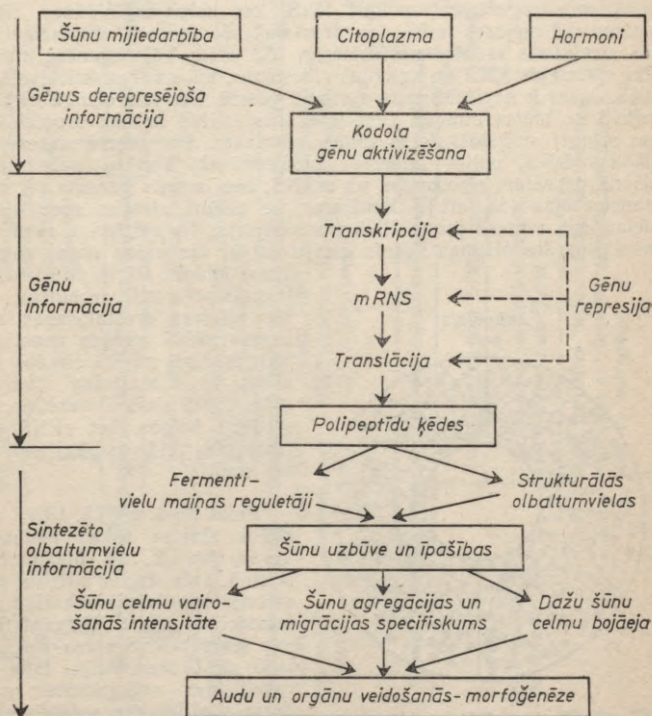
Organisma augšanu un attīstību nodrošina šūnu vairošanās un to diferencēšanās, audu un orgānu veidošanās (morfoģenēze). Augšana ir organisma masas palielināšanās šūnu vairošanās (mitozes) un vielu maiņas intensificēšanās rezultātā. Ar attīstību saprot kvalitatīvas pārmaiņas, kas notiek no apaugļošanās momenta līdz organisma novecošanai, proti: šūnu diferencēšanos, audu, orgānu un ķermeņa daļu veidošanos, to samērības un funkcijas pārmaiņas līdz ar vecumu. Augšanas un attīstības procesi ir cieši saistīti un vienoti. Tomēr vadošā loma ir attīstībai, jo, to pārtraucot, apstājas arī augšana. Abiem šiem procesiem ir raksturīgs nevienmērīgums, periodiskums, noteikta secība un neatgriezeniskums. Sakarā ar to lauksaimniecības dzīvnieku ontogēnēzē izdala 1) embrionālo periodu (dīgļa un augļa stadijas), 2) pēcembrionālo periodu (jaundzimušo, zidaiņu (piena), pubertātes, jaundzīvnieku un brieduma stadijas). Ontogēnēzes stadijas ir saistītas gan ar vides apstākļu un organismu attīstības norišu izmaiņām, gan ar to ģenētiskās regulēšanas mehānismu izmaiņām.

Ontogēnētikā lieto dažādas pētīšanas metodes: dažādu taksonomisko grupu ontogēnēzes salīdzināšanu, mutantu un normālo indi-

vīdu ontogēnēzes norišu salīdzināšanu, mutantu un normālo formu hibridizāciju, kodola pārstādīšanu no jaundzīvnieka šūnas tās pašas sugas olšūnās, somatisko šūnu hibridizāciju, dīgļa mazdiferencēto audu pārstādīšanu augošiem organismiem u. c.

Tādā kārtā ģenētiķi cenšas noskaidrot ļoti sarežģīto ceļu no gēna līdz pazīmēm, resp., bioķīmiskās un morfoloģiskās izmaiņas šūnās organisma attīstības laikā. Līdz mūsu dienām ar šo metožu palīdzību pagaidām izdevies noskaidrot tikai ontogēnēzes ģenētiskās kontroles vispārējos principus. Toties paliek vēl neskaidrs, kāpēc konkrētiem cilvēkiem ir atšķirīgs deguna vai auss lielums un forma, dažāda matu un acu pigmentācija (krāsa) utt.

Kā jau zināms, vieni un tie paši gēni var ietekmēt vairāku dažādu pazīmju veidošanos, resp., tiem ir plejotropa darbība. Tas ir



51. att. Ontogēnēzes ģenētiskā regulācija.

saprotams, ja ņem vērā, ka attiecīga gēna kontrolē sintezēta olbaltumviela piedalās savstarpēji saistītos augšanas un attīstības procesos. Jāuzskata, ka katras pazīmes veidošanā piedalās visu gēnu sistēma jeb indivīda genotips.

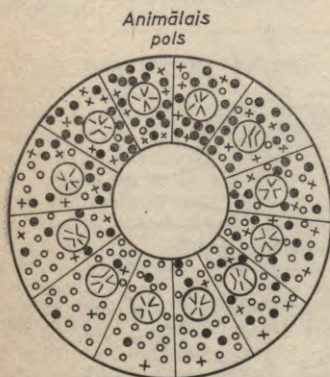
Ontoģenēzes regulēšanā ģenētiķi nosacīti izdala trīs posmus: 1) agrīno posmu jeb olšūnas drostalošanās un celmsūnu izveidošanās; 2) vidējo posmu no dīgļlapu veidošanās līdz augļa izveidošanai un 3) vēlāko posmu — augļa un dzimuša organisma attīstības un dzīvības procesu regulēšana.

8.1. ĢĒNU AKTIVITĀTES REGULĒŠANA

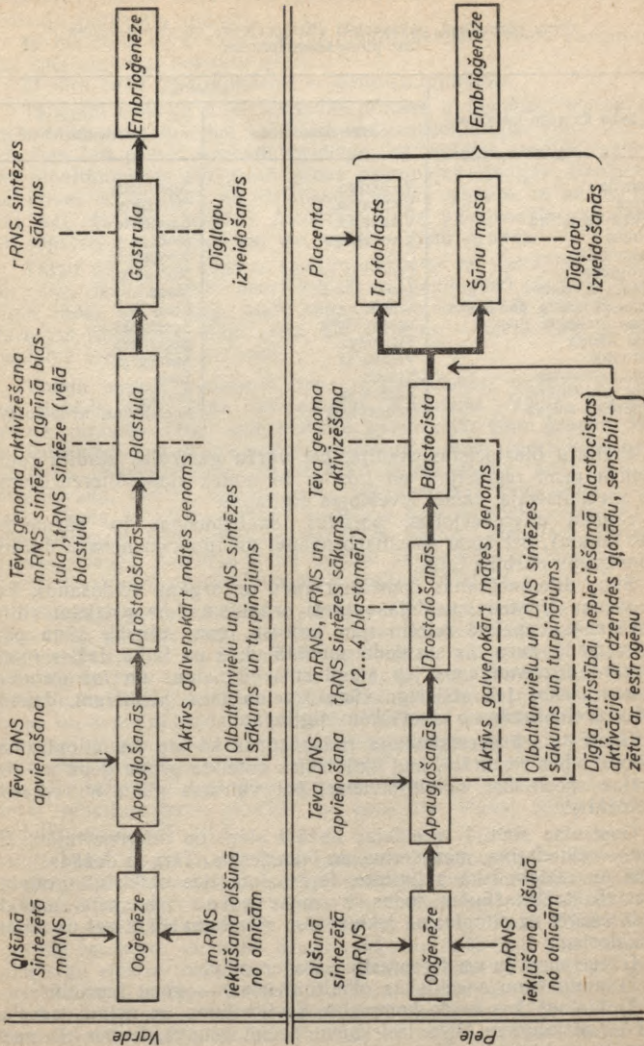
Agrīnajā posmā apaugļotas olšūnas drostalošanos un celmsūnu veidošanos regulē galvenokārt RNS, kas uzkrājas olšūnas citoplazmā vēl mejozes laikā. Jau drostalošanās procesā citoplazmatiskās struktūras sadalās nevienmērīgi (52. att.). Vēl oogenēzē intensīvi sintezējas RNS un veidojas ribosomas, kā arī transkribējas tās RNS, kuras ir nepieciešamas agrīnajā posmā. Bez tam olšūnā iekļūst mRNS no mātes olnīcas. Olšūnā esošās mRNS nosaka drostalošanos stingri atbilstoši dotās sugas īpatnībām. Šinī posmā sintezējas olšūnas DNS, notiek intensīva olbaltumvielu sintēze, pateicoties olšūnā uzkrātām ribosomām un mRNS, bet jaunais genoms vēl ne-transkribējas (53. att.). Domājams, ka olšūnā atrodas specifiskas vielas, kas represē jaunu RNS transkripciju. To apstiprina eksperiments, vārdes olšūnas kodolu aizvietojot ar tās pašas sugas zarnu

šūnas kodolu. Pārstādītā kodola transkripcija tūlīt izbeidzās, un šīs olšūnas drostalošanās sākumā mRNS sintēze nenotika. Vārdes dīgļi mRNS sintēze atsākās tikai blastulas stadijas vidū, tRNS sāka sintezēties šīs stadijas beigās, bet rRNS un ribosomas veidojās tikai gastrulas stadijā.

Peles dīgļi mRNS, tRNS un rRNS sintēze sākas nedaudz agrāk, jau 2...4 blastomēru stadijā, taču dīgļis attīstās pēc olšūnas citoplazmā uzkrātās informācijas mRNS. Šādas atstarpes starp mRNS transkripcijas laiku un to translācijas laiku ir raksturīgas eikariotiem gan dīgļa stadijā, gan vēlākās stadijās. Turpretī baktērijām un vīrusiem šīs aizkavēšanās nav.



52. att. Citoplazmatisko struktūru sadalīšanās nevienmērība, olšūnai drostalojoties.



53. att. Ģenētiskās informācijas loma agrīnā embrijoģenēzē (pēc Ģerdona un Kojuhova).

Sūnu pārmaiņas, pakāpeniski diferencējoties no vienkāršākām līdz pilnīgākām formām

Sūnu un audu īpatnības	Atšķirības	
	nediferencēto sūnu	diferencēto sūnu
Funkcija	Vispārīga	Specifiska
Forma	Vienkārša	Sarežģīta
Iekšējā struktūra	Vienkārša	Sarežģīta
Lielums	Vienveidīgs	Dažāds
Reaktivitāte	Lielā	Ierobežota
Kustīgums	Liels	Nomākts
Mitozes biežums	Liels	Mazs
Sūnas produkta daudzums	Neliels	Liels
Sūnas produkta tips	Nespecifisks	Specifisks
Vielu maiņa	Vispārīga	Specifiska
Mikrovide	Vienkārša	Sarežģīta
Sūnu daudzums	Neliels	Liels
Audu arhitektūra	Vienkārša	Sarežģīta
Vispārējās spējas	Daudzpusīgs	Specifiskas, ierobežotas

Zīdītāju blastocistas stadijā, bet varžu gastrulas stadijā rodas daudzu gēnu represijas, un līdz ar to notiek sūnu diferencēšanās jeb specializācija, kamēr izveidojas digļlapas.

Sūnām diferencējoties, parādās daudzpusīgas to pārmaiņas (16. tabula), bet sūnu specifisko uzbūvi un funkciju nosaka dažādu gēnu grupu darbība tajās.

Sūnu diferencēšanās nodrošina audu un orgānu veidošanos, kad no vienas zigotas izveidojas vesels organisms. Ar jēdzienu «diferencēšanās» apzīmē reizēm gan procesu, gan stāvokli sūnu pārmaiņu ķēdē, kuru tās sasniedz noteiktā vietā un laikā. Izšķir *intercelulāro diferencēšanos* jeb citoplazmas izmaiņas un *intracelulāro diferencēšanos* jeb atšķirīgo sūnu izveidošanos, piemēram, dažādu audu izveidošanās no atsevišķām digļlapām.

Intercelulārā specializācija rodas sūnas kodola un citoplazmas mijiedarbības rezultātā, kad aktivizējas noteikta grupa gēnu un sintezējas specifiskas olbaltumvielas, bet vairums gēnu ir represēti (nomākti).

Gastrulas stadijā izveidojas dažādi slāņi no diferencētajām sūnām — ektoderma, mezoderma un endoderma. Tām ir dažāda mitotiskā un metaboliskā aktivitāte, tajās sintezējas atšķirīgi produkti. Specializētajām sūnām rodas kompetence jeb spēja noteiktā veidā reaģēt uz citoplazmā iekļuvušām olbaltumvielām vai uz citiem induktoriem.

Gēnu represiju un derepresiju ontogēnēzē veic

- 1) audu sūnu specifiskās olbaltumvielas — gēnu represori;
- 2) histoni, kas veido kompleksu savienojumu un neļauj iedarboties uz attiecīgiem DNS iecirkņiem (gēnu grupu), kamēr tie neatbrīvojas no histoniem;

3) citoplazmā iekļuvušās olbaltumvielas, kas izraisa atbildes reakciju (antivielu sintēzi);

4) hormoni, kuri, saistoties ar olbaltumvielām, veido receptorus, kas spēj aktivizēt noteiktu gēnu;

5) citu audu olbaltumvielas — embriju induktori.

Tādējādi embriju diferencēšanās process ir ģenētiski ieprogramēts laikā un telpā, bet to daļēji var traucēt ārējās vides faktori. Pie tam šeit pastāv kaskādu princips: iepriekšējās stadijās sintezētās olbaltumvielas derepresē gēnus nākamajās stadijās. Ģenētiskos pētījumos noskaidrots, ka dzīvnieku dažādos orgānos un audos atrodas ļoti atšķirīgas mRNS. Attīstības gaitā pakāpeniski aktivizējas un represējas citi gēni vai pat veselas gēnu grupas.

Tātad no vienas zigotas savairojas šūnas ar vienādiem gēniem, un vēlāk dažādos audos morfoloģiski un fizioloģiski tās kļūst atšķirīgas tādēļ, ka attiecīgo audu šūnās darbojas dažādi gēni. Pie tam darbojas tikai maza daļa gēnu, bet vairums — 85...90% gēnu ir neaktīvā (represētā) stāvoklī.

Vidējā posmā regulējošā loma ir galvenokārt dažādu dīgļlapu vai dažādu audu šūnu savstarpējai indukcijai. Vienā celmsūnu grupā sintezētās vielas spēj aktivizēt gēnus citās šūnu grupās. Šūnu mijiedarbībai ir galvenā nozīme, veidojoties acīm, centrālajai nervu sistēmai, endokrīnajiem dziedzeriem, skeleta daļām, ādai un piena dziedzeriem, aknām, nierēm u. c. Iekļūstot no viena slāņa šūnām citās šūnās, to vielas saistās ar šūnas olbaltumvielu receptoru un spēj aktivizēt jeb derepresēt noteiktus gēnus. Rezultātā turpinās diferencēšanās, pamataudu un orgānu veidošanās jeb morfoģenēze, kamēr izveidojas un sāk funkcionēt orgānu sistēmas.

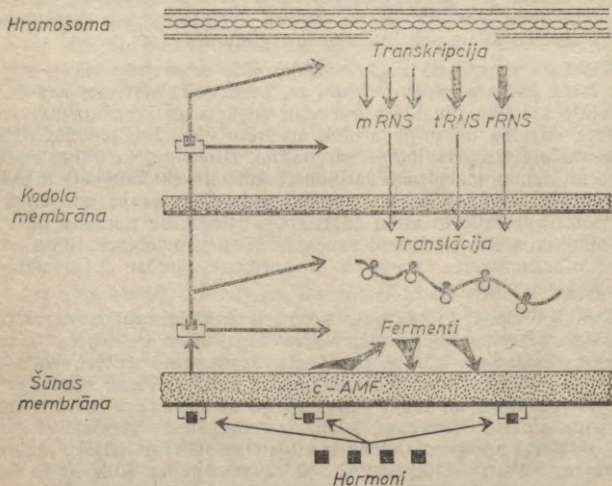
Vēlākajā posmā no augļa stadijas līdz organisma nāvei regulējošo lomu pārņem nervu sistēma un hormonālā sistēma, kas darbojas ciešā saistībā un nodrošina visu orgānu un ķermeņa daļu līdzsvarotu darbību un mijiedarbību ar ārējo vidi. Jau izpētīta dažādu hormonu aktivizējošā loma: adrenalīna, tiroksīna, insulīna, somatotropo un dzimumdziedzeru hormonu, ekdizona (kukaiņiem) u. c. Taču hormoni iedarbojas tikai uz noteiktiem audiem, resp., uz šūnām — mērķiem. Specializēto audu šūnu spēju reaģēt uz noteikta hormona vai olbaltumvielas klātbūtni sauc par šūnu kompetenci. Šūnu receptorās olbaltumvielas, reaģējot ar hormonu, iegūst spēju aktivizēt noteiktu gēnu (54. att.).

Dažkārt viens un tas pats hormons dažādos audos var izraisīt atšķirīgu olbaltumvielu sintēzi. Piemēram, vistu sievišķais dzimumhormons estradiols inducē aknās olu dzeltenuma sintēzi, bet vistas olvadā — olas baltuma jeb ovalbumīna sintēzi. Vienā šūnā var būt vairāki receptori, un tādēļ šūnas reaģē uz dažādiem hormoniem ar atšķirīgu efektu. Piemēram, telēm dzemdes šūnās vienlaicīgi atrasti divi atšķirīgi receptori, viens no tiem saistās ar virišķo dzimumhormonu, bet otrs — ar sievišķo dzimumhormonu. Līdz ar to šūnas var sintezēt olbaltumvielas atbilstoši attiecīgo hormonu inducējošai darbībai.

Dzīvniekiem ir arī citādas signalizējošas vielas, kas inducē dažādu audu šūnās atšķirīgu olbaltumvielu sintēzi. Piemēram, dīgļa audos darbojas induktori, kas virza šūnu un audu diferencēšanos. Ārējie induktori, iekļūstot organismā, arī izraisa specifisko vielu sintēzi. Piemēram, svešu olbaltumvielu injekcijas vai to dabiska iekļūšana asinīs izraisa antivielu sintēzi, kurā piedalās dažādas populācijas limfocīti (sk. Imūngenētika).

Dzīvniekiem šūnu un audu diferencēšanās pamatā ir specializēto šūnu grupu spēja ilgstoši attīstīties noteiktā virzienā. Attiecīgos audos vairākās šūnu paaudzēs noteikti gēni darbojas patstāvīgi un ilgstoši, bet pārējie gēni ir represēti.

Specializēto audu šūnu morfoloģiskās īpašības stabilizējas un atkārtojas nākamajās šūnu paaudzēs caur mitozī. To apstiprina eksperimenti ar audu kultivēšanu ārpus organisma. Piemēram, kultivējot aortas saistaudu šūnas vairākās paaudzēs, tām saglabājas spēja ražot kolagēnu. Arī acs tīklenes šūnas, kultivējot tās ārpus organisma, spēj sintezēt pigmentu. Specializēto šūnu spēju ilgstoši saglabāt savu specifiku var izskaidrot ar to, ka tās ietekmē blakusaudi, hormoni un citi humorālie faktori. Tomēr to specifiku pilnīgāk izskaidro šūnu epigenētiskie faktori, jo arī ārpus organisma to specifika saglabājas ilgstoši. Taču epigenētisko faktoru daba pagaidām nav noskaidrota, pastāv tikai dažādas hipotēzes. Viena no tām izskaidro šūnu specifiku ar histonu ciešu piesaistišanu represēto



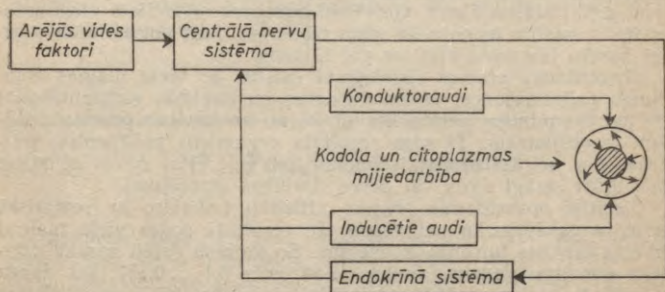
54. att. Gēnu aktivizēšanās hormonu ietekmē.

gēnu grupai (DNS fragmentam), cita — ar gēnu savstarpējo depresiju. Piemēram, gēns *A* sintezē represoru pret gēnu *B*, kurš nespēj vairs sintezēt represoru pret gēnu *A*. Iespējams, ka rodas arī hromosomu rekombinācijas, kas izmaina gēnu mijiedarbību.

Tādējādi individuālās attīstības regulēšana notiek sistemātiskas mijiedarbības rezultātā kā starp dažādiem gēniem, audiem un orgāniem, tā arī starp tiem un ārējās vides faktoriem. Šis process dažādos līmeņos shematiski parādīts 55. attēlā. Ārējās vides faktoru ietekmi uz organismu uztver, analizē un nosaka atbildes reakciju centrālā nervu sistēma. Tās rīkojumus pieņem endokrīnā sistēma, kas regulē gan vielu maiņu dažādos audos, gan atgriezeniski ietekmē centrālās nervu sistēmas darbību. Endokrīno dziedzeru hormoni ietekmē noteiktu audu šūnu gēnu aktivitāti un specifisko olbaltumvielu (fermentu) sintēzi. Sūnās notiek kodola un citoplazmas mijiedarbība, kas noslēdz organisma reakciju uz konkrētiem vides faktoriem, izveidojot līdzsvara stāvokli (homeostāzi).

Organisma attīstības normu dotajos vides apstākļos nodrošina virkne drošuma mehānismu. To skaitā ir dzīvībai nozīmīgāko pazīmju un īpašību poligēnā daba. Ja neliela daļa gēnu izmainās vai ir nobloķēta, tad vēl nerodas manāmi attīstības traucējumi, kas ietekmētu organisma pielāgošanos dotajai videi. Bez tam pamataudu un orgānu vai ķermeņa daļu veidošanai ir noteikta laika rezerve. Ja kādā šī laika posmā rodas traucējoši apstākļi, kas kavē normālu attīstību, tad vēl paliek laika rezerve orgānu un ķermeņa daļu attīstības kavējumu kompensācijai. Protams, pilnīga kompensācija vairs nenotiek, bet galarezultāts ir atkarīgs no nelabvēlīgo faktoru iedarbības intensitātes un ekspozīcijas ilguma. Pastāv arī gēnu darbības komplementaritāte, kas spēj nodrošināt fizioloģisko procesu normālu norisi.

Tomēr dabā novēro samērā daudz attīstības traucējumu — embriju agrīnu bojāeju vai dažādas anomālijas, resp., novirzes no normas. Abu procesu cēloņi ir līdzīgi, atšķiras tikai iedarbīgo faktoru devas vai iedarbības ilgums un ontogēnēzes stadijas. Biežāk



55. att. Ontogēnēzes ģenētiskās regulācijas shēma.

un stiprāk cieš tie audi vai orgāni, kas visintensīvāk veidojas dotajā laika posmā, t. i., atrodas kritiskajā periodā. Kritiskais periods sakrīt ar dotā orgāna intensīvas attīstības posmu, tādēļ tas kļūst ļoti jutīgs pret vides faktoru iedarbību. Tad var rasties attīstības traucējumi jeb morfozes — neiedzimstošas fenotipa anomālijas (nenormālības). Dažādu sugu dzīvniekiem vienādos kritiskos periodos rodas līdzīgas morfozes. Piemēram, diġļa smadzeņu priekšējā pūšļa traucējumi dzīvniekiem un cilvēkam izraisa vienādu morfozi — ciklopiju (viena acs). Morfozēm ir raksturīga masveida parādīšanās, ja traucējošie faktori darbojas sinhroni daudziem indivīdiem.

Dažas morfozes ārēji ir līdzīgas mutantajām formām, un tās sauc par fenokopijām kā, piemēram, acs katarakta. Kataraktu var izraisīt arī infekcijas slimības, mehāniski bojājumi. Taču fenokopijas nav iedzimstošas, jo tās veidojas somatisko šūnu traucētas attīstības rezultātā.

8.2. ORGANISMU NOVECOŠANĀS ĢENĒTISKAIS UN FIZIOLOĢISKAIS PAMATS

Kā individuālā attīstība, tā arī organismu novecošanās un nāve ir ģenētiski ieprogrammēta. Ir zināmas atšķirības dažādu sugu dzīvnieku mūža ilgumā, bet šķirņu robežās arī dažādu ciltsliņu un ģimeņu vidējā mūža ilgumā. Lai gan dzīvnieku izmantošanas ilgumu regulē cilvēks, vadoties no saimnieciskiem apsvērumiem, tomēr nevienš negribētu priekšlaicīgi likvidēt augstvērtīgos īpatņus. Dzīvnieku ražojošā mūža palielināšanai ir liela praktiska nozīme: samazinās barības līdzekļu un darba patēriņš ganāmpulka atjaunošanai, palielinās produkcijas un pēcnācēju ieguve no vērtīgākiem vecākiem, palielinās mazvērtīgo brāķēšanas iespējas, resp., izlases intensitāte un selekcijas temps.

Jau ontogēzes gaitā notiek dažādu šūnu populāciju un pat orgānu aizmetņu bojāeja jeb reducēšana (piemēram, pretēja dzimuma dzimumorgānu aizmetņu reducēšana). Vēlāk arī radiācijas ietekmē aiziet bojā dažādas šūnas. Ģenētiski ieprogrammēta šūnu nāve ontogēzē ir saistīta ar noteiktu gēnu represiju, tādēļ novecošanās pazīmes novēro jau mūža vidū un pat sākumā.

Novecošanās process fizioloģiski saistīts ar vielu maiņas traucējumu palielināšanos, dzimumtieksmes un auglības samazināšanos līdz pat tās pilnīgai pārtraukšanai, kā arī ar dzīvības procesu dažādiem traucējumiem. Tā visa rezultātā organisms pakāpeniski pārvēršas par nelīdzsvarotu sistēmu un iet bojā. Par nāves cēloņiem bieži kļūst smagi sirds vai nervu darbības traucējumi.

Ģenētiķi novecošanās procesa attīstību izskaidro ar somatisko mutāciju pakāpenisku uzkrāšanu. To rezultātā rodas vielu maiņas vai citu dzīvības funkciju traucējumi. So procesu daļēji nosaka dzīvnieka genotips (iedzimstamības koeficients 0,1...0,15), bet daudz spēcīgāk to ietekmē dažādi nelabvēlīgi vides apstākļi — nepietiekama un nepilnvērtīga ēdināšana, pārmērīga eksploatācija, nelabvēlīgi

klimata un turēšanas apstākļi. Visumā ilgmūžība ir poligēna īpašība ar noteiktu fizioloģisku robežu (sliexnsi).

Ilga mūža dzīvniekiem parasti ir spēcīga konstitūcija, un tiem nav iedzimstošu īpašību ar noslieci uz dzīvnieka saslimšanu vai pār-agru nāvi. Ievērojot iepriekš teikto, var izstrādāt pasākumus dzīvnieku ražojošā mūža pagarināšanai. Vispirms jāataudzē vairāk pēcnācēju no veselīem un ilga mūža vecākiem. Reizē ar to var veikt dzīvnieku šķirņu krustošanu un dažādu sugu hibridizāciju, jo heterozigotām izveidojas lielāka ilgmūžība (heterozes efekts). Turpretī inbrīdīngs pasliktina izturību un samazina ilgmūžību. Nepieciešams arī veikt dzīvnieku selekciju, lai izveidotu pret slimībām rezistentas formas. Līdztekus ciltsdarba pasākumiem jāuzlabo dzīvnieku ēdināšanas, turēšanas un izmantošanas apstākļi, lai varētu paaugstināt vaislas un ražojošo dzīvnieku izturību, ražotspēju un saglabātu normālu auglību.

8.3. ONTOĢENĒZES MĒRĶTIECĪGA REGULĒŠANA

Daudz diskusiju izraisa jautājums par ontoģenēzes mērķtiecīgu regulēšanu jeb jaundzīvnieku mērķtiecīgu izaudzēšanu.

Individa attīstība ir stiprā mērā tā genotipa reakcijas norma konkrētos vides apstākļos. Dzīvnieku orgānu vai ķermeņa daļu veidošanos stipri ietekmē ēdināšanas, turēšanas apstākļi un fizioloģiskā vingrināšana, izraisot jūtamas individuālas atšķirības. Tomēr attīstības virzienu un svārstību robežas dažādos vides apstākļos nosaka genotips. To spilgti pierāda dažādi eksperimenti, bagātīgi un trūcīgi ēdinot ģenētiski līdzīgus dzīvniekus, noteiktas šķirnes dzīvnieku audzēšana dažādos barības un klimata apstākļos, zirgu treniņš vai tesmeņa masāža grūsnām telēm utt. No tā izriet, ka ontoģenēzi daļēji var regulēt ar selekciju vai radot labvēlīgus ēdināšanas un turēšanas apstākļus. Turpretī veiktie eksperimenti par ontoģenēzes inducēšanu ar hormonu injekcijām, vitamīnu palielinātām devām, inkubējamās olas apstrādājot ar ultraskaņu un starojumiem, pagaidām nav devuši vēlamos rezultātus, bet gan izraisījuši kroplu pēcnācēju dzimšanu.

9. Populāciju ģenētika

Dzīvnieku evolūcijas un selekcijas procesu likumsakarības var izprast tikai lielās organismu kopās — sugās un populācijās. Patlaban Zemi apdzīvo apmēram 1,5 miljoni dzīvnieku sugu, bet katrai sugai ir simtiem dažādu šķirņu, kurām raksturīga indivīdu daudzveidība, resp., mainība. Kā sugas, tā šķirnes veidojas un saglabājas

saskaņā ar iedzimtības un mainības likumskarbām. Č. Darvins sugu izcelšanos un evolūciju izskaidroja ar dabisko izlasi, organismiem pielāgojoties apkārtējai videi. Evolūcija jeb organismu populāciju pakāpeniskas izmaiņas paaudžu virknē dabiskos apstākļos balstās uz iedzimtību, mainību un izlasi. Lauksaimniecības dzīvnieku šķirņu rašanās un pilnīgošana notiek cilvēka mērķtiecīga darba rezultātā ekonomiskas vajadzības apmierināšanai un, pēc N. Vavilova, sastāda virzītu mikroevolūciju.

Ar sugu bioloģijā saprot lielas, vēsturiski izveidojušās organismu kopas, kuras apdzīvo noteiktu areālu un kurām ir kopīga izcelšanās, līdzīga ķermeņa uzbūve un pielāgotības sistēma videi, kā arī līdzīga galveno adaptīvo īpašību un pazīmju reproducēšanās paaudžu virknē. Suga ir vienota evolūcijas vienība, kas savukārt sadalās pasugās un populācijās.

Populācija ir liela vienas sugas indivīdu kopa, kurā indivīdi brīvi krustojas un apdzīvo noteiktu areālu, pielāgojoties vides apstākļiem un apmainoties ar gēniem. Populācija veidojas vides apstākļu ietekmē, mijiedarbojoties iedzimtības, mainības un izlases faktoriem. Populāciju veidošanās procesi un to dinamika sastāda mikroevolūciju.

Selekcijā bieži vien ar populāciju saprot noteiktas sugas dzīvnieku vai augu lielas kopas, kuru locekļi iesaistīti kopīgā krustojanas sistēmā. Nosacīti izdala lielas un mazas populācijas, kurām ģenētisko procesu likumsakarības ir daļēji atšķirīgas. Ja organismu kopas reproducējas tikai veģetatīvi vai pašapputes ceļā, to veidotās populācijas sastāv no celmiem, kloniem vai tīrajām līnijām. Starp šūnu grupām gēnu apmaiņa notiek ļoti reti, bet populācijas vienotības pamatā ir gandrīz tikai dažādu genotipu simbioze un konkurence. Par lielāko populāciju var uzskatīt bioloģisko sugu. Tā savukārt sastāv no daudzām lokālām populācijām, katra no tām ir selekcijas vienība un reizē saistīta ar citām caur gēnu plūsmu jeb migrācijām. Lokāla populācija ietver visus indivīdus, kuri veido vienu lokālu genofonu (dažādo iedzimtības faktoru kopumu). Populācijas, starp kurām pastāv brīva gēnu plūsma un notiek gēnu ieplūde (imigrācija), sauc par *vaļējām populācijām*. Turpretī *slēgtās populācijās* jauni gēni ieplūst vienīgi mutāciju rezultātā.

Jēdzienus «populācija» un «tīrā līnija» ierosināja dāņu augu fiziologs un ģenētiķis V. Johansens, kurš ilgstoši pētīja iedzimtības un mainības likumsakarības pašapputes augiem — miežiem, pupiņām un zirņiem, nosakot sēklu masu un lielumu. Sis kvantitatīvās pazīmes determinē daudz gēnu (poligēnu) darbība un dažādi vides apstākļi, tādēļ ģenētiskajā analizē izmantoja matemātisko statistiku. V. Johansens 1903. gadā publicēja darbu «Par iedzimšanu populācijās un tīrajās līnijās» ar divām svarīgām atziņām, ka 1) izlase populācijā izraisa lielāku vai mazāku vidējās pazīmes novirzīšanos izlases virzienā, ap kuru variē attiecīgi īpatni, un 2) izlase tīro līniju robežās neizraisa nekādu vidējā tipa izmaiņu.

Par tīrajām līnijām sauc viena pašapputes auga pēcnācējus paaudžu virknē. Tiem piemīt liela homozigotība un ģenētiskā

līdzība, tādēļ izlase paliek mazefektīva. Kritiski runājot, arī tīrās līnijas nav absolūti homozigotiskas, jo, kaut arī reti, tomēr rodas mutācijas un notiek svešapputes krustošanās, kas izjauc homogenitāti. Turpretī populācijas sastāv no heterogēniem īpatņiem ar heterozigotiskiem genotipiem, resp., no ģenētiski atšķirīgiem indivīdiem, un tādēļ izlase vienmēr dod noteiktu efektu.

Populāciju ģenētika pēta atsevišķas populācijas ģenētisko struktūru un tās izmaiņas, īpaši kvantitatīvo pazīmju iedzimšanas un mainības likumsakarības un cēloņus. Citiem vārdiem, populāciju ģenētika ir ģenētikas nozare, kura matemātiski apraksta iedzimtības procesus populāciju līmenī, resp., gēnu frekvences izmaiņas un mijiedarbību, kā arī pazīmju mainību ietekmējošos faktorus.

Par ideālo populācijas modeli uzskata t. s. mendelistisko populāciju, kurās pastāv brīva krustošanās jeb panmiksija. Ikvienam populācijas loceklim ir vienādas iespējas krustoties ar jebkuru locekli un vienādas iespējas atstāt līdzīgu pēcnācēju skaitu. Tātad visu populācijas locekļu gamētās esošie gēni veido kopīgu genofonu. Var iedomāties, ka visu populācijas locekļu gametas atrodas vienā tvertnē un starp tām notiek brīva apaugļošanās. Protams, ne savvaļas populācijās, ne arī lauksaimniecības dzīvnieku ganāmpulkos šāda ideāla situācija nepastāv, un to var uzskatīt tikai par teorētisko bāzi jeb izejpozīciju populāciju ģenētiski statistiskajā analizē.

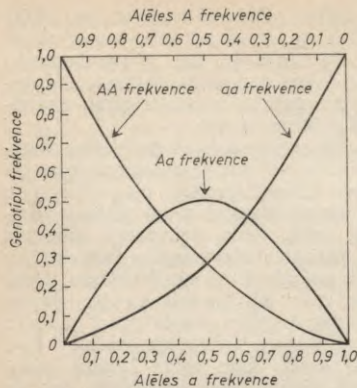
Populācijas cita no citas atšķiras ar noteikta lokusa alēļu frekvenci jeb sastopamību populācijas locekļiem. Alēļu frekvence ir noteikta tipa gēna alēles (A vai a) proporcija jeb daļa no kopējā alēļu skaita pētāmās populācijas locekļiem dotajā lokusā. Alēles nosaka populācijas ģenētisko struktūru jeb genotipu (AA , Aa , aa) un fenotipu savdabīgo sastāvu. Jebkurā momentā gēnu frekvenci indivīdu kopā var noteikt pēc recesīvā fenotipa frekvences.

9.1. HĀRDIJA—VEINBERGA LIKUMS UN VIENĀDOJUMS

Angļu matemātiķis G. Hārdijs un vācu ārsts V. Veinbergs (1908), analizējot ideālo panmiktisko populāciju struktūru, guvuši līdzīgu atziņu un noformulējuši likumu, ka *alēļu un genotipu frekvence populācijā ir konstanta*, resp., neizmainās no paaudzes paaudzē, ja uz to neiedarbojas mutācijas, migrācijas un izlase. Tātad populācijā pastāv ģenētiskais līdzsvars.

Ja kādā panmiktiskā populācijā vienā genomā ir 2 alēles un alēle A sastopama ar relatīvo frekvenci p , bet alēles a frekvence ir q , tad abu alēļu summa $p+q=1$. No tā var aprēķināt genotipu un alēļu frekvenci nākamajā paaudzē pēc šādas krustošanas shēmas:

♀	♂	
	Ap	aq
Ap	$AA \quad p^2$	$Aa \quad pq$
aq	$Aa \quad pq$	$aa \quad q^2$



56. att. Alēļu frekvences ietekme uz genotipu frekvenci populācijā.

$q = \sqrt{0,64} = 0,8$. Dominantās alēles M frekvence $p = 1 - q = 1 - 0,8 = 0,2$. Melnie homozigotiskie īpatņi sastāda $p^2 = 0,2^2 = 0,04$ jeb 4%, bet heterozigotiskie īpatņi — $2pq = 2 \cdot 0,2 \cdot 0,8 = 0,32$ jeb 32% no govju kopskaita ganāmpulkā. Tātad, zinot īpatņu skaitu populācijā ar recesīvo fenotipu, resp., homozigotisko recesīvo genotipu (aa) frekvenci q^2 , var noteikt dominantās alēles homozigotisko un heterozigotisko genotipu biežumu populācijā.

Hārdija—Veinberga vienādojumam ir liela praktiska nozīme dzīvnieku selekcijā un veterinārijā. To var izmantot populāciju struktūras analīzei pēc alternatīvām kvalitatīvām pazīmēm (tolums—raġainība, melnā—sarkanbrūnā apmatojuma krāsa, asins grupas utt.). Pēc vienādojuma var noteikt dažādu recesīvu defektu un slimību iedzimšanas frekvenci, bet pēc alēles nesēju — heterozigotisko īpatņu sastopamības prognozēt patoloģisku pēcnācēju iegūšanas risku, piemēram, albinismu, fenilketonūriju u. c.

Ja albinisms ar genotipu dd populācijā sastopams 1 no 20 000 gadījumiem, tad svarīgi ir noskaidrot heterozigotisko Dd sastopamību. Recesīvās alēles d frekvenci q var aprēķināt pēc genotipa dd biežuma: $q^2 = 1/20\,000$. Tātad $q = \sqrt{1/20\,000} = 1/141$. Normālās pigmentācijas alēles D frekvence $p = 1 - q = 1 - 1/141 = 140/141$. Heterozigotisko genotipu Dd biežums $2pq = 2 \cdot 1/141 \cdot 140/141 \approx 1,4\%$ īpatņu. Panmiktiskajā populācijā varbūtība iegūt noteiktas ģēnu kombinācijas atspoguļotas 17. tabulā. Tātad heterozigotisko nesēju Dd un albinu dd krustošanās varbūtība populācijā sastāda $1/2\,750\,000$.

Ja recesīva ir ar dzimumu saistītā pazīme (hemofilija, daltonisms), tad alēles frekvence populācijā ir vienlīdzīga attiecīgā fenotipa vīrišķo pēcnācēju biežumam. Piemēram, ja 4% vīriešu populā-

Tātad

$$AA p^2 + Aa 2pq + aa q^2 = 1.$$

Sis Hārdija—Veinberga vienādojums atspoguļo populācijas ģenētisko struktūru dotajā laikā spriņdi (56. att.).

Alēļu relatīvo frekvenci jeb biežumu izteic ar decimāldaļskaitļiem. Piemēram, kādā govju ganāmpulkā ir 64% sarkanbrūno govju (0,64) un 36% melno govju (0,36); melnās krāsas alēle M ir dominantā, bet sarkanbrūnās krāsas alēle m ir recesīva. Jāaprēķina šo alēļu frekvence, dominantā homozigotisko un heterozigotisko īpatņu daļa.

Ja recesīvo homozigotisko genotipu mm frekvence $q^2 = 0,64$, tad šo alēļu īpatsvars

Varbūtība, ar kādu, krustojot individuus, satiksies recesīvā gēna nesēji homozigotiskā un heterozigotiskā stāvoklī

Krustošanās		Pēcācēji ar genotipu dd
tips	biežums	
$Dd \times Dd$	$4p^2q^2$	p^2q^2 $2pq^3$ q^4
$Dd \times dd$	$4pq^3$	
$dd \times dd$	q^4	

cijā ir daltoniķi, tad $q=0,04$, bet dominanto gēnu (normāla redze) frekvence $p=1-q=0,96$.

Protams, jāatceras, ka Hārdija—Veinberga vienādojums un likums ir spēkā tikai tad, ja

- 1) īpatņu pārošanās un gametu kombinēšanās populācijā notiek nejauši (panmiktiski), bez jebkādas izvēles;
- 2) mutācijas dotajā lokusā ir ļoti retas;
- 3) homozigotu un heterozigotu izdzīvotība ir vienāda;
- 4) vīrišķo un sievišķo īpatņu skaits, to ģenētiskais sastāvs ir vienāds un auglība laba;
- 5) populācija skaitliski ir pietiekami liela, lai izslēgtu nejaušas izmaiņas jeb gēnu dreifa ietekmi.

Praktiski neviena pētāmā dzīvnieku populācija neatbilst minētajiem nosacījumiem pilnībā, bet tikai daļēji. Taču Hārdija—Veinberga formulu var lietot vienkāršām pazīmēm monohibrīdiskās krustošanās analīzei, it sevišķi kodominēšanas gadījumā (asins grupas, olbaltumvielu polimorfās sistēmas). Zinot kādas lietderīgas mutācijas izplatību noteiktā rajonā, ir iespējams aprēķināt tās homozigotisko un heterozigotisko īpatņu varbūtību, lai izvēlētos efektīvas selekcijas metodes. Šādi aprēķini dod iespēju kontrolēt kaitīgo mutāciju izplatību populācijā sakarā ar mutagēno faktoru iedarbību (radiācijas, ķīmisko mēslojumu (nitrātu) un barības piedevu lietošanu). Šo formulu var izmantot lauksaimniecības dzīvnieku ģenētiskos pētījumos, pēc iespējas ievērojot iepriekš minētos nosacījumus iegūto rezultātu interpretācijā. Pats galvenais — Hārdija—Veinberga likums ļauj dziļāk izprast izlases ģenētisko būtību.

9.2. POPULĀCIJAS ĢENĒTISKO STRUKTŪRU IZMAIŅAS FAKTORI

Hārdija—Veinberga vienādojums atspoguļo populācijas struktūru statiskā jeb līdzsvarotā stāvoklī, neievērojot ietekmētājfaktorus. Taču dabā populāciju struktūra mūžīgi mainās, atrodas dinamikā. Alēļu un genotipu frekvenci izmaina gan sistemātiskie procesi (mutācijas, selekcija, migrācijas), gan gadījuma notikumi (dreifs un fiškētais stāvoklis). Tātad ģenētisko līdzsvaru un alēļu frekvenci

populācijās ietekmē 1) mutācijas, 2) izlase, 3) migrācijas un 4) dreifs mazās populācijās.

Mutācijas ir ģenētiskās mainības pirmavots evolūcijā. Kaut gan atsevišķo ģēnu spontānās mutācijas notiek samērā reti, kopējais dažādu mutāciju daudzums var būt pietiekami liels, lai izraisītu fenotipa izmaiņas. To iespējas palielinās, ņemot vērā ģēna plejotropo darbību jeb ietekmi uz daudzām pazīmēm. Pie tam turpvrēsto mutāciju biežums ir relatīvi lielāks (apmēram 10 reizes) nekā atgriezenisko mutāciju biežums. Rezultātā rodas mutāciju spiediens, kas izjauc ģenētisko līdzsvaru. Bieži vien mutanto alēļu indivīdiem izdzīvotība ir mazāka nekā savvaļas ģēna nesējiem vai arī pēdējie atstāj vairāk pēcnācēju. Līdz ar to A_1 alēles frekvence var palielināties, bet A_2 alēles — samazināties. Attiecīgā lokusā alēles frekvence mainās, daļu recesīvo alēļu nesēju izslēdz no populācijas dabiskā vai mākslīgā izlase, bet paliekošā daļa veido ģenētiskās mainības rezervi populācijā. Ja A_1 un A_2 alēļu sākotnējo biežumu pieņem par p_0 un q_0 , bet turpvrēsto mutāciju biežumu $A_1 \rightarrow A_2$ par u , tad alēles frekvences relatīvā izmaiņa $\Delta = u \cdot p_0$. Ja iespējamās atgriezeniskās mutācijas $A_2 \rightarrow A_1$, alēles relatīvā frekvence $p_1 = p_0 - up_0 + vq_0$. Citiem vārdiem, alēļu frekvences mutatīvā izmaiņa

$$\Delta = up_0 - vq_0.$$

Tā kā normāli mutāciju biežums dzīvniekiem dotajā lokusā ir ļoti rets — $10^{-5} \dots 10^{-8}$, tad nevar sagaidīt straujas izmaiņas alēļu biežumā, vismaz dažās tuvākajās paaudzēs. Tomēr tam ir liela nozīme evolūcijā un daļēji arī selekcijā.

Izlase ir galvenais virzītājspēks gan selekcijā, gan evolūcijā. Tā ir noteiktiem vides apstākļiem pielāgoto formu izdzīvošana, nodrošinot maksimālu dzīvotspējīgo pēcnācēju skaitu. Dabiskā izlase veido dotajai videi pielāgotākus organismus vai populācijas. Turpretī mākslīgā izlase nodrošina cilvēkam lietderīgāko dzīvnieku tipu izveidošanu. Atbilstoši tam populācijas īpatņiem ar dažādiem genotipiem ir atšķirīgas selekcijas priekšrocības (vērtības). Selekcijas vērtība ir izlasīto dzīvnieku iespējamais ieguldījums nākamās paaudzes genofondā, alēļu un genotipu frekvencē, pateicoties iespējai atstāt vairāk pēcnācēju. Dabiskajā izlasē noteikto genotipu selekcijas priekšrocība (vērtība) ir visu to fenotipiskās izpausmes īpatņu spēja dot vairāk pēcnācēju vai pēcnācēju labāka izturība pret nelabvēlīgiem vides apstākļiem un slimībām. Mākslīgajā izlasē selekcijas vērtība saistīta ar audzētāju tieksmi dot priekšroku tai populācijas indivīdu daļai, kuras fenotipi vizuāli vai mērot ir labāki, vai arī grupai ar intensīvākām vairošanās spējām. Pret recesīvo fenotipu vērsto izlases efektivitāti ietekmē dominēšanas veidi (18. tabula).

Dabiskās izlases spiedienu s jeb intensitāti izsaka pēc alēles frekvences izmaiņas vienā paaudzē izlases rezultātā. Selekcijas vērtības pakāpe ir viens no pamatfaktoriem, kas izmaina vēlamā genotipa vai alēles biežumu, un to var mērit ar selekcijas koeficientu. Tātad selekcijas intensitāte jeb koeficients rāda, cik lielā mērā samazinās to zigotu daudzums, kurām ir nevēlams genotips.

Ipatņu selekcijas vērtības atšķirības dažādiem dominēšanas veidiem

Dominēšanas veids	Selekcijas vērtība		
	liela	vidēja	maza
Pilnīga dominēšana	AA, Aa	—	aa
Nepilnīga dominēšana	AA	Aa	aa
Superdominēšana	Aa	AA	aa

Ja vēlamā genotipu (standartu) pieņem par 1, tad izlases intensitāte ir $1-s$ un tā atspoguļo viena genotipa labāku izdzīvotību salīdzinājumā ar otru. Piemēram, ja genotipiem ar dominanto alēli selekcijas vērtība ir 1, bet recesīvo homozigotu — 0,99, tad izlases koeficients $s=1,00-0,99=0,01$ (19. tabula).

Pat ar visintensīvāko izlasi ($s=1$) nav iespējams pilnīgi izskaust no populācijas homozigotiskus recesīvus ipatņus vai alēles, jo ne visiem ipatņiem ir slikta izdzīvotība vai arī recesīvie gēni saglabājas apslēptā stāvoklī heterozigotiskos organismos.

Kvantitatīvo jeb poligēno pazīmju izlases intensitāti izteic selekcijas diferenciālis (SD), t. i., par vecākiem izraudzīto dzīvnieku grupas (ciltskodola) vidējās pazīmes \bar{x}_c pārkāpums salīdzinājumā ar populācijas vidējo \bar{x}_p . Selekcijas diferenciāli izteic vai nu absolūtos skaitļos, vai standartnovirzes vienībās, piemēram, $SD = \bar{x}_c - \bar{x}_p = 4000 \text{ kg} - 3600 \text{ kg} = 400 \text{ kg}$ piena izslaukuma.

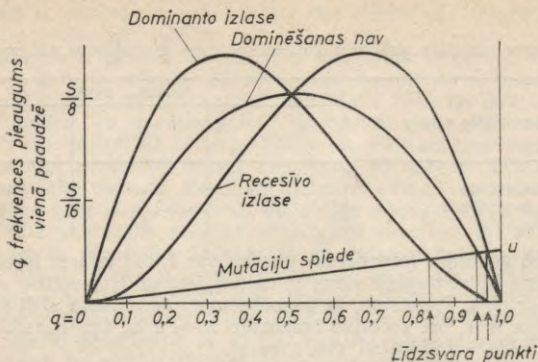
Izlases un mutāciju kopīga darbība ir visbiežākā situācija, kas izmaina populācijas ģenētisko struktūru. Ja pieņem, ka reizē ar izlasi notiek mutācijas un A_1 alēle mutē par A_2 ar varbūtību (biežumu) u , bet A_2 alēle mutē par A_1 ar varbūtību v , tad alēļu frekvences izmaiņas norit ļoti sarežģīti. Ģenētiskais līdzsvars ($p=q=0,5$) veidojas pēc noteiktas likumsakarības, kura parādīta 57. attēlā.

Migrācija jeb gēnu plūsma starp blakus populācijām notiek regulāri. Ar migrāciju saprot ģenētiskās informācijas pārvešanu starp populācijām, resp., kāda indivīdu grupa atstāj populāciju (emigrācija) vai iekļūst populācijā (imigrācija). Migrācija var izmainīt

19. tabula

Pēc recesīvās pazīmes notikušās izlases efekts vairākās paaudzēs ar dažādiem izlases koeficientiem

Paaudžu skaits	Ar recesīvo pazīmi palikušo ipatņu daudzums (%)			
	$s=1$	$s=0,5$	$s=0,1$	$s=0,01$
1	1,00	1,00	1,00	1,00
10	0,25	0,46	0,84	0,98
20	0,11	0,26	0,71	0,97



57. att. Alēļu frekvences pārmaiņas izlases un mutāciju rezultātā, kad izlases spiediens s ir konstants (pēc Raiņa).

alēļu frekvenci attiecīgajā populācijā un var būt evolūcijas vai selekcijas faktors. Lopkopības praksē imigrācija notiek, ievēdot saimniecībā vaislas dzīvniekus vai spermu no citām populācijām. Emigrācija notiek, pārdodot vaislas dzīvniekus. Sākotnējās alēļu frekvences p_0 gaidāmo pārmaiņu p_1 var aprēķināt, zinot imigrējošo dzīvnieku I gēnu frekvenci p_i un to īpatnību populācijā ($i=I/N$), pēc formulas

$$p_1 = ip_i + (1-i)p_0 = i(p_i - p_0) + p_0.$$

Migrācijas ietekme uz populācijas struktūru ir atkarīga no ievesto vai projām aizdoto dzīvnieku skaita un kvalitātes. Vienkāršāk šo procesu var izsekot pēc asins grupu alēļu biežuma izmaiņām. Piemēram, ja alēles A frekvence sākotnējā populācijā pirms imigrācijas bija $p_0=0,2$, bet imigrējušajiem indivīdiem $p_i=0,4$ un to īpatnība $i=0,1$, tad $p_1=0,1(0,4-0,2)+0,2=0,22$, resp., pieaugums vienā paaudzē bija 0,02 jeb 2%.

Dreifs ir nejausās stihiskas gēnu frekvences izmaiņas mazās populācijās, ko mūsu literatūrā apzīmē par ģenētiski automātiskiem procesiem (N. Dubiņins). Tas var novest pie fiksēta stāvokļa, kad viena no alēlēm izzūd un paliek tikai homozigotiskie indivīdi ar noteiktu genotipu (AA vai aa), samazinot īpatnību ģenētisko dažādību un selekcijas efektu populācijā.

Dreifa iespējas izriet tieši no Mendela likumiem un dažādu gametu veidošanās varbūtības. Piemēram, novērojot divas alēles A un a , ja $p=q=0,5$, var izsekot šo alēļu frekvences gaidāmās reprezentācijas kļūdām. Pieņemsim, ka vienā populācijā ir $n=100\,000$ īpatņu un tie izdala 200 000 gametu. Atbilstoši binominālā sadalījuma prin-

cipam varbūtējais A tipa un a tipa gametu skaits būs

$$100\,000 \pm \sqrt{\frac{100\,000 \cdot 100\,000}{200\,000}} = 100\,000 \pm 223.$$

Turpretī mazā populācijā ar $n=50$ indivīdiem attiecīgo gametu skaits būs

$$50 \pm \sqrt{\frac{50 \cdot 50}{100}} = 50 \pm 5.$$

Lielā populācijā standartnovirze sastāda 0,223%, bet mazā ir gandrīz 50 reizes lielāka. Tātad, pat izslēdzot izlasi, mutācijas, migrācijas un dreifa rezultātā lielā populācijā saglabājas praktiski neizmainīta alēļu frekvence no paaudzes uz paaudzi. Turpretī mazā populācijā to nevar sagaidīt un var gadīties fiksēts stāvoklis, resp., var saglabāties tikai vienādas alēles AA vai aa . Tas biežāk novērots, lietojot inbrīdingu, kad samazinās heterozigotība. Jo skaitliski mazāks ganāmpulks, jo spēcīgāk izpaužas dreifs un inbreddepresija. Dreifu daļēji var novērst ar ģimeņu selekciju. Radniecīgiem dzīvniekiem ir lielāka varbūtība būt par līdzīgu alēļu nesējiem nekā neradniecīgiem un attiecīgi lielākas iespējas saglabāt abas alēles izlases procesā.

Tātad dreifa loma strauji samazinās, palielinoties populācijas apjomam. Heterozigotisko īpatņu frekvence populācijā samazinās vienā paaudzē par noteiktu lielumu $k=1/2N$, kur N ir efektīvais populācijas lielums (populācijas atražošanā iesaistīto indivīdu skaits). Piemēram, var sagaidīt heterozigotisko īpatņu samazināšanos:

N	Aa	%
50	1:100	1
500	1:1000	0,1
5000	1:10000	0,01

Apskatītie populāciju ģenētikas pamatjēdzieni un procesi veido teorētisko bāzi evolūcijas un selekcijas matemātiski statistiskajai analīzei un to dziļākai izpratnei.

9.3. POPULĀCIJU ĢENĒTISKAIS POLIMORFISMS UN PASTĀVĪGĀ MAINĪBA

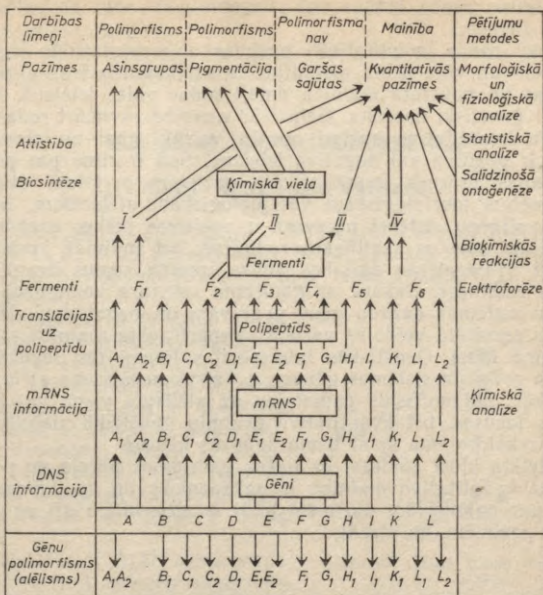
Par ģenētisko polimorfismu sauc parādību, kad vienā un tajā pašā populācijā regulāri un vienlaicīgi sastopamas divas vai vairākas skaidri atšķiramas formas vai genotipi ar tādu frekvenci, kuru nevar izskaidrot ar periodiskām mutācijām (E. Fordš, 1940). Vienkāršā gadījumā to pamatā ir vairākas atšķirīgas viena gēna alēles vienā populācijā. Sarežģītākie gadījumi saistīti ar saliktām determinētām īpašībām. Atkarībā no gēna vai gēnu kompleksa darbības populācijā paralēli rodas dažādas apmatojuma krāsas (*krāsas polimorfisms*), dažādas formas (*morfoloģiskais*

polimorfisms) vai dažādas izturēšanās (*izturēšanās polimorfisms*) indivīdi. Taču citos gadījumos dažādus līdzās pastāvošos genotipus nav iespējams atšķirt bez īpašiem palīgīdzekļiem (*apslēptais polimorfisms*) un noteikt tos var tikai ar asins grupu testu (*asins grupu polimorfisms*), bioķīmiskām analizēm (*bioķīmiskais polimorfisms*) vai tamlīdzīgi.

Īpašs gadījums ir hromosomu polimorfisms, kad vienas populācijas indivīdi atšķiras ar hromosomu skaitu vai hromosomu lielumu un struktūru. Īpašu nozīmi daudzām drozofilas sugām ir ieguvis *inversiju polimorfisms*. Tā izpēte ir devusi ļoti vērtīgas atziņas eksperimentālajā populācijas ģenētikā. Inversiju polimorfisma gadījumā vienas populācijas ietvaros homologiskajām hromosomām pastāv divi vai vairāki tipi, ko ar hromosomu posmu inversijām var pārvērst citu citā. Seit tātad atšķirības nav ģenētiskajā materiālā, bet atšķirīga ir gēnu secība hromosomā. Bet, kā zināms, gandrīz vienmēr pastāv sakarība starp hromosomu struktūru un gēnu saturu. Polimorfismam ir adaptīva nozīme.

Populācija var būt polimorfa un monomorfa attiecībā uz kādu noteiktu īpašību. Gēna darbību var konstatēt tikai tad, kad tam radušās vismaz divas dažādas alēles. Pieņemsim, ka varam vienā populācijā tieši noteikt gēnu darbību. No gēniem A , B , C un D tikai A un C lokusus ir atšķirīgas alēles (piemēram, A_1 , A_2 un C_1 , C_2), bet B un D sastopami tikai kā alēle B_1 un D_1 . Gēns A , piemēram, nosaka melnās un tumši brūnās krāsas veidošanos, gēns C — acu krāsu un gēns D — spēju izjust kādas vielas garšu. Tomēr populācijā mēs atrastu tikai atšķirīgi tumšas krāsas tipus (A_1A_1 , A_1A_2 un A_2A_2) un indivīdus ar gaišām un tumšām acīm (C_1C_1 , C_1C_2 un C_2C_2). Turpretī polimorfismu attiecībā uz spārnu izveidošanos vai garšas sajūtu mēs nedz atrastu, nedz arī meklētu, kamēr izpaužas tikai šī viena tipa indivīdi. Tādēļ vēl nesenā pagātnē bija vienīgi pozitīvi apgalvojumi tam, ka polimorfisms pastāv, bet ne negatīvi, t. i., ka polimorfisms nepastāv. Tikai pēdējā laikā ar molekulārās ģenētikas attīstību kļuva iespējams atrast risinājumu arī šajā jautājumā.

58. attēlā shematiski parādīta gēnu darbības norise. Ģenētiskā informācija atrodas DNS. Primārais gēnu produkts ir mRNS, kas savu informāciju raida tieši polipeptīda ķēžu aminoskābju secībā. Tad veidojas fermenti, kuri bieži vien sastāv no vairākām polipeptīdu ķēdēm. Tie kopīgi darbojas dažādu vielu biosintēzē. Vēl tālāk no primārās gēnu darbības ir indivīdu attīstības sarežģītie procesi, un tikai kopīgās darbības ķēdes beigās atrodas «iedzīmtā pazīme». No pētišanas metodes būs atkarīgs, cik sīki tiks izpētīta primārā gēnu darbība. Vispirms aplūkosim abas galējās pētišanas iespējas, t. i., 1) ģenētiskās informācijas līmenī un 2) pazīmes līmenī. Gēna līmenī varēs atklāt ģenētisko polimorfismu tad, kad vienam gēnam būs vairāk par vienu alēli. 58. attēlā tādi ir gēni A , C , E un L . Pārējie gēni sastopami populācijā tikai vienā vienīgā stāvoklī. Pazīmes līmenī attiecībā uz asins grupām un krāsojumu nosakāms polimorfisms, bet garšas sajūtai tā nav.



58. att. Populāciju ģenētiskā polimorfisma veidošanās.

Tiešu sakarību starp gēnu polimorfismu un pazīmju polimorfismu var atklāt, precīzi zinot visus attīstības bioķīmiskos un fizioloģiskos procesus. Tieši noteikt katra atsevišķā gēna (DNS iecirkņa) uzbūvi var tikai ar ķīmisku analīzi. Sādu uzdevumu jau tehnisku apstākļu dēļ vien nav iespējams veikt. To pašu var teikt arī par mRNS. Tomēr polipeptīdu ķēdēs var atklāt nelielas atšķirības pēc atšķirīga pārvietošanās ātruma elektriskajā laukā papīra vai gela elektroforēzē. Tas nozīmē, ka polipeptīdu ķēžu polimorfisms dažos gadījumos tieši norāda uz ģenētisko polimorfismu. Tā kā olbaltumvielas bieži vien sastāv no divām un vairākām atšķirīgām polipeptīdu ķēdēm, tad sakarība ne vienmēr ir tieša. No 58. attēla shēmas izriet, ka, analizējot polimorfismu, vienmēr jāņem vērā tieši tā gēna darbības pakāpe, kura tiek novērota.

Par stabilu polimorfismu var runāt tikai tad, ja vienā populācijā vienmēr kopīgi parādās vismaz divi skaidri atšķirami fenotipi, piemēram, pa labi vai pa kreisi savita čaula vēderkāju gliemjiem;

melni, bruņurupuča krāsas vai rūsgani kaķi; augi ar baltiem vai sārtiem ziediem.

Bet kā rodas kvantitatīvās pazīmes ar nepārtrauktu mainību? K. Mazers un viņa skola pierādīja, ka arī kvantitatīvās pazīmes ir iedzimtas un novērotā mainība daļēji rodas vides ietekmē, bet daļēji tā ir ģenētiski nosacīta. Ģenētiskā mainība savukārt rodas tādēļ, ka katru kvantitatīvo pazīmi nosaka vairāki gēni un atsevišķiem gēniem ir pozitīva vai negatīva ietekme. Šeit ir runa par poligēnu iedzimšanas procesu kvantitatīvām pazīmēm pretstatā oligogēnu determinētām morfoloģiskām vai bioloģiskām atšķirībām. Individī, kuriem poligēnu sistēmā pārsvarā ir pozitīvas alēles, uzrāda dotajai pazīmei augstus skaitliskos rādītājus, bet indivīdi, kuriem galvenokārt ir negatīvas darbības alēles, uzrāda zemu kvantitatīvo pazīmes rādītājus. Sakarā ar gadījuma rakstura kombinācijām no poligēnu sistēmas dažādo gēnu pozitīvām un negatīvām alēlēm to darbības rezultātā veidojas variantu nepārtraukta mainība, normālā sadalījuma likne. Ģenētiskās informācijas līmenī tas savukārt nozīmē, ka poligēnu sistēmas gēniem ir vairāk nekā viena alēle. Tātad ģenētiskais polimorfisms pamatojas uz alēlismu vienā vai ļoti nedaudzos lokusos, bet kvantitatīvo pazīmju ģenētiskā mainība vienmēr ir izskaidrojama ar alēlismu daudzos lokusos.

No teiktā kļūst skaidrs, ka dažos gadījumos pāreja no polimorfisma uz kvantitatīvo mainību ir pakāpeniska un ka daudzi novērojumi par polimorfām pazīmēm bieži ir attiecināmi arī uz kvantitatīvām pazīmēm, un otrādi.

10. Imūnģenētika

Imūnģenētika izveidojās uz klasiskās ģenētikas un imunoloģisko metožu sintēzes pamata. Tā ir zinātne, kas pēta organisma imūnsistēmu attīstību un ģenētisko determināciju — imūnspecifisko antigēnu iedzimšanas likumsakarības un imunoloģisko atbildes reakciju ģenētiskos mehānismus. Terminu «imūnģenētika» ierosināja lietot M. Irvins 1936. gadā, izklāstot savus pētījumus ar baložu hibrīdu eritrocītu antigēniem. Vēlāk šo terminu attiecināja arī uz citām iedzimstošām antigēnu sistēmām. Pētot antigēnu (organismam svešu šūnu un vielu) noteikšanas un izslēgšanas mehānismus, imūnģenētika sadalījās vairākās nozarēs. To pētījumi aptver 1) eritrocītu antigēnus vai asins grupas, 2) asins seruma, piena, olu un citu olbaltumvielu polimorfismu, 3) imūnās atbildes reakcijas kontroli, 4) mātes un augļa nesaderību, 5) transplantācijas imunitāti un toleranci; 6) imūndeficītu un homeostāzi u. c. Tādējādi no neļelas nozares, kas sākumā pētīja asins grupu iedzimtību, imūnģe-

nētika šodien kļuvusi par patstāvīgu zinātni, kura veicina visas imunoloģijas attīstību.

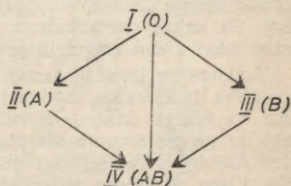
Sīkāk apskatīsim tās imūnģenētikas nozares, kurām jau šodien ir liela nozīme zootehnikā un veterinārijā.

10.1. ASINS GRUPU IMŪNĢENĒTIKA

10.1.1. Asins grupu atklāšana

K. Landšteiners 1900. gadā atklāja cilvēka asins antigēnās atšķirības, t. i., A, B un 0 asins tipus, bet J. Janskijs 1907. gadā aprakstīja retāk sastopamo AB asins tipu, tātad atklāja I, II, III un IV asins grupu.

Cilvēkiem ar 0(I) asins grupu eritrocītos nav antigēnu (aglutinogēnu), bet serumā ir α un β anti vielas (aglutinīni) pret 2 veidu antigēniem — A un B. Sajaucot šo serumu ar A vai B asins grupas eritrocītiem, notiek to salipšana (aglutinācija) un veidojas receklis. 0 grupas asinis var pārliet cilvēkam ar jebkuru asins grupu.



59. att. Asins grupu saderība cilvēkiem.

Cilvēkiem ar A(II) asins grupu eritrocītos ir A antigēni un serumā β anti vielas (pret B antigēniem).

Cilvēkiem ar B(III) asins grupu eritrocītos ir B antigēni un serumā α anti vielas (pret A antigēniem).

Cilvēkiem ar AB(IV) asins grupu eritrocītos ir A un B antigēni, bet serumā nav anti vielu.

Asinis pārlejot, obligāti jāzina donora un recipienta asins grupas (59. att.).

F. Bernšteins 1925. gadā nopamatoja to, ka A, B un 0 sistēmas eritrocītu antigēnās īpašības nosaka 1 gēna trīs alēļu (I^0 , I^A un I^B) dažādi kompaundi (multiplās alēles). Katram individam var būt tikai divas šīs alēles. Iedzimtās asins grupas eritrocītu antigēni dzīves

20. tabula

Cilvēka asins grupu iedzimšana

Asins grupas	Antigēni	Genotipi	Anti vielas (fenotipi)
I	0	$I^0 I^0$	α un β
II	A	$I^A I^A$ vai $I^A I^0$	β
III	B	$I^B I^B$ vai $I^B I^0$	α
IV	A un B	$I^A I^B$	Nav

laikā nemainās. Dotās sistēmas genotipu un fenotipu apraksts sniegts 20. tabulā.

10.1.2. Asins grupu noteikšana

Imūnbioloģijā visas vielas, kas izraisa organismā specifisko vielu veidošanos, sauc par antigēniem, bet sintezēto produktu — par antivielu. Organisma spēja pazīt iekļuvušās olbaltumvielas un sintezēt pret tām antivielas ir ģenētiski nosacīta, tādēļ imūnģenētika plaši pēta olbaltumvielu ģenētisko polimorfismu jeb iedzimtās individu atšķirības pēc olbaltumvielu uzbūves. Kā cilvēkam, tā arī visiem lauksaimniecības dzīvniekiem un putniem jau atrasti antigēni un dabiskās antivielas asinīs.

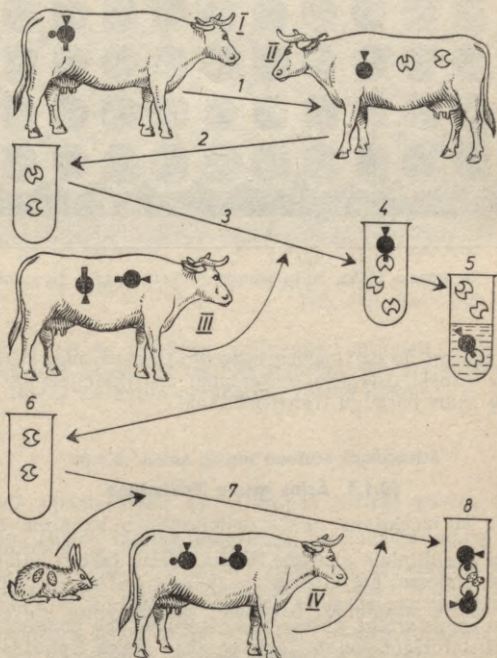
Asins tipu jeb grupu noteikšana pamatojas uz eritrocītu apvalka olbaltumvielu dažādību (polimorfismu). Šim vajadzībām laikus gatavo un uzkrāj monovalentus asins serumus — *testserumus*, kas satur tikai vienu antivielu pret noteiktu olbaltumvielu.

Testserumu izgatavošanas process ir ļoti darbietilpīgs un ilgstošs; atsevišķa testseruma ieguve ilgst līdz diviem mēnešiem. Šim nolūkam vajadzīgs donoru dzīvnieku ganāmpulks, labi iekārtota laboratorija un testserumu starptautiskais komplekts izgatavoto serumu identifikācijai. Testserumu gatavošanas tehnoloģija parādīta 60. attēlā. Viena dzīvnieka eritrocītus noskalo un injicē citam dzīvniekam, kamēr tā asinīs izveidojas liela antivielu koncentrācija. Pēc tam no donora dzīvnieka noņem asinis un ar absorbciju serumu atbrīvo no citām antivielām, iegūstot monovalentu serumu ar noteiktu antivielu. Piemēram (60. att.), govys *I* eritrocītus, kuriem ir trīs antigēni — A, B un C, ievada govij *II*, kuras eritrocītiem ir antigēns A. Rezultātā govij *II* sintezējas antivielas pret antigēniem B un C. Šis govys asins serumam pievienojot govys *III* eritrocītus, kuriem ir antigēns C, no seruma absorbējas anti-*C* anti-*C* kompleksu. Maisījumu centrifugējot un atdalot eritrocītus, iegūst serumu ar antivielu B. Šo serumu savukārt salīdzina ar starptautisko paraugu pēc kāda dzīvnieka asins identiskas imūnreakcijas.

Asins grupu noteikšanai no attiecīga dzīvnieka ņem 5...10 ml asins paraugu, kuru var glabāt termostatā. Laboratorijās lieto īpašas plātnes ar iedobumiem 6 rindās, katrā rindā pa 10 iedobumiem. Plātnes malā iespiests iedobuma šifrs ar burtiem un skaitļiem (61. att.). Iedobumos iepilda 2...3 pilienus asins parauga ar eritrocītiem, pievieno 1...2 pilienus svaiga truša asins seruma (komplementu reakcijas paastrināšanai) un ricībā esošos testserumus pa 2 pilieniem attiecīgos iedobumos. Cilvēka, cūku un vistu asins grupu noteikšanai izmanto eritrocītu aglutināciju (salipināšanu), kura norisinās samērā ātri, bet govīm ātrāk var noteikt eritrocītu noārdīšanos jeb hemolīzi. Plātnes ar govju asins paraugiem novieto siltā termostatā (57°C) un pēc 12 un 18 stundām nolasa rezultātus. Iedobumos, kur notikusi hemolīze, t. i., pozitīva reakcija (+), dzīvnieku asinis satur attiecīgo antigēnu, bet kur nenotiek hemolīze,

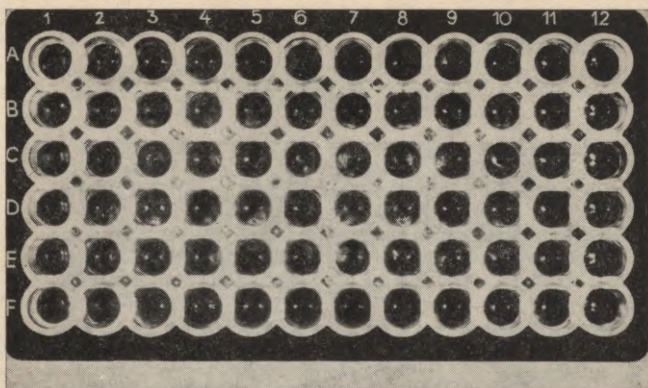
tā tad reakcija ir negatīva (-), dzīvniekiem nav attiecīga antigēna. Nolasītos rezultātus reģistrē dzīvnieka kartītē.

Labi iekārtotās laboratorijās pieredzējis laborants spēj vienā dienā noteikt asins grupas līdz 500 dzīvniekiem. Protams, fiziski



- Eritrocīti
- ▼ Eritrocīti ar antigēnu A
- Eritrocīti ar antigēnu B
- ▲ Eritrocīti ar antigēnu C
- ⊂ Antivielas pret antigēnu B
- ⊃ Antivielas pret antigēnu C
- ⊕ Komplements truša asins serumā

60. att. Imūno serumu gatavošanas process. (Paskaidrojumi tekstā.)



61. att. Plastmasas plātne ar iedobumiem dzīvnieku asins tipu noteikšanai.

grūtāk ir noņemt no dzīvniekiem attiecīgo asins paraugu skaitu, nepieciešami palīgspēki dzīvnieku noķeršanai un fiksācijai, kā arī vajadzīgs laiks asins paraugu transportēšanai.

10.1.3. Asins grupu iedzimšana

Asins grupu iedzimšanu determinē vairāki lokusi, no kuriem daļai pastāv multiplais alēlisms. Viena lokusa faktori (alēļu sērija) veido asins sistēmu, bet atsevišķais faktors (alēle) — asins grupu. Individā asins grupu apraksts vairākās sistēmās ir tā asins tips. Alēlo gēnu mijiedarbībā pastāv kodominēšana jeb dominēšanas trūkums, un heterozigotiskajam īpatnim abas alēles izpaužas fenotipā (tam ir abas antivielas). Dažkārt asins tipu raksturo faktoru grupa (2, 3 un vairāk) noteiktās kombinācijās — kompaundā. Piemēram, govīm ir *B*, *G* un *K* faktori, kuri sastopas dažādos kompaundos — *B*, *G*, *BG* un *BGK*, bet daļai dzīvnieku tie var arī nebūt. Sādas eritrocītu antigēnu kombinācijas sauc par fenogrupām, piemēram, BO_1Y_2D' , C_1EWX_2 . Pēc jaunākām atziņām, notiek dažu lokusu saistītā iedzimšana. Izklāstītās iedzimšanas likumsakarības izskaidro asins grupu kombinatīvo mainību, t. i., kāpēc dotās sugas īpatņi ir atšķirīgi pēc asins tipiem.

Eritrocītu antigēnu kombināciju kopskaits pārsniedz attiecīgās dzīvnieku sugas īpatņu kopskaitu visā pasaulē. Ilggadēju pētījumu rezultātā dzīvniekiem un cilvēkam noskaidrots asins grupu (alēļu) un asins sistēmu (lokusu) kopskaits, kas parādīts 21. tabulā.

Asins antigēnu skaits, to noteikšanas metodes
un asins grupu sistēmas

Cilvēks un dzīvnieki	Anti- gēnu skaits	Noteikšanas metode	Sistēmu (lokusu) skaits	Fenotipu sistēmas un fenotipu skaits (iekavās)
Cilvēks	70	Aglutinācija	13	ABO(9), MN(3), S(2), D(4), C(3), E(2), Le(4), K(2), Fy(2), Lu(4), P(2), Ik(2), Tj(2)
Govis	80	Hemolīze	12	A(10), B(500+), C(70+), F-V(5), J(4+), L(2), M(3), N(2), S(8), Z(3), R-S(3), T(2)
Aitas	50	Hemolīze	7	A(2), B(60+), C(3), D(2), M(4), R(2), J(2), X-Z(2)
Cūkas	60	Aglutinācija	15	A(2), B(2), C(2), D(2), E(13), F(3), G(2), H(6), I(2), J(3), K(5), L(6), M(9), N(3), O(2), S(2)
Zirgi	20	Hemolīze	8	A(5), C(2), D(6), K(2), P(3), O(6), T(2), U(2)
Vistas	30	Aglutinācija	11	A(2), B(2), E(6), F(2), G(2), H(3), I(2), J(2), K(4), L(3), M(2)

Cilvēkam arī ir vairākas eritrocītu antigēnu sistēmas. Tās ietekmē ne vien asins pārļiešanas iespējas, bet arī pārstādīto audu saderību, mātes un augļa nesaderību (rēzus faktors).

10.1.4. Asins grupu nozīme lopkopībā

Sākumā visintensīvāk asins grupas pētītas govīm, jo tām ir vislielākā antigēnu daudzveidība. Vēlāk analogiski ir pētītas citu lauksaimniecības dzīvnieku asins grupas.

Govīm B sistēmā (lokusā) ir vairāk par 500 dažādu alēļu fenotipisko kompaundu. Pašlaik domā, ka šī lokusa faktori katrs determinē vairākus antigēnus kā ģenētisku kompleksu. Droši vien lokusam ir sublokusu sērija un katrs no tiem nosaka antigēnu. Sublokuss darbojas kā iedzimtības vienība, bet periodiski tajā rodas pa krustmijai jeb rekombinācijai.

Asins grupu pētījumiem dzīvnieku populācijās ir gan teorētiska (izzināšanas), gan praktiska nozīme.

Zinātniski teorētiskos pētījumos pēc asins grupām var noskaidrot populāciju ģenētisko struktūru (attiecīgo alēļu frekvenci populācijas locekļiem) un tās pārmaiņas paaudžu mijā. Var nopamatot vairākos lokusos heterozigotisko īpatņu selektīvo priekšrocību, t. i., sabalansēto polimorfismu. Iespējams arī noskaidrot kādas alēles selektīvās priekšrocības ontogēnēzes agrīnos posmos, bet citas alēles priekšrocības vēlākos posmos, kas apstiprina dabiskās izlases atšķirīgos virzienus. Bez tam var pētīt ģenētisko dreifu un mutāciju procesu populācijās.

Asins grupu praktiskā izmantošana ir visai daudzpusīga. Tās izmanto dzīvnieku identifikācijai, izcelsmes ieraksta pareizības kontrolei ar ģenētisko ekspertīzi, diviņu diferencēšanai un frimartīnu noteikšanai govkopībā, šķirņu vai ciltsliniju kopīgas izcelsmes un radniecības noskaidrošanai, populāciju ģenētiskās struktūras pārmaiņu analīzei. Arī pāru atlasī un agrīno izlasi veic, vadoties no asins grupu un dzīvnieku produktīvo vai reproduktīvo īpašību un rezistences korelācijām.

Dzīvnieku identifikācija. Jaundzīvniekam konstatētās asins grupas neizmainās līdz ar vecumu un fizioloģiskā stāvokļa vai vides faktoru ietekmē. Tādēļ asins tipu apraksts ciltskartītē ir reizē dzīvnieka pase un pēc asins eritrocītu analīzes ekspertīze var identificēt dzīvnieku.

Izcelsmes ierakstu pareizības kontrole. Pēdējos gadu desmitos pēc asins grupām plaši veikta ģenētiskā ekspertīze, nosakot, vai pareizi ciltsrakstos reģistrēts dzīvnieka tēvs un māte. Kolhozos un sovhozos konstatēti 5...25% gadījumu, kad teļam vai sivēnam nepareizi reģistrēts tēvs, un līdz 3...5% gadījumu, kad nepareizi reģistrēta māte. Dažkārt tam var būt objektīvs iemesls, bet lielākoties kļūdainie ieraksti radušies paviršības dēļ. Objektīvs ir iemesls, ja govs apsēklošanai divās vai vairākās atkārtotās meklēšanās reizēs izmantota dažādu vaislinieku sperma. Grūsnības ilgums atsevišķām govīm var svārstīties no 266 līdz 294 dienām, bet vidējais ilgums ir 282 dienas. Arī govju atkārtotās meklēšanās starplaiks ir svārstīgs (16...27 dienas). Šādos gadījumos būtu apšaubāmi iereģistrēt pēcnācēja tēvu, vadoties no vidējā grūsnības ilguma un pēdējās apsēklošanas datuma. Precizēšanai būtu vajadzīga ģenētiska ekspertīze jeb asins tipu noteikšana. Bet jāatceras, ka īsto tēvu var noskaidrot tikai tad, ja ir zināms, ar kādu konkrētu vaislinieku spermu govs apsēklotā. Jāizslēdz tie vaislinieki, kuru alēles nesakrīt ar teļa asins tiptiem. Piemēram, konstatētie asins tipi:

Teļam	B O ₁ Q T E' ₃ K'/A'	C ₂ R ₂ WX ₂	F/F R'
Mātei		Y ₂ /A'	F/F —
Bullim Nr. 1	B O ₁ Q T E' ₃ K'	R ₂ WX ₂	F/F ZR'
Bullim Nr. 2	'B O ₁ J' O'	C ₂ R ₂ W	F/F Z

Salīdzinot teļa alēļu grupas ar iespējamo tēvu alēļu grupām, redzams, ka bullis Nr. 2 nevar būt teļa tēvs, jo B sistēmā ir būtiskas atšķirības, turpretī bulla Nr. 1 asins tipi labi sakrīt ar teļa asins tiptiem, un to var uzskatīt par tēvu. Analogiski, sivēnmātes apsēklojot ar 2 vai 3 kuīļu jauktu spermu, var noteikt sivēnu izcelsmi no tēva puses un noskaidrot sivēnmātes labāku saderību ar konkrētu kuīli pēc pēcnācēju labuma. Protams, šāda ekspertīze atrisina šaubīgus ierakstus tikai 85% gadījumu, drošākam spriedumam jāizmanto vēl asins seruma olbaltumvielu polimorfās sistēmas (transferīni u. c.). Šim darbam ir milzīga nozīme, jo dzīvnieku ciltsrakstos nepareizi vecāku ieraksti var nodarīt ciltsdarbam lielu postu, novedot pie ļoti tuvradnieciskas pārošanas depresijām, vaislinieku kļūdainas ciltsvērtības noteikšanas pēc pierakstītām «svešām» meitām, ciltsli-

niju un ģimeņu veidošanas grūtībām utt. Līdz ar to ir nepieciešams noteikt asins tipus visiem vaisliniekiem, kurus izmanto lauksaimniecības dzīvnieku mākslīgās apsēklošanas stacijās un daļēji arī potenciālām bulļu mātēm.

Iespēja noskaidrot nepareizus izcelsmes ierakstus ciltsdokumentos pēc citām polimorfām īpašībām ir atkarīga no iedzimšanas tipa (dominanta vai recesīva, kodominanta), no attiecīgo gēnu frekvences populācijā un, dabiski, no tā, kā formulē jautājumu. Piemēram, lauksaimniecības dzīvniekiem biežāk apšauba tēvu reģistrācijas pareizību. Ja kāda govju šķirne pēc dotās pazīmes ir vientipiska (homogēna), tad jau pēc dažu morfoloģisko pazīmju parādīšanās var secināt par izcelsmes ierakstu pareizību. Jāapšauba, vai sarkanraibo govju ganāmpulkā būtu dzimis melnraibais teļš pēc pārošanas ar sarkanraibu bulli. Analogiski var apšaubīt tolas teles dzimšanu no ragainiem vecākiem. Līdzīgi šaubas var izteikt pēc transferīnu tiem, piemēram, teļam ar transferīnu tipu EE nevar būt par tēvu bullis ar transferīnu tipu AA, AD vai DD. Pēc viena alēļu pāra varbūtība izslēgt nepareizu tēvu sastāda q^4p . Piemēram, M asins grupas frekvence $p_m=0,2$ un $q=0,8$, tādēļ pareiza slēdziena varbūtība sastāda tikai $0,08 (=0,8^4 \cdot 0,2)$.

A. Džemiesons (1965) ierosināja slēdziena pareizību noteikšanai pēc vairākām alēlēm izmantot šādu formulu:

$$p = \sum_i p_i(1-p_i^2) - \sum_{i>j} (p_i p_j)^2 [4-3(p_i+p_j)].$$

Piemēram, ja frekvence lokusam $p_1=0,10$, $p_2=0,30$, tad varbūtība pēc divām asins sistēmām būs $p=p_1+p_2-p_1p_2=0,10+0,30-(0,10 \cdot 0,30)=0,37$. Līdz ar to pareiza slēdziena varbūtības paaugstināšanai ieteicams ģenētisko ekspertīzi veikt pēc 10...12 lokusiem, saņiedzot varbūtības līmeni 80...90%.

Ja ekspertīzi veic sakarā ar bulļa novērtēšanu pēc meitu kvalitātes, tad pēcnācēju grupā no n dzīvniekiem, kurā n' īpatņu nav bulļa meitas, vaislinieka ciltsvērtības noteikšanas precizitāte (atkārtojamība) samazinās attiecīgi par lielumu $\frac{n'h/2}{[n+n'(n'-1)r]^{1/2}}$, kur h — pazīmes iedzimstamības koeficienta kvadrātsakne, bet r — atkārtotamības koeficients.

Piemēram, ja bulļa meitu grupā $n=50$ pierakstīti 5 «sveši» īpatņi jeb 10%, tad novērtējuma precizitāte samazināsies no 0,88 uz 0,85, bet, atrodot 20% «svešu» īpatņu, tā samazināsies līdz 0,82. No šī piemēra var redzēt, ka neliela skaita meitu tēvu reģistrācijas kļūdas tikai daļēji samazina to novērtējuma precizitāti. Novērtējot bulļa ciltsvērtību pēc pazīmes ar zemāku iedzimstamību ($h^2 < 0,2$), šī precizitāte var samazināties daudz vairāk. Vaislas bulļus novērtējot pēc meitu labuma, šāda ekspertīze vajadzīga tikai apšaubāmās situācijās, jo masveida noteikšana nav iespējama ne fiziski un tehniski, ne arī ekonomiski. Lai izskaustu kļūdainos ierakstus, jānovērs darba paviršība un jāprasa atbildība.



62. att. Dvīņu kopējās asinsrites shēma un frimartīnu telišu veidošanās (pēc Lūlija).

Dvīņu diferencēšana. Govīm var dzimt dvīņi, kas izveidojas no vienas olšūnas vai no dažādām olšūnām. Vienas olšūnas dvīņi ir ģenētiski identiski, vienāda dzimuma un ar vienādiem asins tiem (to apstiprina ekspertīze). Sos dvīņus cenšas izmantot zinātniskos pētījumos par vides faktoru ietekmi uz konkrētu pazīmju mainību un attīstību. Dažādu olšūnu dvīņi pēc būtības ir brāļi un māsas un nedaudz atšķiras ģenētiski, tādēļ tiem nav tādas priekšrocības zinātniskos izmēģinājumos. Taču govīm var piedzimt dažāda dzimuma dvīņi — telīte un bullītis. Praksē konstatēts, ka 80% šādu telišu paliek neauglīgas jeb frimartīnas un tās nevaļaj audzēt vaislai. Tomēr no augsttražīgām govīm būtu vēlams saglabāt un izaudzēt vaislai tos 20% telišu, kuŗām var būt normāla auglība. Sīs telītes var noskaidrot ar asins tipu ekspertīzi abiem dvīņiem. Ja asins tipi sakrīt, tad tele ir frimartīna, ja tie nesakrīt, auglība būs normāla.

Frimartīnas teles rodas tādos gadījumos, kad dvīņu augļiem izveidojas asinsvadu anastomozes (saaugumi) un daļēji — kopīga asinsrite (62. att.). Sajaucoties eritrocītiem (mozaicisms), vienādas kļūst arī asins grupas. Taču bullītim apmēram 2...3 nedēļas agrāk nekā telītei sāk funkcionēt dzimumdziedzeri, izdalot asinīs vīrišķos hormonus. Vīrišķie hormoni nonāk telītes asinsritē un aizkavē sievišķo dzimumorgānu normālu attīstību: rodas olnīcu hipoplāzija, olvadu vai dzemdes nepietiekama attīstība un dažkārt pat maksts nenormāla attīstība.

Bullīši turpretī praktiski necieš, dzimstot dvīņos ar telīti, un tiem saglabājas normālas dzimumfunkcijas, lai gan atsevišķos gadījumos novērots vāji izteikts dzimuma dimorfisms.

Ģenētisko radniecību starp dažādām šķirnēm un ciltslinijām nosaka pēc noteikto asins grupu frekvences pētāmo dzīvnieku populācijās.

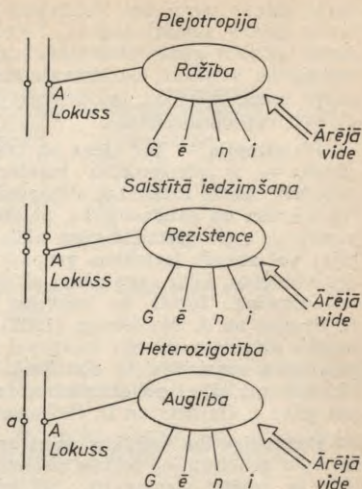
Asins grupu frekvence plaši variē dažādām dzīvnieku šķirnēm un tiem vai linijām. Katru gadu parādās publikācijas par dažādu šķirņu ģenētisko struktūru, kas apstiprina to savstarpējo ģenētisko līdzību un atšķirības, resp., iespējamo radniecību pēc izcelšanās. Tā A. Neimanis-Sorensens noskaidroja, ka Dānijas sarkano govju

šķirnei no tai raksturīgām B sistēmas alēlēm 78% nav sastopamas Džersejas govīm. Turpretī Džersejas govīm piemītošo B sistēmas antigēnu 85% nav Dānijas sarkanajām govīm, resp., šķirnes nav radniecīgas pēc izcelsmes. Analogisku spriedumu var izdarīt, pētot vienas un tās pašas šķirnes dažādu ciltsliniju radniecību. Ar radniecīgu pārošanu parasti palielinās homozigotība, un to var izsekot pēc asins grupu lokusiem. Tomēr jaunākos pētījumos noskaidrots, ka heterozigotisko lokusu skaits asins antigēnos nesamazinās proporcionāli inbrīdīngā koeficienta lielumam, kuru aprēķina pēc S. Raita formulas.

Atsevišķos pētījumos izdevies izsekot dažu asins grupu iedzimšanai paaudžu virknē, un šīs asins grupas kļuvušas par iezīmētājgēniem (kuru lokalizācija hromosomā ir noskaidrota), kas apstiprina dzīvnieku piederību dotai ciltslinijai. Tas vērojams biežāk tad, kad līnijas ciltstēvi ir homozigotiski. Turpretī no heterozigotiskajiem tēviem pētāmā asins grupa sastopama tikai nelielai daļai pēcnācēju.

Asins grupu korelācijas ar saimnieciskām pazīmēm. Jau drīz pēc pirmajiem imūngenētiskajiem pētījumiem radās cerība, ka varēs atrast tiešu un ātru paņēmieni dzīvnieku ražotspējas dotību noteikšanai. Šādu sakarību teorētiski var nopamatot ar plejotropiju, saistīto iedzimšanu vai heterozigotību, kur asins grupu gēni ir iezīmētājgēni dzīvnieku izlasē (63. att.). Tādiem iezīmētājgēniem varētu būt lielāka nozīme izlasē pēc pazīmēm ar zemu iedzimstamību vai ar dzimuma ierobežotām īpašībām (piena, olu ražība u. c.). Priekšrocība izlases darbā būtu radniecīgu dzīvnieku (sibu, pussibu) informācijai. Iezīmētājgēnus varētu izmantot agrīnajā vecumā (pēc 6 mēnešu vecuma), paaugstinot izlases intensitāti, pie tam ar mazākām izmaksām nekā saimniecisko īpašību regulārai noteikšanai un uzskaites kārtošana.

Saistītā iedzimšana atšķiras no plejotropijas ar to, ka dažādās dzīvnieku ģealoģiskās grupās (šķirnēs, līnijās vai ģimenēs) ar ražību korelē dažādas asins grupu alēles un atšķirīgi. Tā, piemēram A. Neimanis-Sorensens un A. Robertsons konstatēja, ka asins grupa BO_1Y_1D' Skandināvijas govju šķirnēm korelē ar augstāku



63. att. Asins grupu un saimnieciski nozīmīgo pazīmju sakarības hipotēzes (pēc Johansona).

tauku saturu pienā, bet Holšteinas-Frīzijas govīm turpreti ar piena tauku satura samazināšanos. Taču jāatceras, ka mežozē periodiski notiek saistīto gēnu rekombinācijas. Līdz ar to prognozes pēc iezīmētājgēnu saistītās iedzimšanas nav drošas. Ja neievēro saistības grupu rekombinācijas, tad iezīmētājgēna un pazīmes sakarību nevar atšķirt no plejotropijas.

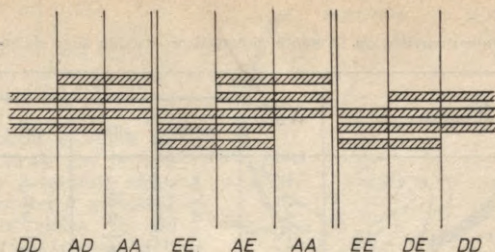
Plejotropija — kad viens un tas pats gēns ietekmē dažādas pazīmes, — ir piemērotāka korelācijas noskaidrošanai starp tām pazīmēm, kuras determinē oligogēni, piemēram, starp ūdeļu apmatojuma krāsu un daudzauglību, pelēko karakulaitu krāsu un jēru timpanītu u. c. Ja iezīmētājgēna alēles ietekmē ražību tieši (plejotropija) vai netieši (saistības grupas), tad, selekcionējot līnijas dažādos virzienos, būtu sagaidāma attiecīgās asins grupu gēnu frekvences izmaiņa. Tomēr šo frekvenci var izmainīt arī dreifs. Taču R. Brauns un A. Nordskogs (1962), selekcionējot 2 vistu līnijas uz lielāku dzīvmasu un olu masu vai arī pretējā virzienā, pēc četrām paaudzēm konstatēja, ka abu līniju asins grupu alēļu frekvence palika līdzīga, tātad plejotropiskas darbības nebija. Analogiskas atziņas guva I. Garnets un D. Falkoners (1975) pētījumos ar pelēm.

Heterozigotība vairākos asins antigēnu lokusus var daļēji raksturot visu genotipu jeb lokusu sistēmu, ja tie ir pietiekami reprezentatīvi. Ja, izpētot vismaz 10...12 lokusus, 30...40% no tiem atrod heterozigotiskā stāvoklī, tad ar šādiem datiem varētu raksturot atsevišķas šķirnes vai līnijas heterozigotības pakāpi visā genotipā. Kā ziņo R. Grūns un H. Dinklage (1971) Rietumvācijā, 5 cūku šķirnēm heterozigotības pakāpe svārstījās no 29 līdz 42% un atbilstoši tam pastāvēja lielāka daudzauglība (heteroze). Līdzīgi var izmantot iezīmētājgēnus heterozigotības noteikšanai polimorfās sistēmās tad, kad veic dažādu šķirņu vai līniju krustošanu un grib kontrolēt izmantoto partneru alēļu īpatsvaru krustojuma pēcnācējos.

Pēdējos trīsdesmit gados veiktie plašie pētījumi par asins grupu un dzīvnieku produktivitātes sakarību deva pretrunīgus rezultātus. Pagaidām asins grupas var izmantot droši tikai izcelsmes pārbaudei un kā palīg līdzekli agrīnajā izlasē blakus izcelsmes informācijai par vecāku produktivitāti.

10.2. OLBALTUMVIELU UN FERMENTU POLIMORFISMS

Fizikālajā biokīmijā dažādas olbaltumvielas sadala frakcijās ar elektroforēzi cietes gelā vai poliamīdakrilā, izmantojot augstsprieguma līdzstrāvu. Tā asins seruma globulīnu plūdes rezultātā izdala vairākas frakcijas: albumīni, α globulīni, β globulīni (transferrīni), ceruloplazmīni, γ globulīni. Tos ģenētiski determinē autosomu kodominantie gēni ar vienkāršo un multiplo alēlismu, kas populāciju locekļos parādās daudzveidīgās kombinācijās. Piemēram, transferīnus kodē AA, DD un EE lokusi, parādoties dažādās iespējamās kombinācijās (64. att.).



64. att. Govju asins seruma transferīnu elektroforēze cietes gelā.

G. Aštons (1958) pētījumos konstatēja Lielbritānijas govju savstarpējās šķirņu atšķirības pēc transferīnu tipu sastopamības to populācijās (22. tabula).

Arī citām lauksaimniecības dzīvnieku sugām jau noskaidrots transferīnu tipu skaits: aītām tie ir 10, cūkām — 4, zirgiem — 7, vistām — 3 (*a, b un ab*).

Transferīnu tipus izmanto analogiski asins eritrocitārajiem antiģēniem, galvenokārt kā palīglīdzekli, lai drošāk varētu izmantot asins grupas izcelsmes ierakstu pareizības kontrolē, šķirņu un ciltsliniju savstarpējās ģenētiskās līdzības noskaidrošanā vai arī meklējot transferīnu tipu sakarības ar produktivitāti, rezistenci un auglību dzīvnieku selekcijā.

Vissavienības Dzīvnieku audzēšanas un ģenētikas institūtā L. Zebrovskis, T. Pavļučenko u. c. plaši pētījuši govju piena olbaltumvielu frakcijas. Daudz pētījumu veikts par olu baltuma, izofermentu, hemoglobīna polimorfismu. To ģenētiskā determinācija ir analogiska un atspoguļota 23. un 24. tabulā.

22. tabula

Transferīna alēļu frekvence dažādām govju šķirnēm Anglijā

Govju šķirnes	Alēles		
	A	D	E
Frīzijas	0,490	0,470	0,040
Sorthorņu	0,606	0,366	0,028
Herefordas	0,409	0,576	0,015
Airširas	0,253	0,642	0,105
Aberdinangusu	0,684	0,198	0,118
Gernsejas	0,527	0,473	—
Džersejas	0,681	0,319	—

Asins olbaltumvielu un fermentu polimorfisms dažādu sugu dzīvniekiem

Olbaltumvielas	Lokusu simboli	Alēlu skaits			
		govīm	aitām	cūkām	zirgiem
Hemoglobīns	Hb	5	3	—	2
Prealbumīns	Pr	—	3	2	4
Albumīns	Al	3	2	3	2
Postalbumīns	Pa	2	—	—	2
Transferīns	Tt	8	10	4	7
Ceruloplazmīns	Cp	3	—	2	—
Hemopeksīns	Hp	—	6	—	—
Sārmainā fosfatāze	F	2	2	2	—
Amilāze	Am	3	—	4	—
Karboanhidrāze	Ca	2	2	—	6
Seruma esterāze	Es	—	2	5	6
Imūnglobulīns	IgG	2	—	2	—

24. tabula

Piena olbaltumvielu polimorfisms dažādu sugu dzīvniekiem

Olbaltumvielas	Lokusu simboli	Alēlu skaits		
		govīm	cūkām	aitām
β laktoglobulīns	Lg	5	2	—
α laktoglobulīns	α Lg	2	—	—
α ₁ kazeīns	α S ₁ Cn	3	—	(2)
β kazeīns	β Cn	7	—	(2)
γ kazeīns	K-Cn	2	—	—

Tabulās atzīmēto olbaltumvielu polimorfās sistēmas izmanto analoģiski asins grupām gan teorētiskos pētījumos par populāciju ģenētisko struktūru, gan praktiskos nolūkos selekcijas darbā papildus tradicionālajām izlases metodēm. Jaunākos pētījumos konstatēts, ka pēc ilgstoša un cieša inbrīdīga populācijās tomēr saglabājas liela heterozigotība, kura nodrošina populāciju pielāgošanos dažādiem vides apstākļiem. Tātad populācijās pastāv sabalansēts ģenētiskais polimorfisms un bieži novērota heterozigotu selektīvā priekšrocība — labāka izdzīvotība.

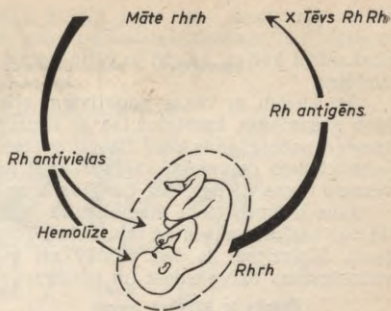
10.3. MĀTES UN AUGĻA IMUNOLOĢISKĀ NESADERĪBA, JAUNDZIMUŠO HEMOLĪTISKĀ ANĒMIJA

No eritrocitārajiem antigēniem īpaša loma ir rēzus faktoram (*Rh*), kuru sākumā atklāja K. Landšteiners pērtiķim *Macaccus rhesus*, bet vēlāk to konstatēja arī cilvēkam. *Rh* sistēmas alēlēm ir

liela antigenitāte, kura spilgti parādās jaundzimušo hemolītiskā anēmijā sakarā ar mātes un augļa nesaderību jeb konfliktu (65. att.).

Mūsdienu ģenētika uzskaita vairāk par 10 alēlēm, kas determinē rēzus antigēnus, taču visbiežāk to nosaka alēles *Cc*, *Dd* un *Ee*. Vienkāršojot, tā ir dominantā alēle *Rh* (rēzus pozitīvā) un recesīvā alēle *rh* (rēzus negatīvā). Apmēram 85% Eiropas iedzīvotāju ir rēzus pozitīvas asinis (*RhRh*, *Rhrh*), bet 15% — rēzus negatīvas asinis (*rhrh*). Augļa un mātes nesaderība var rasties tikai gadījumā, kad māte ir rēzus negatīva (*rhrh*), bet tēvs rēzus pozitīvs (*RhRh* vai *Rhrh*). Tad augļa eritrocīti, caur placentu vai dzemdību laikā nokļūstot mātes asinīs, izraisa antivielu sintēzi un ar katru nākamo grūtniecību antivielu titrs palielinās. Antivielu pret rēzus faktoru savukārt auglim izraisa eritrocītu hemolīzi un jaundzimušo mazasinību. Jaudzimušam mazasinīgam bērnam pārlej rēzus pozitīva cilvēka asinis, aizstājot nenobriedušos eritrocītus ar normāliem eritrocītiem un tā glābjot bērna dzīvību. Vēl efektīvākas ir antirēzusa imūnglobulīna injekcijas mātei pirmajās 2 dienās pēc dzemdībām.

Lauksaimniecības dzīvniekiem *Rh* antigēns nav sastopams. Tomēr analogas situācijas novēro arī lopkopībā. Cūkām parādās iedzimstošā sivēnu hemolītiskā slimība (66. att.). Antivielas izdalās ar



65. att. Rēzus faktors, mātes un augļa nesaderība.



a



b

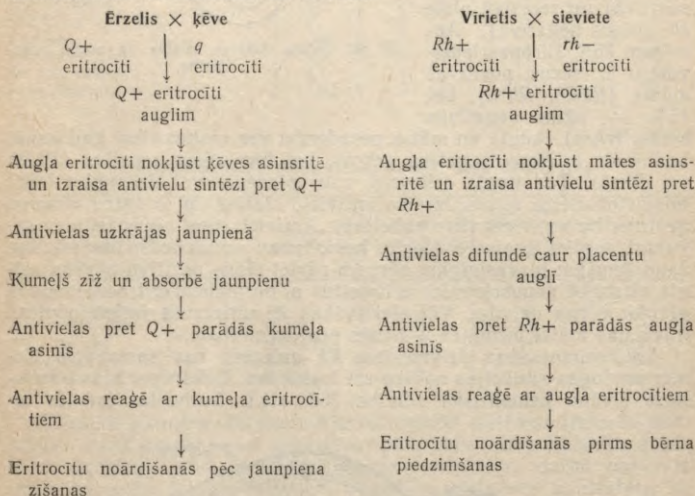
66. att. Sivēnu hemolītiskā anēmija:

a — augļa eritrocītu iekļūšana mātes asinīs caur placentu, b — no mātes asinīm antivielas nonāk jaunpienā un, sivēnam zižot, izraisa anēmiju (pēc Rendela).

mātes jaunpienu, un zīžot sivēni kļūst mazasinīgi, palielinās to krišana. Lai novērstu šo slimību, cūku populācijās selekcionāri cenšas noskaidrot kuļiņus, kas ir šo gēnu nesēji, un tos neizmanto par vaisliņkiem.

Arī ķēvēm ar rēzus negatīviem eritrocītu antigēniem pēc vairākām grūsnībām, krustojot tās ar rēzus pozitīviem ērzeļiem, novērota kumeļu nobeigšanās, kad tie zīž mātes jaunpienu. Šādos gadījumos jaundzimušo dzīvnieku saglabāšanai nedrīkst ļaut zīst mātes pienu vismaz divas dienas, bet tie jābaro ar citu māšu jaunpienu.

Jaundzimušo teļu hemolītiskā anēmija ir visai reta slimība un var rasties sakarā ar teļu vakcināciju pret anaplazmozi vai babeziozi. Jāpiezīmē, ka šeit pastāv arī būtiskas atšķirības starp lauksaimniecības dzīvniekiem un cilvēku:

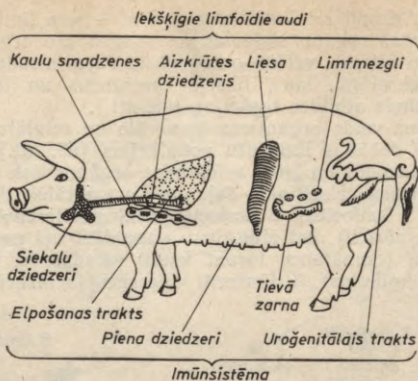


Antivielu iekļūšana caur diferencētu placentu lauksaimniecības dzīvnieku augļos ir ierobežota, bet cilvēka auglī antivielas iekļūst lielākā daudzumā. Jaundzimušie kumeļi vai sivēni saslimst tikai pēc jaunpiena lietošanas.

Mātes un augļa imunoloģisko nesaderību biologi J. Krū un M. Mortons (1960) uzskata par ģenētiskā sloga komponentu, kas samazina populācijas locekļu izdzīvotību (pielāgotību). Ģenētiskā sloga lielumu nosaka visu mutanto alēļu frekvence.

10.4. IMONĀS ATBILDES REAKCIJAS ĢENĒTISKĀ DETERMINĀCIJA

Imunoloģija ir bioloģijas zinātne par organisma aizsardzību pret visiem tam ģenētiski svešiem faktoriem (antigēniem), saglabājot



67. att. Dzīvnieku limfoīdie orgāni un audi.

homeostāzi indivīda dzīves laikā. Kā antigēni visbiežāk darbojas baktērijas, vīrusi, vienšūņi, tārpi, dažādas olbaltumvielas, polisaharīdi, hormoni, šūnas, audi, izmainīti antigēni u. c.

Jau sen novērota dažādu īpatņu nevienāda ierēmība pret vieniem un tiem pašiem infekcijas slimību izraisītājiem. To pārliecinoši apstiprināja dviņu pētījumi: monozigotiskie dviņi ievērojami biežāk slimo ar vienu un to pašu infekcijas slimību nekā dizigotiskie dviņi. Vēlāk ar homozigotisku liniju peļu hibridu pētījumiem noskaidrots, ka spēcīgas imunoloģiskās atbildes reakcijas ir autosomāli dominantas pazīmes. Šīs reakcijas ģenētiska kontrole notiek jau agrīnā ontogēnēzē un izpaužas imūnkompetentu šūnu veidošanās un diferenciācijas procesā, kā arī to mijiedarbībā ar konkrētu antigēnu. Ģenoms kontrolē šūnas receptoru raksturu, resp., šūnu virsmas makromolekulārās struktūras, ar kuru starpniecību imūnkompetentās šūnas pazīst antigēnus un notiek atbildes reakcijas.

Imūnās atbildes reakcijas veic organisma imūnsistēma, kurā ietilpst limfoīdie orgāni un audi: aizkrūtes (tīmusa) dziedzeris, liesa, limfātiskie mezgli un limfšūnas, kaulu smadzenes, perifērās asins limfocīti u. c. (67. att.). Šī sistēma izpilda visas imūnās atbildes reakcijas, resp., ģenētiski svešo substanču noteikšanu un elimināciju (izslēgšanu).

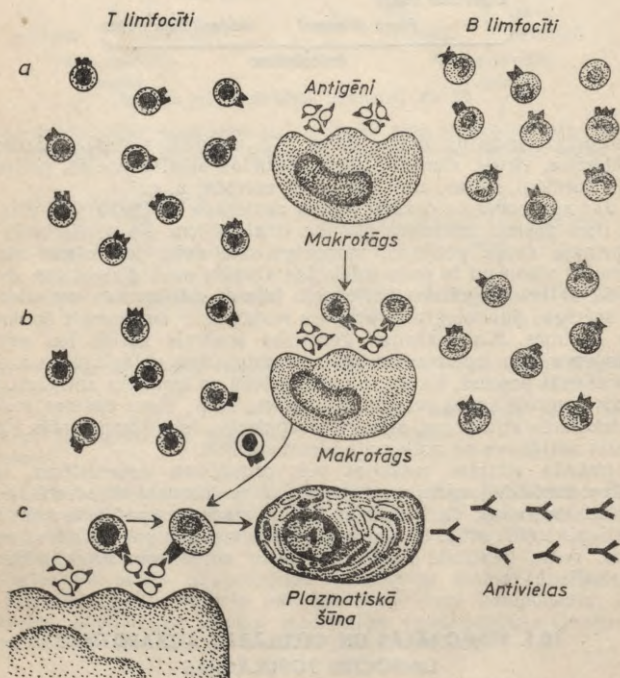
10.5. HUMORĀLĀS UN CELULĀRĀS AIZSARDZĪBAS LIMFOCĪTU POPULĀCIJAS

Limfocīti rodas un diferenciējas primārajos imūnsistēmas orgānos (*Thymus, bursa fabricii*), kuri attīstās agrīnā ontogēnēzē, bet ar dzimumgatavības iestāšanos dzīvniekiem tie pakāpeniski izzūd

(involūcija). Sekundārie limfātiskie orgāni — liesa, limfmezgli, zarnu trakta, elpošanas orgānu sistēmas un uroģenitālo orgānu sistēmas sienu mezgliņi attīstās vēlākā ontogēnēzē. Tajos atrodas daudz limfocītu un makrofāgu, kuri, fiksējot antigēnus un tos iepazīstot, nodrošina imūnās atbildes reakcijas (68. att.).

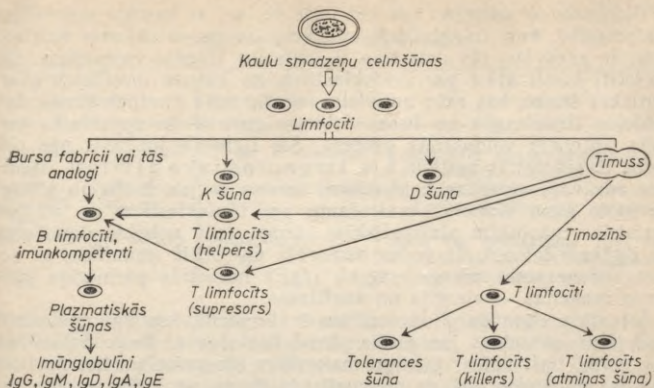
Imūnsistēma veido organisma humorālo un celulāro aizsardzību, kurā piedalās dažādas limfocītu populācijas (69. att.).

Kaulu smadzenēs un citos asinsrades orgānos tiek ražotas bazofilas nespecifiskas celmsūnas, daļa no kurām tālāk diferencējas B limfocītos un T limfocītos. B limfocīti putniem diferencējas Fabrīcijas somā (*bursa fabricii*), bet zīdītājiem pagaidām vēl nezināmos analogos orgānos (domājams, turpat kaulu smadzenēs, kā arī zarnu limfātiskajos folikulos). T limfocīti diferencējas aizkrūtes dziedzeri



68. att. Limfoīdo šūnu mijiedarbība, sintezējot antivielas:

a — antigēna fiksācija uz makrofāga virsmas, b — T limfocītu un B limfocītu informācijas apmaiņa, noskaidrojot antigēnu dabu, c — T limfocīti un B limfocīti diferencējas plazmatiskajās šūnās, kas sintezē specifiskās antivielas.



69. att. Humorālās un celulārās aizsardzības veidošanās shēma.

timusā (*thymus*). Imūnkompetentās šūnu populācijas — B limfocīti un T limfocīti — spēj saistīties ar adekvātiem antigēniem vai darboties pret svešu olbaltumvielu. Infekcijas gadījumā šie limfocīti vēršas tikai pret tādu mikroorganismu antigēniem, kuri pietiekami ilgi vai pastāvīgi ir sastopami attiecīgo makroorganismu dzīves telpā.

B limfocīti sastāda 8...10% no cirkulējošo limfocītu daudzuma. Tie sintezē anti vielas — imūnglobulīnus (*Ig*). Blakus kompetentajiem B limfocītiem, kas sintezē imūnglobulīnus, vēlāk atklāja timusneatkarīgas šūnas, kurām ir citotoksisko reakciju mediatoru loma. To anti vielas nosedz svešās šūnas — mērķus bez komplementa klātbūtnes. Šīs šūnas nosauktas par killeriem — K šūnām jeb galējā šūnām. Pastāv arī D šūnas jeb dubult šūnas, kurām piemīt B limfocītu un T limfocītu īpašības, bet to loma vēl nav noskaidrota.

T limfocīti veic galvenokārt celulāru aizsardzību — fagocitozi. Tie darbojas arī kā palīgšūnas — *helperi*, bet dažreiz to iedarbība ir kavējoša (*T supresori*), un tie nodrošina B limfocītu toleranci (neatsaucību uz antigēnu).

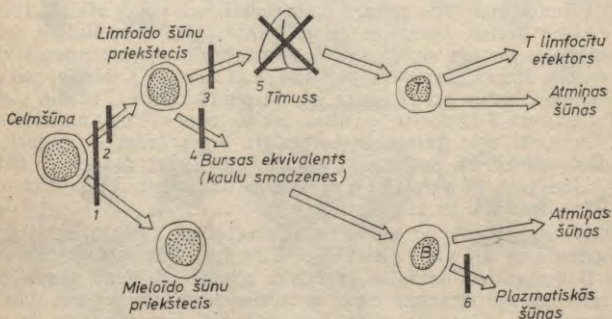
Pirms saistīšanās ar vienu no adekvātajiem antigēniem B un T limfocītus sauc arī par jaunības šūnām. Pēc saskares ar antigēnu B limfocītiem veidojas ģenētiskā atmiņa jeb ģenētiskais kods, kas satur gan programmu cīņai ar infekcioziem antigēniem, gan arī programmu to šūnu un vielu iznīcināšanai, kuras varētu traucēt organisma dzīvības norises.

Tātad B un T limfocīti veido iedzimstošo rezistenci. Līdz ar to abu procesu — humorālās un celulārās aizsardzības — šķiršana nav visai pamatota.

Kontakts ar antigēnu var būt tiešs vai arī ar kustīgu makrofāgu starpniecību, kuri ir notvēruši antigēnu. Ja šis saistīšanās kairinājums ir adekvāts, tas neizraisa B limfocītu klonālo vairošanos. Šie limfocīti lokāli kļūst par limfoblastiem, no kuriem izveidojas plazmatiskās šūnas, kas ražo antivielas, un ilgmūža atmiņas šūnas, kas veidojas limfmezglu un liesas folikulu centros un nepiedalās pirmējā antivielu veidošanās procesā. Šie ilgmūža limfocīti pēc pilnīgas izveidošanās sastāda t. s. imunoloģisko atmiņu. Atkārtots adekvāta antigēna kairinājums izraisa šo jau esošo un pilnīgi izveidoto šūnu klonālu savairošanos par limfoblastiem un arī par antivielas ražojošām plazmatiskām šūnām, taču noteiktā daudzumā un ilgākam laikam. Tā rodas humorālā un lokālā imunitāte, ar serumu pārnesamas un ar reaģīnu (*IgE*) nosacītās pārmērīga jutīguma reakcijas — alerģija un anafilakse.

Arī starp ilgmūža T limfocītiem ir limfocīti, kas spēj piesaistīt adekvātus antigēnus jau pirms pirmā kontakta ar tiem. Saistīšana var notikt tieši vai ar kustīgu makrofāgu starpniecību, bet no tiem nerodas ne limfoblasti, ne plazmatiskās šūnas, un tādēļ nerodas arī humorālā imunitāte. T limfocītu funkcionālā nozīme izpaužas gan B limfocītu antivielu veidošanās procesu pārraudzībā, gan svešo šūnu un vielu atklāšanā un to iznīcināšanā, uzkrājot un pārnesot svešo šūnu toksiskās vielas. Tādējādi imūnspecifiskās atbildes reakcijas nodrošina triju dažādu asins šūnu: T limfocītu, B limfocītu un makrofāgu sarežģīta sadarbība.

Imūnās atbildes reakcijas ģenētisko nosacītību apstiprina vairāki zinātnisko pētījumu rezultāti. Pierādīts, ka dažu inbredliniju pelēm imūnās atbildes reakcija — antivielu sintēze — ir daudz spēcīgāka nekā autbredas populācijas dzīvniekiem. Konstatēts, ka spēja



70. att. Dzīvnieku imūnās atbildes reakcijas iespējamā ģenētiskā bloķēšana mutāciju rezultātā:

1 — retikulārā dīsgenēze, 2 — spēcīgs imūndeficīts, 3 — T limfocītu iztrūkums, 4 — B limfocītu iztrūkums, 5 — aizkrūtes dziedera aplāzija, 6 — imūnglobulīnu sintēzes traucējumi.

Iedzimstošie imūndeficīti kumeļiem

Sindroms	Defekts	Traucējumi
Kombinētais imūndeficīts	T un B limfocītu iztrūkums	Limfopēnija, agammaglobulinēmija; nav atbildes reakcijas
Primārā agammaglobulinēmija jaundzimušiem	B limfocītu iztrūkums	Agammaglobulinēmija, kuru var kompensēt pirmpiena imūnvielas
Selektīvais IgM deficīts	Mazspēja ražot IgM	Mazs vai nenosakāms IgM daudzums, lai gan citi imūnglobulīni un limfocīti liekas normāli

sintezēt antivielas iedzimst kā dominantā poligēna pazīme, kaut gan dažreiz noteicošā loma ir nedaudziem lokusiem. Atklāti konkrēti imūnās reakcijas gēni *Ir*, kuri kontrolē limfocītu spējas un spēku reaģēt uz konkrētiem antigēniem. Pie tam imūnās atbildes reakcijas ģenētiski ir neatkarīgas no imūnglobulīnu struktūrgēniem.

Imūnsistēmas attīstības dažādos posmos var rasties dažādi traucējumi ar atšķirīgām sekām, veidojot primāros imūndeficītus (70. att.). Kā norāda J. Tizard (1977), kumeļiem ir novēroti dažādi imūndeficīti (25. tabula).

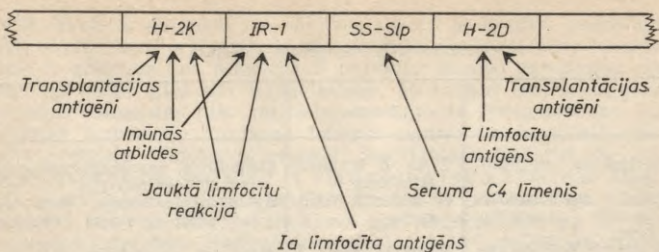
Lai novērstu minētos iedzimstošos imūndeficītus, nepieciešams pārstādīt kaulu smadzenes no vesela īpatņa. Taču jāatceras, ka dzīvniekiem var veidoties sekundārie imūndeficīti sakarā ar toksiskiem faktoriem (tireotoksikoze), infekcioziem aģentiem (baktērijas, vīrusi), viensūņiem, helmintiem, audzējiem, badu u. c.

10.6. AUDU SADERĪBAS ANTIGĒNIE FAKTORI

Pārstādāmo audu saderību ietekmē daudzi antigēni, kurus dzīvniekiem var atrast gandrīz uz visu šūnu virsmas. Taču parasti tos seroloģiski nosaka tikai limfocītiem. Sākumā audu saderības antigēnus konstatēja pelēm H-2 asins sistēmā. Vēlāk noskaidrotas homologas sistēmas: HLA sistēma cilvēkam, B — vistām, SLA — cūkām, DLA — suņiem, BLA — govīm un OLA sistēma aītām. Iespējams, ka šīs sistēmas līdzīgas peļu H-2 sistēmai un pastāv kā cieša saistība starp gēniem, kas izveidojās evolūcijas gaitā.

Peļu H-2 sistēma (71. att.) determinē vairākus specifiskus antigēnus, ietverot četras ģenētiskās kompleksu zonas: *K*, *I*, *S* un *D*. *K* un *D* zonas veido transplantācijas antigēnus, kurus seroloģiski noteic limfocītiem. *S* zona veido seruma komplementa komponentus, bet *I* zona imūnreakcijas gēnus (*Ir*) 5 gēnu lokusus.

Analoģiski HLA sistēma cilvēkam ietver trīs gēnus *A*, *B* un *C*, kas determinē audu nesaderību, kā arī daļēji rezistenci pret dažādām slimībām.

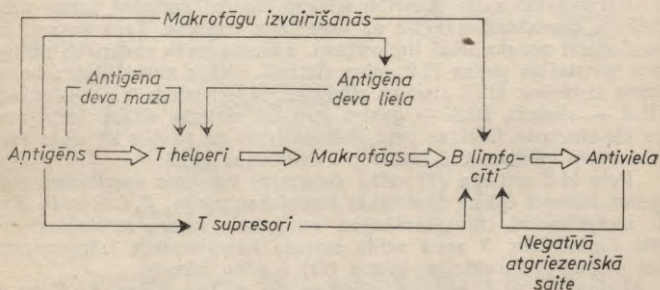


71. att. Peļu H-2 gēnu sistēma, kas determinē arī imūnās atbildes reakcijas.

Lauksaimniecības dzīvnieku aužu nesaderības gēnu sistēmas pagaidām pētītas maz. Tā noskaidrots, ka šīs sistēmas ietekmē rezistenci pret Mareka slimību.

Tātad pret antigēniem jutīgas imūnkompetentas šūnas spēj reaģēt, vai nu sintezējot specifisku antivielu, vai aktivizējot šūnas, kas piedalās imūnās atbildes reakcijās, dažkārt tās kļūst par šūnām, kuras nereaģē uz antigēnu (iestājas tolerance). Organisma imunoloģiskā tolerance («iecieta» pret svešiem audiem un olbaltumvielām) var būt gan ģenētiski nosacīta, gan arī iegūta. Toleranci var veidot divi dažādi mehānismi. Viens mehānisms saistīts ar to, ka antigēns pie attiecīgām jutīgām šūnām ir pārāk lielā un neadekvātā daudzumā vai neatbilstošā formā. Šīs šūnas nespēj reaģēt ar antigēnu un pat eliminējas; tā rezultātā var veidoties tolerance. Otrā mehānisma būtība ir tā, ka potenciāli reaģētspējīgas šūnas tiek nomāktas ar imūnsupresīvām vielām vai šūnām (72. att.).

Par imunoloģisku nesaderību var uzskatīt arī vaislinieču apaugļošanās traucējumus un embriju agrīno bojāeju. Apsēklojot vaisli-



72. att. Dažādi ceļi tolerances inducēšanai imūnās atbildes reakcijas sistēmā (pēc J. Tizarda).

nieci atkārtoti vairākas reizes ar viena un tā paša vaislinieka spermu, veidojas antivielas pret spermatozoīdiem un apaugļošanās nenotiek, kaut gan govys vai cūka ir klīniski vesela. Tādos gadījumos citu vaislinieku sperma parasti nodrošina vajadzīgo efektu.

II. Iedzimstošā dzīvnieku rezistence pret slimībām un nelabvēlīgiem vides apstākļiem

Par rezistentiem (izturīgiem) pret slimībām un ekstremāliem vides faktoriem uzskata tos īpatņus, kuri slimo retāk par citiem īpatņiem vai nenaslimst nemaz. Pretstats tiem ir uzņēmīgi jeb mazizturīgi un slimi īpatņi attiecīgajā populācijā.

Pētījumos par organismu uzņēmību (disponenci) un iedzimstošām slimībām rodas daudz dažādu sarežģījumu. Daļu patoloģisko norišu nosaka nedaudzgi gēnu pāri (oligogēni), bet vairumam šo norišu ir poligēna daba. Pie tam var būt dominantais vai recesīvais iedzimšanas tips. Atkarībā no noteicošo gēnu novietojuma autosomās vai dzimumhromosomās apskata autosomālos un ar dzimumu saistītos iedzimšanas procesus.

Rezistences un uzņēmības normas un patoloģijas ģenētiskajā analizē var lietot 26. tabulā doto iedzimšanas tipu iedalījumu.

Pēc šī iedalījuma alternatīvu mainību var determinēt gan oligogēnu (*D*), gan poligēnu darbība (*B*). Analógiski kvantitatīvo

26. tabula

Iedzimstošās rezistences determinācijas veidi

Ģenētiskā determinācija	Fenotipiskā mainība	
	nepārtrauktā	alternatīvā
Poligēnu sistēma	A Fizioloģiskās īpašības, daudzauglība, produktivitāte (piena, gaļas, vilnas u. c.)	B Robežīpašības: vesels—slims, rezistents—uzņēmīgs, auglīgs—sterils u. c.
Oligogēnu darbība	C Vielu maiņas traucējumi, fermentatīvi defekti, iedzimstošās anomālijas	D Asins grupas, olbaltumvielu polimorfisms, dažas anomālijas

pazīmju mainību nosaka gan poligēnu (*A*), gan oligogēnu darbība (*C*). Atbilstoši pazīmju grupējumam izvēlas ģenētiskās analīzes un statistiskās metodes pētniecības darbā.

Organisma rezistenci vai uzņēmību stiprā mērā ietekmē dažādi vides faktori, tādēļ arī noteicošo gēnu fenotipiskā izpausme stipri variē, parādoties atšķirīgai gēnu ekspresivitātei un penetrancei populācijā (N. Timofejevs-Resovskis, 1931).

Populācijās ar ekspresivitāti apzīmē gēnu fenotipisku izpausmes pakāpi, t. i., to īpatņu relatīvo daudzumu procentos, kuriem spilgti izteikta pazīme, no visu novēroto īpatņu kopskaita, kas aptver arī īpatņus ar vāji izteiktu pazīmi. Ekspresivitāti (izteiktību) aprēķina pēc formulas

$$E = \frac{a}{a+b} \cdot 100,$$

kur *a* — īpatņu skaits ar spilgti izteiktu pazīmi, *b* — īpatņu skaits ar vāji fenotipisku izpausmi.

Penetrance ir izteikta fenotipa īpatņu daudzums procentos no apsekoto kopskaita, kurā ietilpst visi dotā gēna nesēji. Penetranci aprēķina pēc formulas

$$P = \frac{a+b}{a+b+c} \cdot 100,$$

kur *a* un *b* — īpatņi ar izteiktu fenotipu, *c* — gēna nesēji ar neizmainītu fenotipu, resp., īpatņi, kuriem saglabājas savvaļas tips.

Protams, šāds iedalījums ir nosacīts. Penetrance vēl neko neizšķir, jo tā tikai statistiski konstatē, ka dotais oligogēns zināmā gēnu kombinācijā (homozigotība) fenotipiski ne vienmēr izpaužas noteiktos vides apstākļos. Bez tam vairums iedzimstošo slimību un defektu ir poligēnas dabas. Fenotipu ekspresivitāti var uzskatīt par gēnu variējošu izteiktības pakāpi.

Rezistences vai saslimstības (uzņēmības) pētījumiem dzīvnieku populācijās lieto dažādas metodes.

1. Ģenētiski statistiskās metodes lieto, aprēķinot pēc Hārdija—Veinberga vienādojuma recesīvo alēļu frekvenci un dažādu genotipu frekvenci.

2. Ģenealoģisko analīzi lieto saslimstības biežuma noteikšanai ģimenēs un ciltslīnijās vai saslimstības noteikšanai vaislinieku pēcnācēju grupās.

3. Bioķīmiskās metodes lieto, nosakot fermentu vai metabolītu daudzumu asinīs sakarā ar vielu maiņas traucējumiem vai izmeklējot atsevišķu olbaltumvielu daudzuma un struktūras izmaiņas.

4. Saslimšanas anomāliju regulāru uzskaiti izmanto, aprēķinot to iedzimstamības koeficientu. Šim nolūkam salīdzina pēcnācējus ar to tēviem vai mātēm vai izmanto sību metodi. Diemžēl daudzu slimību vai defektu iedzimšanas pētījumos vēl nav izstrādāti kritēriji to noteikšanai, nav arī ieviesta saslimšanas un anomālijas gadījumu regulāra pārbaude un uzskaitē. Pēdējos gados tikai Skandināvijas valstīs pakāpeniski ievieš šādu kontroli lopko-

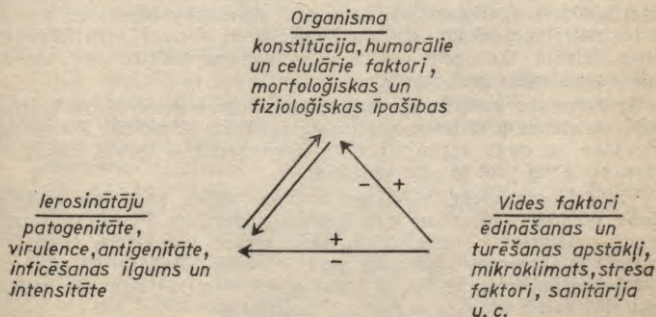
piņā. Līdz šim vēl maz ir uzskaites datu vai arī tie nav pilnīgi un droši, tādēļ pētījumi šajā virzienā ir apgrūtināti.

Sakarā ar dzīvnieku koncentrāciju lielfermās palielinās arī to saslimšanas risks, izplatoties slimībām, tādēļ rodas nepieciešamība veikt selekciju pēc dzīvnieku rezistences vai uzņēmības pret infekcijas un parazitārām slimībām, vielu maiņas traucējumiem un pēc izturības ekstremālos vides apstākļos. Tieši selekcijas panākumi saslimstības biežuma samazināšanai pagaidām ir ierobežoti. Tas izskaidrojams ar to, ka vides faktoru ietekme uz slimību parādīšanos ir grūtāk nosakāma nekā to ietekme uz ražību. Bez tam pagaidām vēl nav skaidrības par organismu rezistences morfoloģiskiem, fizioloģiskiem vai imunoloģiskiem pamatiem. Un jāņem vērā arī tas, ka selekcionāri vislielāko uzmanību pievērš tikai produktīvo un reproductīvo īpašību uzlabošanai.

Dzīvnieku rezistence ir jāuzskata par sarežģītu pazīmi, kuru nosaka trīs complicētu komponentu — organisma, slimību ierosinātāja un ārējās vides faktoru mijiedarbība (73. att.).

Starp organismu un slimību izraisītājiem (sēnēm, baktērijām, vīrusiem, viēnšūņiem, tārpiem u. c.) pastāv mūžīga cīņa, kuras iznākumu stiprā mērā ietekmē ārējā vide. Labvēlīgi vides apstākļi pastiprina, bet nelabvēlīgi apstākļi samazina organisma vispārējo rezistenci un reizē arī izturību pret infekcijas un parazitārajām slimībām.

Vides faktori var veicināt slimību ierosinātāju vairošanos un izplatīšanos kontagiozi, pa gaisu un ar dzeramo ūdeni vai barību, ar personālu, kukaiņiem un putniem, pelēm un žurkām, ar darbarīkiem vai kopšanas instrumentiem. Turpretī veterināri sanitārie pasākumi (tīrība, regulāras dezinfekcijas, nepiederošu apmeklējumu aizliegums lielfermās, kukaiņu, peļu, žurku iznīcināšana, dzīvnieku vakcinācija u. c.) var pārtraukt ierosinātāju izplatīšanos vai tos likvidēt. Klīmatiskie faktori nosaka saslimšanas sezonālītāti.



73. att. Organisma rezistences ietekmētājfaktori.

Daudzas slimības profilaktiski var apkarot ar vakcināciju un serumterapiju, izveidojot imunitāti. Taču vēl ir slimības, pret kurām nav pietiekami efektīvu līdzekļu un pasākumu, kā, piemēram, govju leikoze, mastīts, tuberkuloze, cāļu puloroze, cūku atrofiskais infekciozais rinīts u. c. Sajos gadījumos sevišķi svarīga dzīvnieku selekcija uz rezistenci pret slimībām.

Lai selekcija būtu sekmīga, labi jāzina organisma aizsargmehānismi un tā imūnās atbildes reakcijas uz iekļuvušiem slimību ierosinātājiem, uzņēmības vai rezistences kritēriji.

11.1. VISPĀRĒJĀS REZISTENCES UZLABOŠANAS IESPĒJAS

Dzīvnieku vispārējā jeb nespecifiskā rezistence pret nelabvēlīgiem vides faktoriem un stresa situācijām daļēji nosaka arī to specifisko rezistenci pret atsevišķām slimībām.

Organisma vispārējā rezistence (izturība) atkarīga no tā konstitūcijas un tādu iedzimstošo īpašību iztrūkuma, kuras disponē (veicina) saslimšanu. Dzīvnieka konstitūcija jeb tā nozīmīgākās morfoloģiskās un fizioloģiskās īpašības veido izturību pret nelabvēlīgiem vides apstākļiem, pret infekcijas un parazitāro slimību ierosinātāju iekļūšanu organismā. Piemēram, zebu ir izturīgi pret piroplazmozi (eritrocitus noārda asins parazitāri piroplazmas), jo tiem ir bieza un kustīga āda ar īsu apmatojumu. Slimības pārnēsātāji — ērces — nespēj uzbrukt dzīvniekam un ievadīt tā asinis viensūņus tādēļ, ka dzīvnieks ērces viegli nopurina no ādas, bet tās, kas noturas, nespēj tik dziļi iekost, lai asinīs iekļūtu piroplazmas. Krustojot zebu ar govīm, Vissavienības dzīvnieku hibridizācijas ZPI «Askanija Nova» izveidoja pret piroplazmozi izturīgas govīs.

Govju mastītus jeb tesmeņa iekaisumus izraisa galvenokārt dažādas baktērijas, kuras tesmenī iekļūst caur pupa kanālu. Tesmeņa inficēšanu veicina vaļīgs pupa kanāls (mīksti slaukt), nokarens tesmenis, kas biežāk apraipās kūti un inficējas vai traumējas, kā arī papildziedzeri (polimastija), kuri pēc atnešanās funkcionē un, tā kā tos neizslauc, iekāst, izplatot infekciju uz normāli attīstītām tesmeņa daivām. Daudzām govīm šādu tesmeņa defektu nav, un tās paliek rezistentas pret mastītu.

Ar dzīvnieku konstitucionālajām īpatnībām izskaidrojama iedzimstosā rezistence pret infekcijas un parazitārām slimībām. Piemēram, ar mutes un nagu sērgu slimo tikai pārnadži — govīs, cūkas un aitas, bet zirgi pret to nav uzņēmīgi.

Vispārējo rezistenci veido arī dažādas vielas, ko izdala epitēlijšūnas, nonākot saskarē ar vīrusiem un baktērijām. Piemēram, interferoni, pastiprināti sintezējoties, bloķē vīrusu vairošanos šūnās un atvieglo makroorganisma ciņu pret infekciju. Dažādi lizozīmi un laktoferīni darbojas analogiski, aizkavējot tesmenī iekļuvušo kaitīgo baktēriju vairošanos un samazinot saslimstību.

Pētījumos ir noskaidrotas peļu inbredliniju ģenētiski nosacītās atšķirības pēc fagocitozes intensitātes no autbredām pelēm. Līdzīgas

atšķirības pēc fagocitozes indeksa konstatētas dažādām cūku šķirnēm. Ir pētījumi par govju asins serumu lizozimaktivitātes ģenētisko mainību, kā arī par putnu asins seruma interferonu aktivitātes ģenētiskajām atšķirībām. Tādējādi vesela āda, asins seruma komponenti un organisma sekretī nosaka dabisko rezistenci pret infekcijas slimībām. Līdz ar to atsevišķās populācijās pastāv ģenētiski determinēta jutība vai izturība pret infekcijām. Taču jāatceras, ka vispārējā rezistence izmainās sakarā ar vecumu, veselību, ēdināšanas un turešanas apstākļiem utt.

Analizējot iedzimstošo uzņēmību (rezistenci) un dažādas anomālijas, bieži vien apskata divas parādības:

1) iedzimto disponenci (uzņēmību) pret infekcijas, parazitārām un alimentārām vai vielu maiņas slimībām, izturību pret ekstremāliem klimata faktoriem un dažādu orgānu sistēmu funkcionāliem traucējumiem;

2) iedzimstošās anomālijas jeb ķermeņa uzbūves kļūdas un trūkumus.

11.2. REZISTENCE PRET INFEKCIJAS SLIMĪBĀM

Pēdējā gadu desmitā ir stipri paplašinājušās zināšanas par kompleksām ģenētiskām sistēmām, kas regulē imunitāti. Šīs ģenētiskās sistēmas regulē imūnās atbildes reakcijas dažādos līmeņos, piemēram, savstarpēji neatkarīgas gēnu sistēmas piedalās antigēna noteikšanā un antivielu sintēzē. Imūnās atbildes reakcijas intensitāti pret antigēniem regulē poligēni. Domājams, ka detalizēti pētījumi par mājdzīvnieku gēnu sistēmu, kas kontrolē audu saderību, līdzīgi kā pētījumi par cilvēkiem, novedīs pie jaunām atziņām par antivielu sintēzes regulēšanu pret noteiktām slimībām. Pašreiz jau iegūti pozitīvi rezultāti par vistām.

Dažādām infekcijas slimībām pastāv atšķirīgi disponences vai rezistences mehānismi. Tie ir atkarīgi no infekcijas daudzveidīgām īpatnībām: pārvešanas veidiem, inficēšanās ceļiem, izraisītāja izplatības un dzīves cikla, ekspozīcijas ilguma, inficēšanās intensitātes, organisma aizsargmehānismiem u. c.

Tālāk apskatīsim rezistences vai disponējošo faktoru ģenētiku tikai pret tādām slimībām, kuras republikas lopkopībai ir visnozīmīgākās un nepadodas efektīvai ārstēšanai vai apkarošanai ar tradicionāliem veterināriem pasākumiem.

Tuberkuloze. Dzīvnieku un cilvēku tuberkulozi (*tbc*) jau sen uzskatīja par konstitucionālu jeb ar ģenētisko konstitūciju disponēto slimību. Taču saslimstība ar tuberkulozi ir atkarīga no iedzimtības un vides faktoru mijiedarbības (27. tabula).

Arī govīm ir konstatēta analogiska iedzimstošā dispoence uz *tbc*. Starp dažādām bulļu meitu grupām ir konstatētas būtiskas atšķirības uz tuberkulīnu pozitīvi reaģējošo īpatņu daudzuma ziņā (K. Piel, 1956). Čehoslovākijas zinātnieks J. Habrišs *tbc* dispoencei noteica iedzimstamības koeficientu 30%. Līdzīga situācija

Tuberkulozes biežumu sakrišana dažādās radnieku grupās
(pēc Whittinghill, 1965)

Radnieku grupas	Ar <i>tbc</i> slimo (%)	Radnieku grupas	Ar <i>tbc</i> slimo (%)
Monozigotiskie dvīņi	87,3	Vecāki	16,9
Dizigotiskie dvīņi (vienāda dzimuma)	30,2	Māšas un brālēni	11,9
Dizigotiskie dvīņi (dažāda dzimuma)	20,5	Laulību partneri	7,1
Māšas un brāļi (sibi)	25,5	Neradniecīgi ipatņi vienādā vecumā	1,4

noskaidrota arī dažādu līniju cūku, trušu un jūrascūciņu *tbc* uzņēmībā (Glidmin u. c., 1964; Lurjē u. c., 1952).

Govju mastīts ir recidīvs tesmeņa iekaisums, kuru izraisa dažādu sugu baktērijas un sēnes (līdz 50 izraisītājiem, no tiem visbiežāk *Streptococcus agalactiae*, *Staphylococcus aureus* un *Piogenum*). Cerības apkarot šo slimību ar antibiotikām neattaisnojās. Pēc mastīta izārstēšanas uzņēmīgas govīs pēc dažām nedēļām saslimst atkārtoti. Arī vakcinācija nedod vēlamos panākumus. Līdz ar to radās nepieciešamība uzlabot rezistenci pret mastītiem ar selekciju. Literatūrā ir vairāki ziņojumi par govju ģimeņu un šķirņu būtiskām saslimstības atšķirībām.

Pētījumi apstiprināja, ka uzņēmībai ir pietiekami liela iedzimstamība — $h^2=0,20 \dots 0,41$ (28. tabula). Pierādīts, ka laktoferīns palīdz aizsargāt govīs no mastīta; tā iedzimstamība $h^2=0,35$, un to var ieteikt par rezistences kritēriju selekcijā (B. Senfts u. c., 1977).

Rezistences izveidošanai nepieciešams regulāri pārbaudīt govīs,

Iedzimstamības koeficienti (h^2) govju dispoņcei pret mastītiem

Iedzimstamības noteikšanas metodes	Dzīvnieku vai pāru skaits	h^2	Novērtēšanas kritērijs	Publikācijas autors, gads
Māšu-meitu regresija	280	0,38	Klīniski mastīti	Lush, 1950
Māšu-meitu regresija	956	0,27	Baktēriju daudzums pienā	Legates u. c., 1952
Māšu-meitu regresija	119	0,38	Leikocītu daudzums pienā	Young u. c., 1960
Māšu-meitu regresija	164	0,20	Klīniski mastīti	Rendel u. c., 1962
Pussību kovariācija	2865	0,20	Leikocītu daudzums pienā	Schmidt u. c., 1965
Pussību kovariācija	2012	0,12	Klīniski mastīti	Afifi, 1967
	2012	0,41	Leikocītu daudzums pienā	— „ —

vai tās neslimo ar mastītiem (īpaši bullu mātes un meitu grupas), vajadzīga precīza uzskaitē un mērķtiecīga selekcija, sadarbojoties veterinārārstiem un zootehniķiem-selekcioniāriem.

Govju leukozi acimredzot izraisa vīruss ar vāju antigenitāti, kas apgrūtina agru diagnozi, tādēļ saslimšanu konstatē 2...3 gadus pēc inficēšanās, kad parādās kliniskās pazīmes vai govīs nobeidzas. Uzņēmīgiem organismiem ir daļēji nomākti vai traucēti aizsargmehānismi, un tie saslimst ātrāk vai akūtā formā. Efektīvu līdzekļu pret leukozi nav, un saimniecības ir spiestas likvidēt saslimušās govīs un to teļus. Kā parādīja Latvijas Lopkopības un veterinārijas ZPI novērojumi (E. Jaunsleinis, O. Grīnbergs, R. Tumšs), Latvijas brūnās šķirnes govju atsevišķos ganāmpulkos leukozes dēļ ik gadus likvidē 2...6% govju. Ģeneoloģiskā analīze apstiprināja, ka slimu govju meitām saslimšanas risks ir 2...3 reizes lielāks nekā no veselām govīm dzimušām teļiem. Arī saslimušie bulļi palielina pēcnācēju saslimšanas risku. Tomēr iedzimstamības koeficients ir zems ($h^2 = 0,10 \dots 0,20$), un tas norāda uz vides faktoru lielo nozīmi dzīvnieku uzņēmībā un saslimšanā ar leukozi. Šis fakts pilnībā atbilst vīrusu ģenētiskajai hipotēzei leukozes etioloģijā. Varētu domāt, ka ganāmpulku pašatīrīšana ierobežo inficēšanās iespējas, bet dzīvnieku ievēšana no citām saimniecībām veicina slimības izplatīšanos. Dažos pētījumos konstatētas govju asins grupu korelācijas ar to izturību pret leukozi. Tomēr vēl nav pārliecinošu faktu par rezistences uzlabošanu ar selekciju. Pagaidām nav arī pierādītas atšķirības starp dažādām govju šķirnēm pēc to saslimstības ar leukozi.

Cūku atrofiskais infekciozais rinīts ir vīrusu izraisīts deguna dobuma gļotādas iekaisums ar starpsienas un purna deformāciju. Taču starp mēža cūkām un daļēji arī mājas cūku šķirnēm ir gan relatīvi izturīgāki, gan uzņēmīgāki indivīdi, ģimenes un līnijas.

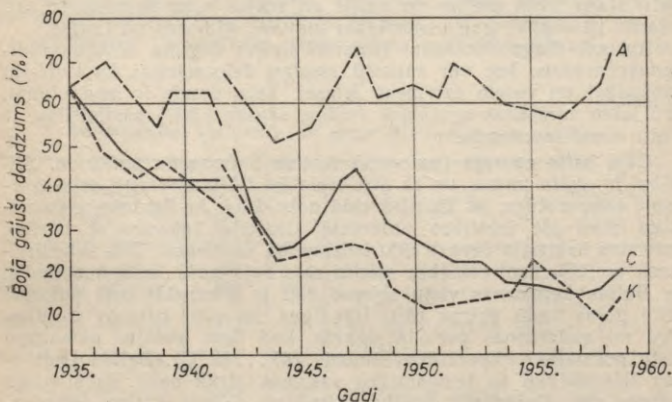
Agrīnai diagnostīcešanai izmanto sīvēnu deguna dobuma rentgenuzņēmumus, kur var saskatīt sienīņu deformācijas kā kritēriju uzņēmībai un veselo dzīvnieku izlasei. Taču daudz ir novērojumu, kad labos turēšanas apstākļos (siltas, sausas kūtis) saslimstība ar rinītu krasi samazinās.

Cāļu balto caureju (pulozozi) izraisa *Salmonella pullorum*. Slimībai ir akūta forma, un tā ātri izplatās. Cāļiem strauji ceļas ķermeņa temperatūra, un tie masveidā nobeidzas. Ar ilgstošu, sistemātisku izlasi pēc izturības provocētā situācijā (pievienojot barībai noteiktas baktēriju devas) cāļu izdzīvotība sasniegusi 70% salīdzinājumā ar 28% kontrolē (bez selekcijas). Tajā pašā laikā konstatēts, ka Baltās Leghornas vistu šķirnes cāļi ir izturīgāki pret pulozozī nekā gaļas vistu šķirņu cāļi. IZRādījies, ka cāļu izturība ir atkarīga no audzēšanas perioda ilguma, kad tiem iestājas pieaugušo vistu normālas temperatūras līmenis (41...42°C). Baltās Leghornas šķirnes cāļi šo temperatūru sasniedz ātrāk nekā Rodailendas šķirnes cāļi. Desmitajā dzīvības dienā no cāļiem, kuriem temperatūra bija 40,7°C, pēc to inficēšanas nobeidzās 31,7%, bet no cāļiem, kuriem termoregulācija bija vāja un ķermeņa temperatūra bija 40,1°C, nobeidzās 67,4%.

Vistu leikoze ir ļoti izplatīta slimība. F. Huts ar līdzstrādniekiem 20 gadus selekcionējis pret šo slimību rezistentas vistās, turot tās provocētā situācijā, t. i., veselos putnus kopā ar klīniski slimajiem putniem. Baltajām Leghorns vistām sākumā mirstība no leikozes sasniedza 15%, bet pēc 20 gadu nepārtrauktas selekcijas tā samazinājās līdz 2...3%, turpretī uz lielu uzņēmību selekcionētajā putnu līnijā cāļu mirstība sasniedza 40...60% (74. att.). Šie izmēģinājumu rezultāti skaidri parāda iespējas uzlabot rezistenci ar selekciju.

Vairāki pētījumi apstiprinājuši vistu rezistenci pret virusālajām slimībām, kā arī asins grupu korelācijas ar izturību pret Mareka slimību. Kritendens ar līdzstrādniekiem (1970) izpētīja to, ka rezistencei pret B grupas leikozes vīrusu ir cieša sakarība ar asins grupu gēniem R lokusā. Arī Kouls (1968) pierādīja iespējas ar selekciju gan uzlabot rezistenci, gan palielināt uzņēmību pret Mareka slimību. Kolins ar līdzstrādniekiem (1977) konstatēja, ka no cāļiem ar genotipiem B^2B^1 , B^2B^5 un B^5B^5 pēc tumorindukcijas nobeigušos īpatņu daudzums bija atšķirīgs — attiecīgi 5; 26 un 93%.

Tādējādi pastāv iespējas atrast pret infekcijas slimībām izturīgus dzīvniekus un ar selekciju izveidot to rezistentas līnijas vai šķirnes, izlasē papildus izmantojot arī asins grupas kā iezīmētājgēnus. Šajā darbā nepieciešama cieša veterinārārstu un zootehniķu sadarbība. Izmeklējot vaislas dzīvniekus, rūpīgi jāuzskaita saslimšanas gadījumi un nāves cēloņi, jāveic ģealoģiskā analīze un jāsaprāt dzīvniekiem labi ēdināšanas un turēšanas apstākļi, kas savukārt nostiprinās rezistenci. Izslēdzot (brāķējot) uzņēmīgus dzīvniekus un



74. att. Vistu selekcija pēc augstas jutības un rezistences pret leikozi (pēc B. Hata):

A — uzņēmīgā līnija, C, K — rezistentās līnijas.

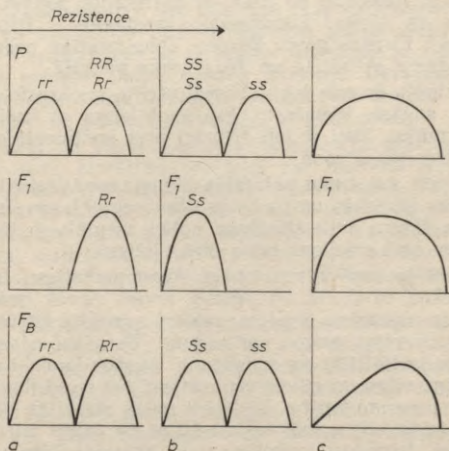
to pēcnācējus un krustojot mārites ar rezistentu līniju vaisliniekiem, varēs gūt vēlamus panākumus. Pašlaik nevienam nav šaubu par dzīvnieku iedzimstošo rezistenci pret dažādām slimībām.

Īpatņu rezistenci veido dažādi aizsargmehānismi (celulārie, humorālie, morfofizioloģiskie). Taču saslimšana ir atkarīga no dzīvnieku ekspozīcijas ilguma inficētajā vidē un no dzīves apstākļu labvēlīgas vai nelabvēlīgas situācijas.

Dzīvnieku rezistences (vai uzņēmības) iedzimšanas raksturs var būt dažāds. Dažkārt to determinē daži lokusi ar dominantiem vai recesīviem gēniem, bet biežāk tai ir poligēna iedzimtība (75. att.). Poligēnu aditīvas darbības rezultātā vērojama normālā sadalījuma līkne gan vecāku paaudzē P , gan F_1 paaudzē. Krustojot F_1 paaudzes dzīvniekus ar rezistentajiem īpatņiem, rodas uzlabošanās efekts, resp., rezistentu īpatņu skaita palielināšanās.

Izmantojot mūsdienu imunoloģiskās metodes, var noskaidrot dažādas rezistences iezīmes un to korelāciju ar citām rezistences un ražības pazīmēm. Bez tam vajadzētu izpētīt sakarību starp vaislas dzīvnieku (vecāku) rezistences pazīmēm un pēcnācēju saslimšanas biežumu.

Taču ar intensīvas terapijas un profilakses pasākumiem lopkopībā saglabā dzīvniekus, kurus populācijas veselības stāvokļa nostiprināšanas ziņā lietderīgāk būtu likvidēt. Bez tam vēl intensīva selekcija nolūkā uzlabot ražības īpašības rada traucējumus dabisko rezistences mehānismu līdzsvarā, kurš izveidojies evolūcijas gaitā



75. att. Dzīvnieku rezistences iedzimšanas tipi:
 a — dominējoša rezistence, b — dominējoša uzņēmība,
 c — poligēna iedzimšana.

dabiskās izlases rezultātā. Turklāt daļa pesimistiski noskaņotu speciālistu apšaubā rezistentu līniju izveides iespējas, ievērojot baktēriju un vīrusu labilitāti. Kamēr izveidos pret noteiktu mikroorganismu celmu rezistentus dzīvniekus, var parādīties jauni, izmainīti celmi. Šis domas neatmetot, tomēr nepieciešams aktīvi meklēt ceļus dzīvnieku rezistences uzlabošanā.

Infekcijas un parazitārās slimības nodara lielus ekonomiskus zaudējumus sakarā ar dzīvnieku nobeigšanos un piespiedu likvidēšanu, ražības samazināšanos, ganāmpulku atražošanas apgrūtināšanu un selekcijas tempu kavēšanu, produkcijas kvalitātes pazemināšanu un lielas izmaksas slimību apkarošanas un profilakses pasākumiem. Tādēļ *selekcija uz rezistenci pret slimībām uzskatāma par vienu no svarīgākajiem uzdevumiem ģenētikā un selekcijā.*

11.3. REZISTENCE PRET EKSTREMĀLIEM KLIMATA FAKTORIEM UN BARĪBAS VIELU DAĻĒJU TRŪKUMU

Augstražīgas lauksaimniecības dzīvnieku šķirnes audzē visos zemes kontinentos, dažādās klimatiskajās zonās. Tomēr jāievēro, ka dzīvnieku izturība pret ekstremālajiem klimata faktoriem (aukstumu vai karstumu, zemu vai augstu atmosfēras spiedienu, ļoti intensīvu insolāciju utt.) ir dažāda. Parasti vietējās šķirnes ir izturīgākas par šķirnēm, kas introducētas no citām klimatiskajām zonām. Piemēram, zebu Indijas un Āfrikas klimatiskajos apstākļos ir izturīgāki pret karstumu nekā Eiropas govju šķirnes. Zebu izturību nodrošina ādas sviedru dziedzeru aktivitāte un ādas kroka pakrūtē.

Lai paātrinātu ievesto lopu aklimatizāciju, tos krusto ar vietējām šķirnēm vai sugām. Piemēram, krustojot ķēves ar ēzeļiem, iegūst hibrīdus — mūļus, kuri ir ļoti izturīgi pret kontinentālo un karsto klimatu subtropiskajā zonā.

Izturība pret aukstumu polārajās klimata zonās saistīta ar iedzimtām īpatnībām ķīmiskās un fizikālās siltumregulēšanas sistēmā. Taču jāatceras, ka šķirņu aklimatizēšana notiek vieglāk, ja tās introducē no dienvidiem uz ziemeļiem, nevis otrā virzienā.

Pārkārtojot lopkopību uz rūpnieciskiem pamatiem, lauksaimniecības dzīvniekus, to skaitā arī putnus, arvien vairāk izolē no dabas apstākļiem un samazina iespējas pašiem sameklēt iztrūkstošās vielas dažādos savvaļas augos vai augsnē. Bez tam, strauji kāpinot dzīvnieku produktivitāti, no organisma izvada daudz barības vielu ar pienu, olām, vilnu un citiem produktiem, bet ne vienmēr šīs vielas kompensē ar uzņemto barību. Tādējādi rodas atsevišķu barības vielu (vitamīnu, aminoskābju, mikroelementu u. c.) daļējs iztrūkums, kura rezultātā cieš dzīvnieku vairotiesspēja, produktivitāte un izturība. Taču pētījumos noskaidrotas individu un līniju atšķirības: vieniem dzīvniekiem pietiek ar esošo vielu nodrošinājuma minimumu, bet dažiem ir paaugstināts jutīgums pat pret barības vielu nelielu iztrū-

kumu, un tā rezultātā samazinās vairotiesspēja un ražotspēja. Šādu atšķirību izskaidro ar fermentatīvo sistēmu nepilnībām un barības vielu nevienādu izmantošanu, resp., barības vielu atšķirīgu sagremojamību, uzsūkšanos un transformāciju organismā.

Selekcijas centros, veidojot ļoti augstražīgas dējējputnu šķirnes vai gaļas tipa cūkas, sāk ievērot dzīvnieku izturību pret barības vielu daļēju iztrūkumu. Ir jau noskaidrots, ka pret karotīna vai kalcija daļēju iztrūkumu barībā gaļas tipa vistas ir izturīgākas par Leghornas dējējvistām. Tas acīmredzot izskaidrojams ar vistu nevienādām vajadzībām pēc barības vielām un ar barības vielu atšķirīgu transformāciju dzīvnieku audu veidošanai un to produkcijas ražošanai.

11.4. IEDZIMSTOŠIE VIELU MAIŅAS TRAUČĒJUMI

Ģenētikas nodaļu, kas pēta dažādus vielu maiņas traucējumus, sauc par bioķīmisko ģenētiku. Tās pirmsākums saistīts ar angļu fiziķu A. Garoda 1902. gadā atklāto cilvēka alkaptonūriju jeb aminoskābju fenilalanīna—tirozīna metabolisma traucējumiem. Attīstoties molekulārajai ģenētikai, radušās plašās iespējas sīkāk pētīt dažādu gēnu lomu vielu maiņas procesu regulēšanā.

Gēnu kontrolē šūnās regulāri notiek dažādu vielu sintēze un uzkrāšanās (anabolisms), bet līdztekus tam arī komplicēto vielu noārdīšanās un oksidācija līdz vienkāršiem galaproduktiem (katabolisms). Tas viss norisinās kā sarežģītu bioķīmisko procesu ķēžu reakcijas, kurās piedalās daudz dažādu fermentu. Detalizēti šie procesi pētīti mikroorganismiem, mainot barotni un sekojot fermentatīvo procesu norisei un pārmaiņām mutācijas gadījumā.

Dzīvniekiem un cilvēkiem biežāk konstatēja dažādus vielu maiņas traucējumus, hipotētiski domājot par mutantu iespējamo vielu maiņas bloķēšanu atsevišķos ķēžu reakcijas posmos. Pa lielākai daļai šie traucējumi ir saistīti ar fermentu molekulārās struktūras un funkciju pārmaiņām. Pilnveidojot bioķīmiskās izmeklēšanas metodes, arvien vairāk palielinās aprakstīto cilvēka vielu maiņas traucējumu vai slimību skaits. Tas izskaidrojams ar cilvēka populāciju ģenētisko polimorfismu.

Jaunākie pētījumi liecina, ka vielu maiņas traucējumus var izraisīt šūnu receptoru jutības patoloģija pret dažādām vielām un hormoniem, piemēram, cukura diabēta slimniekiem Langerhansa saliņu α un β šūnu receptoru glikozes jutības samazināšanās, testikulārās feminizācijas slimniekiem mērķa šūnu nejutība pret androgēnajiem hormoniem utt. Veterinārie speciālisti plašāk izpētījuši govju ketozi un hipokalcēmiju.

Govju ketoze (acetonēmija) samērā izplatīta augstražīgos ganāmpulkos, nesabalansēti ēdinot slaucamās govīs. Cukura trūkums

un olbaltumvielu pārkāpums barības devā rada vielu maiņas traucējumus — acetons un ketoskābes uzkrājas audos un asinīs, izdalās urīnā, pienā un izelpojama gaisā. To rezultātā samazinās izslaukums, pasliktinās piena kvalitāte. Ilgstoši slimojot, iestājas govju ālavība un novājšēšana. Ketonvielas saturošs piens ir kaitīgs jaundzimušiem teļiem un nereti izraisa to saslimšanu ar toksisko dispepsiju vai nobeigšanos (Z. Manēvičs, 1970).

Izrādās, ka pastāv lielas individuālas un šķirņu atšķirības slimstībā ar ketozi. Balstoties uz noteiktiem vielu maiņas parametriem, ar to saistīto fermentu un hormonu daudzumu asinīs, izdevies konstatēt atsevišķo bulļu meitu grupu palielināto jutību pret acetonēmiju.

Metaboliska profila komponentu (ketonvielu, glikozes, tiroksīna) ģenētisko mainību noskaidroja T. Almilds (1980), 48 bulļiņšus 48 stundas badinot. Konstatēto parametru atkārtotības koeficients (korelācijas starp atkārtotiem izmeklēšanas rezultātiem tiem pašiem dzīvniekiem) svārstījās no 0,49 līdz 0,74 un tas norāda uz iespēju panākt jutības izmaiņu ar selekciju.

Hipokalcēmiju un ar to saistīto pēcdzemdību parēzi govīm pētījuši daudzi zinātnieki. Noskaidrots, ka reizē ar Ca daudzumu izmaiņās arī Mg daudzums asinīs. Asins serumā Mg saturam pēc pusmāsām aprēķinātais iedzimstamības koeficients (h^2) svārstījās robežās no 0,10 līdz 0,19 (Henriksons u. c., 1975). Arī A. Grafs ar līdzstrādniekiem (1977) atrada būtiskas atšķirības pusmāsu grupās pēc Ca satura diferences asins serumā pirms un pēc dzemdībām. Taču izmeklēšanas rezultātu atkārtotības koeficients bija zems, resp., neatrada pierādījumu šī parametra ģenētiskajai nosacītībai.

Kā ziņo D. Leslijs (1978), Misūri lauksaimniecības izmēģinājumu stacijā novērota divu cūku šķirņu un to hibrīdu atšķirīga jutība uz pantotēnskābes (B_3 vitamīna) trūkumu tradicionālās barības devās, kuru sastāvā bija kukurūza, sojas spraukumi un minerālbarības piedevas. Polijas melnās šķirnes divu inbredlīniju krosu cūkas krustojot ar Djurokas šķirnes cūkām, ieguva hibrīdus, no kuriem daudzi sīvēni lēni auga, un tiem bija grīļojošas kustības, resp., izpaudās pantotēnskābes trūkuma simptoms. Taču citu šķirņu un to krustojumu pēcnācējiem, izēdinot līdzīgas barības devas tai pašā kūtī, tādu simptomu nebija. Analogiski dažas avitaminozes tika novērotas dažādām vistu šķirnēm un to inbredlīnijām.

Ģenētiski šādas atšķirības (enzimopātijas) var determinēt atsevišķi gēni ar spēcīgu iedarbību (oligogēni); tādā gadījumā iespējams spilgtāk novērot individuālās atšķirības šķirnes robežās nekā starp dažādām šķirnēm. Dažkārt tādas atšķirības veido poligēnu aditīva darbība; ar ilgstošu selekciju paaudzū virknē to var izmainīt.

No teiktā izriet, ka pastāv iedzimstoši dzīvnieku vielu maiņas traucējumi. Taču vēl ir pārāgri noteikt, kā ar selekciju samazināt lauksaimniecības dzīvnieku dispenenci uz vielu maiņas slimībām.

samazinātu daudzumu, 30 dienu laikā gāja bojā 30% no selekcionētiem putniem, kuriem bija paaugstināta vajadzība pēc arginīna, un tikai 2...3% no tiem, kas bija selekcionēti uz samazinātu vajadzību pēc arginīna. Analogiski novērojumi ir attiecībā uz B₁, B₂ un E vitamīnu daļēju trūkumu barības devās.

No eksogēnajiem faktoriem īpašu uzmanību pelna tie, kas izraisa defektus, kuri fenotipiski līdzīgi jau zināmām mutantām formām, t. i., *fenokopijas*. Par fenokopijām R. Goldšmits (1935) ieteica apzīmēt modifikācijas, kas atgādina (kopē) zināma mutanta fenotipu. Fenokopijām parasti ir lielāka mainība nekā mutantām formām, un tās ir biežāk sastopamas.

Eksogēnie faktori, kas izraisa ontoģenēzes dažādas nenormālības, var būt *fizikāli* (starojumi, ultraskaņa, termiskie faktori), *ķīmiski toksiski* (ārstnieciskie līdzekļi, insekticīdi, nitrīti, indīgie augi, vitamīnu, aminoskābju un mikroelementu trūkums vai pārākums u. c.), *infekciozi toksiski* (baktērijas, vīrusi, antivielas).

No endogēniem faktoriem par anomāliju cēloni var būt *vielu maiņas un hormonālie traucējumi*. Bez tam ontoģenēzi var ietekmēt *mātes vecums, gametu vecums, emocionālie stresi*, kā arī citi vēl nenoskaidroti faktori. To iedarbīgums ir atkarīgs no embrionālās attīstības stadijas, kuru sasniedzis organisms pirms attiecīga faktora iedarbības, kā arī no faktora devas un darbības ilguma. Jo agrāk un intensīvāk darbojas faktors, jo lielākus attīstības traucējumus tas izraisa.

Literatūrā sastopami vairāki norādījumi par augu alkaloidu negatīvo iedarbību uz augli, ja mātītēm izēdina indīgos augus grūsnības perioda sākumā. Ja govīm izēdina lupīnu (*Lupinus sericeus*) pirmajās 40...70 grūsnības dienās, piedzimušajiem teļiem ir lika mugura (L. Džeims, 1974). Galvas defekts (strupdeguns) jēriem parādījās tad, ja grūsnības pirmajā mēnesī izbadējušās aitas ganībās ēda indīgus agrā pavasara augus (efemērus). Daži indīgie augi var izraisīt ne vien jaundzimušā defektus, bet arī abortus vai ievērojamus traucējumus, kas pēc piedzimšanas var būt par cēloni bojāejai. Protams, indīgie augi ir neģenētiski faktori, taču organisma jutība vai rezistence pret tiem var būt ģenētiski nosacīta.

Pelējuma sēnes, kas atrodas sapelējušā barībā, var sintezēt dažādas indes (aflatoksīnus, mikotoksīnus), kuras var būt kaitīgas dzīvniekiem un cilvēkam. To produkti ir indīgi kā pieaugušiem organismiem, tā arī embrijiem un var izraisīt grūsnos vaislinieču abortus. Melnie rudzu graudi (vilkazobi) ir viena no plašāk pazīstamām indēm dzīvnieku un cilvēka barībā, kas var radīt augļa attīstības traucējumus.

Jaundzimušo defektus un embriju bojāeju bieži vien izraisa vieni un tie paši faktori, vienīgi atšķirīgas ir to devas un ontoģenēzes stadija iedarbības laikā. Selekcionārus tomēr vairāk interesē ģenētiskie faktori un to novēršanas iespējas audzējamo dzīvnieku populācijās. Lai tos atšķirtu no neģenētiskajiem faktoriem, vajadzīga droša informācija par to,

1) vai attiecīgai sugai novēroti līdzīgi iedzimstoši defekti, kā norādīts literatūrā;

2) vai defektīvais pēcnācējs ir iegūts inbrīdīngā rezultātā;

3) vai jau agrāk tika novēroti līdzīgi jaundzimušo defekti dotajā ganāmpulkā dažādos gados vai viena un tā paša gada dažādās sezonās.

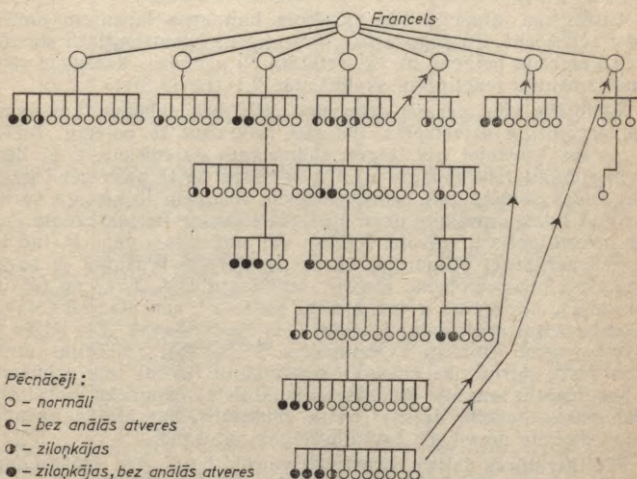
Positīvas atbildes uz šiem jautājumiem liecina, ka defektam iespējama ģenētiska nosacītība. Ja atbildes ir noliedzošas, defekta cēloņi ir neģenētiski.

Jaundzimušo anomāliju pētīšanai lieto dažādes metodes.

1. Ģenētiskais eksperiments jeb hibridoloģiskā analīze. Defektīvo īpatni krusto ar normālu īpatni, pēc tam F_1 hibridus krusto savstarpēji vai atkrusto ar vecākformu un analizē F_2 vai F_3 paaudzē. Tādējādi pierādīti iedzimstoši defekti vistām. Šī metode maz piemērota lauksaimniecības dzīvniekiem, kuriem ir neliels pēcnācēju skaits un garš paaudzū maiņas intervāls.

2. Ģenealoģisko analīzi radniecīgu dzīvnieku 3 vai 4 paaudzēs lieto, pētot defektus ar recesīvo iedzimšanas tipu (77. att.).

3. Jaundzimušo regulāra apskate, rūpīgi reģistrējot visas pamanītās anomālijas atsevišķo vaislinieku pēcnācēju grupās.



77. att. Cūku recesīvo anomāliju ģenealoģiskā analīze. Viena ciltstēva pārošanās rezultāti (pēc Karstena u. c.).

12.1. DEFEKTU ĢENĒTISKIE CĒĻŅI

Defektu ģenētiskie cēloņi ir galvenokārt hromosomu aberācijas un kaitīgās gēnu mutācijas — letālie un subletālie gēni.

Letālie gēni izraisa embrija attīstības traucējumus, kuri noved pie tā bojāejas. Dažādi letālie gēni izraisa bojāeju dažādās attīstības stadijās. Dažkārt to ietekmē rodas aborti un veidojas kroplī, bet visbiežāk notiek embrija bojāeja agrīnās grūsnības stadijās (apslēpti aborti). Parasti letālie gēni ir recesīvi un izpaužas homozigotiskā stāvoklī. Dominantie letālie gēni vienmēr izraisa agrīno bojāeju, un tos nevar pat novērot, izņemot dažādu kroplu dzimšanas gadījumus.

Atsevišķos gadījumos letālie gēni heterozigotiskā stāvoklī nosaka dažādu anomāliju veidošanos, kā arī pazemina jaundzimušo dzīvotspēju un izdzīvotību, tādēļ īpatnis iet bojā dažādos postnatālos periodos. Tā, piemēram, karakulāitām ir plaši pazīstami divi krāsas tipi — melnās un pelēkās aitas. Krustojot pelēkās aitas ar pelēkiem teķiem (tie vienmēr ir heterozigotiski, jo homozigotiskie īpatņi ir dzīvotnespējīgi), to pēcnācējos dzimst ap 25% melno jēru. Pelēkie jēri bieži iet bojā (ap 1/3), kad sāk ēst zaļbarību vai rupjo barību. Tie saslimst ar hronisku timpanītu (uzpūšanos) un nobeidzas sakarā ar parasimpātiskās nervu sistēmas traucējumiem. Ja krusto melnās aitas un pelēkos teķus vai otrādi — pelēkās aitas ar melnajiem teķiem, tad dzimst 50% pelēko un 50% melno jēru un tiem ir normāla dzīvotspēja. Izrādās, ka pelēkās krāsas gēns recesīvā homozigotā ir letāls.

Analoģiska situācija tika novērota baltpurna lapsu un platīna lapsu audzēšanā. To dominantās krāsas gēns homozigotiskā stāvoklī izraisa embriju bojāeju, un tā rezultātā F_2 paaudzes kučēniem vērojama izmaiņa fenotipiskā skaldīšanās 2:1 (nevis 3:1).

Subletālie gēni parasti determinē attīstības defektus, kas samazina organisma dzīvotspēju, obligāti neizraisot tā bojāeju. Biežāk tas notiek, krustojot savstarpēji radniecīgus dzīvniekus, t. i., lietojot inbrīdingu (iekšaudzēšanu). Tā kā viena un tā paša gēna mutācijas rodas samērā reti, neradniecīgiem īpatņiem ir niecīga varbūtība nest līdzīgu mutantu gēnu apslēptā stāvoklī. Bet, ja kādam īpatnim heterozigotiskā stāvoklī letālais vai subletālais gēns ir, tad tas var iedzimt pusei pēcnācēju, kurus savstarpēji krustojot ir sagaidāmi daži homozigotiskie embriji (apmēram 1/16, t. i., ap 6% no kopskaita). Lopkopībā ir jau zināmi gadījumi, kad atsevišķs vaislinieks, kura sperma izmantota mākslīgai apsēklošanai, bijis letālo un subletālo gēnu izplatītājs populācijā. Piemēram, Zviedrijas melnraibo govju šķirnē tika novērota neapmatotu (kailu) teļu dzimšana, un par iemeslu tam bija stihisks (nekontrolēts) dzīvnieku inbrīdings. Analoģiska situācija dažkārt rodas cūkkopībā, kur ātrāka paaudžu maiņa dažreiz noved pie tuvradniecīgas pārošanas.

Pēc literatūras datiem, konstatēti vairāki letāli gēni dažādu sugu dzīvniekiem: govīm — 24, aītām — 10, cūkām — 7, zirgiem — 4, suņiem — 6, vistām — 31. Dažādu sugu atšķirības pēc atklāto letālo gēnu skaita izskaidrojamas vienkārši ar nevienādu to izpēti pakāpi.

12.2. JAUNDZIMUŠO DEFEKTI

Kumeļiem biežāk sastopama atrēzija (nav anālās atveres) un kumeļu ataksija. No subletālo gēnu izraisītiem defektiem biežāk novērots acs varavīksnenes trūkums un lēzenie nagi, bet retāk — saīsināts apakšžoklis.

Teļiem biežāk nekā kumeļiem novēroti letālie defekti un relatīvi retāk subletālie defekti. Vairumam no tiem ir recesīvas īpašības (29. tabula).

No 29. tabulas datiem redzams, ka govīm galvenokārt ir skeleta defekti un sastopamas līdzīgas anomālijas, kā, piemēram, dominantā

29. tabula

Liellopu letālie un subletālie defekti

Lokalizācija	Pazīme	Ana- līze	Skaldī- šanās	Iedzīm- šanas tips	Autors, gads
1	2	3	4	5	6
	Letālie defekti				
Galva	Saīsināts apakšžoklis (<i>brahignatia</i>)	K	23:5	Recesīvs	Annets, 1939
	Smadzeņu tūska (hidro- cefālija)	K	21:6	Recesīvs	Kouls, 1942
Viduklis	Nāšu trūkums	A	33:37	Dominants	Vesers, 1946
	Dominantā pundurainība	K	625:205	Dominants	Kru, 1925; Lašs, 1930; Jangs, 1951 u. c.
	Recesīvā pundurainība	K	370:123	Recesīvs	Vridts, 1925; Lutikovs, 1932; Brandts 1941 u. c.
	Saīsināts mugurkauls	A	120:22	Recesīvs	Mors, 1930; Zofoniasons, 1935
Ekstremi- tātes	Ločītavu pārkaulošanās (ankilozē)	A	35:9	Recesīvs	Stangs, 1940; Murejs, 1951
	Kāju trūkums	A	102:113	Recesīvs	Vridts, 1928; Johansons, 1941
Falangu trūkums	A	Recesīvs			
Āda un ap- matojums	Muskuļu paralīze	A	36:6	Recesīvs	Halts, 1934 Hedlijs, 1927; Hats, 1948 u. c.
	Daļējs ādas iztrūkums (epiteliogēnēze)	A		Recesīvs	
	Zvīņaina āda (ihtioze)	A	125:29	Recesīvs	Tafs, 1949 u. c. Eizele, 1936; Larsons, 1952 u. c.
	Apmatojuma trūkums (hipotrihoze)	A		Recesīvs	
Zarnu trakts	Mumifikācija	A	22:10	Recesīvs	Leije, 1950
	Nav anālās atveres (atrēzija)	A		Recesīvs	Larsons, 1952 u. c.
Krampji un paralīze	Iedzimtie krampji	A	47:6	Recesīvs	Gregoris, 1944
	Pakaļkāju paralīze	A	90:15	Recesīvs	Leije, 1930; Tafs, 1948; Nilsens, 1950

1	2	3	4	5	6
	Subletālie defekti				
Galva	Saīsināts augšžoklis	A	6:3	Recesīvs	Bekers, 1949
Acis	Aklums (katarakta)	A	145:23	Recesīvs	Gregoris, 1943; Saunders, 1951 u. c.
Viduklis	Dominantā pundurainība	K	106:91	Dominants	Stonakers, 1944; Johansens 1953
	Recesīvā pundurainība	A	82:28	Recesīvs	Mids, 1942; Kohs, 1949
	Dopelenders (krusta muskuļu hipertrofijas šķēlums)	K	17:9	Recesīvs	Kronahers, 1934; Smits, 1949 u. c.
Ekstremi- tātes	Līkas priekškājas	A	38:6	Recesīvs	Remmers, 1939; Mirs, 1943 u. c.
	Starpnagu uzkauls (<i>Limax</i>)	A		Dominants	Gotvalds, 1953
Āda un ap- matojums	Apmatojuma trūkums	A	11:5	Recesīvs	Ļutikovs, 1938; Hats, 1953 u. c.
Krampji un paralizes	Teļu ataksija	A	100:23	Recesīvs	Saunders, 1952

Apzīmējumi 3. ailē: iedzimšanas tips noskaidrots, A — ar ģeņealģisko metodi, analizējot ciltsrakstus, K — krustojot hibridoloģiskai analīzei.

un recesīvā pundurainība, apmatojuma trūkums. Īsāks augšžoklis vai apakšžoklis dzīvniekiem traucē barības uzņemšanu, un tie kļūst mazdzīvotspējīgi. Ja nav anālās atveres, dzīvnieks nevar izdalīt izkārnījumus un bez ķirurģiskas operācijas tas var nobeigties.

Sivēnu defektu saraksts parādīts 30. tabulā. Samērā bieži sastopama ūdensgalva, smadzeņu tūska, anālās atveres trūkums un kāju paralīze. Šie defekti iedzimst lielākoties kā recesīvas pazīmes.

Vistām aprakstīts visvairāk defektu: īsas kājas, spalvu trūkums, pundurainība, spārnu trūkums (abrahija), daudz pirkstu (polidaktilija) vai to saaugšana (sindaktilija), cāļu ataksija, embrija agrīna bojāeja utt.

Dažādu iedzimstošo defektu analīze rāda, ka daudzos gadījumos tie novērojami dažādām dzīvnieku sugām, it sevišķi tas attiecas uz galvas, vidukļa, taisnās zarnas, ādas un apmatojuma defektiem, kā arī uz vielu maiņas traucējumiem. Svarīgi ir tas, cik lielus traucējumus dzīvības procesu norisē izraisa atsevišķais defekts un kādā ontogēnēzes stadijā tas parādās. Jo agrāk defekts rodas un jo spēcīgāk tas iedarbojas, jo ātrāk notiek bojāeja. Jaundzimušo defektiem novēro lielu izteiktības pakāpes mainību.

Defektu nozīme un to novēršanas perspektīva. Lai gan jaundzimušo defektiem nav tik liela saimnieciska nozīme kā dzīvnieku ražībai un auglībai, tomēr tie var radīt ievērojamus ekonomiskos

Cūku letālie un subletālie defekti

Lokalizācija	Pazīme	Ana- līze	Skaldi- šanās	Iedzim- šanas tips	Autors, gads
Letālie defekti					
Galva	Aukslēju šķelums Smadzeņu tūska	K A	38:19	Recesīvs Recesīvs	Kohs, 1932 Nordbi, 1929; Varviks, 1943
Viduklis	Ūdensgalva Saisināts mugurkauls	K K	136:42	Recesīvs Recesīvs	Blūms, 1938 Dabčevskis, 1949
Ekstremi- tātes	Kāju trūkums Zilonkājas Pirkstu savērsums	K K	207:25 177:54	Recesīvs Recesīvs Recesīvs	Džonsons, 1940 Uolters, 1932 Varviks, 1943 u. c.
Ada un ap- matojums	Apmatojuma daļējs trū- kums	A	26:9	Recesīvs	Seibers, 1955
Zarnu trakts	Nav anālās atveres	K	621:103	Recesīvs	Varviks, 1926; Berge, 1941
Krāmpji un paralīzes	Kāju muskuļu saaugums Pakaļkāju paralīze	K K	220:46 21:7	Recesīvs Recesīvs	Mors, 1939 Berge, 1940
Subletālie defekti					
Galva	Saisināts apakšzoklis	A	—	Recesīvs	Iduols, 1952
Acis	Mikroftalmija	A	—	Dominants	Roberts, 1948
Ekstremi- tātes	Trīskājainība	A	200:30	Recesīvs	Butzs, 1953
Zarnu trakts	Zarnu uzbiezinājums	A	—	Recesīvs	Henkoks, 1950
Asinis	Hemofilija	K	64:45	Recesīvs	Bogarts, 1942

Apzīmējumi 3. ailē tādi paši kā 29. tabulā.

zaudējumus lopkopībā. Svarīga nozīme ir iedzimstošo anomāliju izskaušanai ar selekciju. Ģenētiskie pētījumi dos iespēju noskaidrot dažādu alēļu darbības veidu un lomu organisma normālā attīstībā.

No praktiskā viedokļa nav vienalga, vai jaundzimušo defekti ir ģenētiski nosacīti vai tiem ir neģenētiska daba. Ja tie nav iedzimstoši, tad svarīgi zināt, kādi vides faktori izraisa attīstības traucējumus un embriju bojāeju, lai, tos novēršot, varētu uzlabot dzīvnieku auglību un veselību.

Lauksaimniecības dzīvnieku mākslīgās apsēklošanas strauja attīstība rada nepieciešamību un iespējas profilaktiskos nolūkos veikt defektu uzskaiti un analīzi, vaislinieku pārbaudi pēc letāliem un subletāliem faktoriem un to nesēju savlaicīgu izbrākšanu.

13. Kvantitatīvo pazīmju iedzimšanas un mainības analīze

Iepriekšējās nodaļās apskatītas dažādas gēnu darbības un mijiedarbības formas, kuras nosaka kvalitatīvo pazīmju iedzimšanu un mainību (melnā vai sarkanbrūnā krāsa, vistu sekstes formas dažādība, asins grupas utt.). Taču kvalitatīvo pazīmju ir mazāk nekā kvantitatīvo pazīmju un to nozīme lauksaimniecības dzīvnieku audzēšanā un selekcijā ir ievērojami mazāka nekā kvantitatīvo poligēno (polimērisko) pazīmju nozīme.

Polimērija ir vairāku līdzīgas iedarbības gēnu ietekme uz vienu, parasti kvantitatīvu pazīmi. Jaunākos pētījumos ir pierādīts, ka šo gēnu ietekme var būt atšķirīga, pie tam daļa gēnu var ietekmēt pazīmi pozitīvi, bet daļa — negatīvi. Tādēļ polimērisko gēnu darbība jāuzskata par summāru jeb aditīvu (lat. *additio* — pielikšana). Aditīvie gēni var būt dominanti un recesīvi. Tie var atrasties vienā un tai pašā hromosomā vai dažādās hromosomās. Kvantitatīvo pazīmju mainību visai bieži nosaka plejotropija, t. i., viena un tā paša gēna vienlaicīga ietekme uz divām un vairākām pazīmēm, veidojot attiecīgo pazīmju savstarpējas sakarības. Līdz ar to vairs nav iespējams noskaidrot atsevišķo gēnu darbību ar hibridoloģisko analīzi. Kvantitatīvo pazīmju iedzimšanas un mainības analīzei izmanto ģenētiski matemātiskās metodes, aprēķinot dažādus populāciju parametrus, kuriem ir liela nozīme selekcijas rezultātu novērtēšanā un prognozēšanā.

Kvantitatīvās pazīmes aptver visas organisma fizioloģiskās īpašības un dzīvnieku saimnieciski nozīmīgās pazīmes — piena, gaļas, vilnas ražību, auglību, dējību, barības izmantošanu utt. So pazīmju veidošanos un mainību nosaka daudzu gēnu komplicēta savstarpējā mijiedarbība un vides faktoru (ēdināšanas, turēšanas, klimata) ietekme. Analizējot normāla sadalījuma liknes segto laukumu vai tā daļas (sk. 1. att.), var noteikt ģenētisko un neģenētisko faktoru ietekmi uz pazīmes mainību (mainības struktūru), kā arī daudzus parametrus selekcijas darbam (selekcijas diferenciāli, izlases robežas jeb minimālās prasības, sagaidāmo selekcijas efektu utt.).

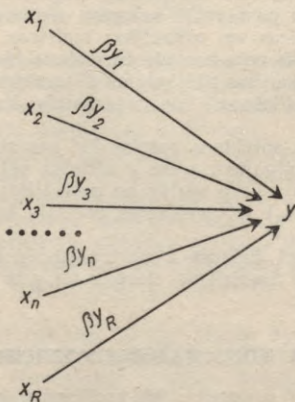
Populāciju ģenētiskos parametrus nosakot, jāatceras, ka statistiskās paraugkopās var ietilpināt tikai viendabīgus dzīvniekus — noteikta dzimuma un vecuma, vienas paaudzes (vienaudzis), kuri atrodas līdzīgos ēdināšanas un turēšanas apstākļos. Sprotams, ka efektīvai selekcijai nepieciešami labi vides apstākļi, resp., tiem jāsekmē uzlabojamo pazīmju pilnīgāka attīstība. Sliktos saimnieciskos apstākļos audzēto dzīvnieku populācijas ģenētiski statistiskai analīzei ir maza nozīme vai arī tai nav nekādas jēgas. Jāatceras, ka iegūtie parametri ir attiecināmi tikai uz dotās populācijas vairākām

paaudzēm, kuras atrodas līdzīgos vides apstākļos. Parametri nav pārnesami vai lietojami citās populācijās. Populācijas parasti ir pārsežošanas, t. i., vienlaicīgi dzīvo vismaz trīs paaudzes — bērni, vecāki un vecvecāki. Šī iemesla dēļ arī iegūtie populācijas parametri maz izmainās tuvāko 3 vai 4 paaudžu laikā, ja neizmainās vides apstākļi un populācijas lielums.

Visu parametru noteikšana balstās uz populācijas locekļu fenotipisko dažādību, kā arī uz vecāku un pēcnācēju, sibu un pussibu ģenētisko un fenotipisko līdzību. To noteikšanai izmanto ceļu analīzes metodi.

13.1. CEĻU ANALĪZES METODE

S. Raita izstrādātā ceļu analīzes metode ļauj noteikt kādas pazīmes (fenotipa) sakarību starp vecākiem un pēcnācējiem, noteikt to fenotipisko līdzību vai arī dažādu pazīmju sakarību vieniem un tiem pašiem dzīvniekiem. Šīs metodes pamatā ir savstarpēji atkarīgo mainīgo lielumu sistēmas grafiska attēla konstruēšana. Mainīgo savstarpējo sakarību apzīmē ar bultām starp argumentu un funkciju (noteicošo faktoru un rezultātu). Dažkārt ir lietderīgi ieslēgt dotajā sistēmā kādu nenosakāmu (atlikuma) mainīgu lielumu, kas apvieno visus tos ietekmētājfaktorus, kuri nav ievēroti šīs sistēmas pamatfaktoru mainīgajos lielumos. Ceļu grafiskajā attēlā mainīgo x_i skaits n ietekmē kādu vienu mainīgu lielumu y , bet ar x_R apzīmēts kāds atlikuma (neievērotais) faktors:



Pieņemot, ka starp visiem lielumiem pastāv lineāra sakarība, dotajā modelī mainīgo y var noteikt pēc vienādojuma

$$y = \alpha + \beta y_1 x_1 + \beta y_2 x_2 + \beta y_3 x_3 + \dots + \beta y_n x_n + \beta y_R x_R,$$

kur βy — parciālās regresijas koeficienti, kuri rāda, par kādu lielumu izmainās y , ja mainīgais x_i ($x_1, x_2 \dots x_n$) izmainās par 1 vienību;

x_R — atlikuma jeb nenosakāmo faktoru ietekme.

Ja modeli ietverto mainīgo lielumu dispersijas apzīmē atbilstoši ar σ_y^2 un σ_i^2 mainīgam x_i , tad iegūst lielumu p :

$$p_{y_i} = \beta y_i \frac{\sigma_i}{\sigma_y},$$

kuru sauc par Raita ceļa koeficientu no x_i uz y . Tātad ceļu koeficienti ir parciālie regresijas koeficienti gadījumam, kad mainīgie lielumi izteikti standartnovirzes vienībās (σ):

$$v = \frac{y - \mu_y}{\sigma_y}, \quad u_i = \frac{x_i - \mu_i}{\sigma_i},$$

$$v = p_{v_1} u_1 + p_{v_2} u_2 + \dots + p_{v_n} u_n + \varepsilon.$$

Lai gan jaunākajā literatūrā S. Raita ceļu koeficientu metode daļēji ir kritizēta, tai tomēr saglabājas liela nozīme populāciju ģenētisko parametru noteikšanā. Daļa no mainīgajiem lielumiem ceļu koeficientu diagrammā ir doti. Piemēram, ceļa koeficients no vecāku genotipa (tēva vai mātes) ir pieņemts par 0,5, bet no vectēva (vecāsmātes) — 0,25 utt. Šī metode pēc konstruētās sakarību diagrammas ļauj veikt visai sarežģītus aprēķinus, piemēram, noteikt inbrīdinga koeficientu pēc 3 vai 4 paaudžu ciltsrakstiem. Šīs metodes galvenā priekšrocība ir tā, ka ceļu koeficientu diagramma pārskatāmi rāda selekcionāriem reāli pastāvošās sakarību sistēmas, nevis abstraktas matemātiskās matricas vai varbūtības matricas, kas ļauj gūt līdzīgus rezultātus. Tādēļ ceļu koeficientu metode jāuzskata par komplikētas ģenētiskās sakarības pārskatāmu diagrammas populācijas parametru formulu izveidošanai, kur ir pieņemts, ka visas attiecības ir lineāras.

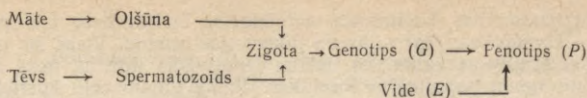
Ceļu koeficientu aprēķinos pastāv divi pamatlikumi.

1. Ja starp mainīgajiem x un y atrodas vēl kaut kādi mainīgi lielumi, tad ceļš no x uz y sastāv no parciāliem ceļiem. Ceļu koeficients no x uz y (p_{yx}) ir vienlīdzīgs parciālo koeficientu reizinājumam.

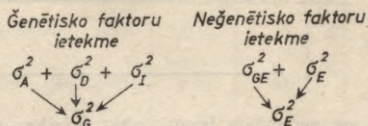
2. Ja no mainīgā lieluma x uz mainīgo y paralēli iet vairāki ceļi, tad korelācijas koeficients starp x un y ir vienlīdzīgs šo ceļu koeficientu summai.

13.2. IEDZIMSTAMĪBAS KOEFICIENTS

Iedzimstamība ir parametrs jeb koeficients, kas atspoguļo genotipa un vides relatīvo ietekmi uz fenotipisko mainību.



Fenotipiskās mainības struktūru atspoguļo šāds modelis:



- kur σ_A^2 — aditīvā ģenētiskā dispersija;
 σ_D^2 — dominanto gēnu dispersija;
 σ_I^2 — nealēlisko gēnu interakcijas dispersija;
 σ_{GE}^2 — genotipa un vides mijiedarbības dispersija;
 σ_E^2 — vides ietekmētā pazīmes dispersija.

No tā izriet, ka iedzimstamība plašā nozīmē

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2}{\sigma_P^2} = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_P^2}$$

ir ģenētiski nosacīta mainības σ_G^2 īpatsvars kopējā fenotipiskajā mainībā σ_P^2 . Taču eksperimentos ir noskaidrots, ka kvantitatīvo pazīmju mainībā domināto (alēlisko) un epistatisko (nealēlisko) gēnu ietekme ir samērā maza, mainību izraisa galvenokārt aditīvo gēnu darbība. Tādēļ iedzimstamību šaurākā nozīmē var izteikt modelis

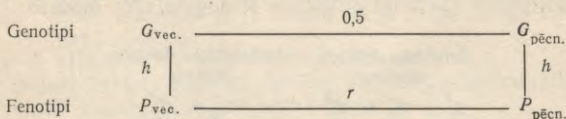
$$h_s^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2}$$

jeb aditīvās dispersijas attiecība pret fenotipisko dispersiju. Līdz ar to visā turpmākā izklāstā jēdziens «iedzimstamība» tiks lietots kā aditīvā ģenētiski nosacītā kvantitatīvo pazīmju mainības daļa kopējā fenotipiskajā mainībā populācijas indivīdiem.

Tāpat iedzimstamības koeficients h^2 pēc būtības rāda genotipa regresiju pēc fenotipa vai to, kādā mērā fenotips raksturo genotipu, un attiecīgas pazīmes uzlabošanas iespējas ar selekciju. Jo augstāka iedzimstamība, jo drošāka masveida selekcija pēc dotās pazīmes. Iedzimstamības koeficients atspoguļo arī kvantitatīvās pazīmes mainības struktūru populācijā un tās iedzimšanas noturību. Lūk, kāpēc h^2 ir centrālais un visnozīmīgākais populācijas parametrs dzīvnieku selekcijā.

Teorētiski pastāv trīs ceļi iedzimstamības noteikšanā: 1) izogēnu līniju salīdzināšana (monozigotisko un dizigotisko dvīņu); 2) radniecīgu dzīvnieku fenotipiskās līdzības noteikšana; 3) selekcijas eksperimenta rezultātu aprēķināšana.

Iedzimstamības koeficienta noteikšanai biežāk lieto trīs metodes — *korelācijas*, *regresijas* un *dispersijas analīzi*. Visas šīs metodes pamatojas uz radnieku lielāku fenotipisko līdzību, nekā tā ir neradniecīgiem populācijas locekļiem. Piena govīm ceļu koeficientu diagramma ir šāda:



Tātad vecāku un pēcnācēju fenotipiskās līdzības sakarību izsaka korelācijas koeficients r , bet ģenētiskā līdzība starp pēcnācējiem un vecākiem vidēji populācijā sastāda 0,5. Ceļu no genotipa uz fenotipu ($G \rightarrow P$) var apzīmēt ar burtu h . Tadā gadījumā fenotipiskās līdzības vērtība

$$r = h \cdot 0,5 \cdot h = 0,5h^2$$

un iedzimstamības koeficients

$$h^2 = \frac{r}{0,5} = 2r.$$

Intraklašu korelācijas pussību grupās $r = \frac{\sigma_v^2}{\sigma_v^2 + \sigma_i^2}$, bet iedzimstamība $h^2 = 4r$.

Apskatītais modelis izriet no pieņēmuma, ka vecāki un pēcnācēji (mātes un meitas) atrodas līdzīgos vides apstākļos. Taču ne vienmēr tā ir, un tādēļ precīzāk, bioloģiski un statistiski pareizāk būtu iedzimstamības koeficientu noteikt pēc pēcnācēju t un vecāku v regresijas analīzes. Tad pēc pussībiem $h^2 = 2b_{pv}$ (govkopībā), bet pēc

31. tabula

Dispersijas analīzes shēma sību S un pussību PS ģimenēs cūkkopībā
(v — vaislinieki, m — mātes, t — pēcnācēji)

Variēšanas avoti (gradācijas)	Brīvības pakāpes	Vidējais kvadrāts	Gaidāmās vidējā kvadrāta vērtības
Vaislinieki Metieni no vaisliniekiem Sībi māšu metienos	$v-1=1125$ $m-v=326$ $t-m=1499$	$Q_{(v)}=0,1464$ $Q_{(m)}=0,1028$ $Q_{(t)}=0,0587$	$\sigma_R^2 + k_2\sigma_m^2 + k_3\sigma_v^2$ $\sigma_R^2 + k_1\sigma_m^2$ σ_R^2

$$\begin{aligned} \sigma_R^2 + \sigma_v^2 + \sigma_m^2 &= 0,0980 \\ \sigma_m^2 &= \text{cov}S - \text{cov}PS = 0,0221 \\ k_1 = k_2 &= 2,00 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \sigma_R^2 &= \sigma_T^2 - \text{cov}S = 0,0587 \\ \sigma_v^2 &= \text{cov}PS = 0,0172 \\ k_3 &= 2,54 \end{aligned}$$

Piemērs ņemts no P. Džonsona (1959).

Vidējos kvadrātus aprēķina, attiecīgās noviržu kvadrātu summas dalot ar atbilstošo brīvības pakāpju skaitu.

Dispersijas analīzes shēma pussību ģimenēs piena lopkopībā
(v — bulļi, N — pirmpienes)

Variēšanas avoti (gradācijas)	Brīvības pakāpes	Vidējais kvadrāts	Gaidāmās vidējā kvadrāta vērtības
Ganāmpulku (saimniecību) atšķirības	$g-1$	$Q(g)$	$\sigma_i^2 + \frac{N}{v} \sigma^2 + \frac{N}{g} \sigma^2$
Starp pussību grupām ganāmpulkā	$v-g$	$Q(v)$	$\sigma_i^2 + \frac{N}{v} \sigma^2$
Starp indivīdiem pussību grupās	$N-v$	$Q(i)$	σ_i^2

pilnīgiem sibiem — $h^2 = b_{pv}$ (cūkkopībā), kur b_{pv} ir pēcnācēju fenotipa regresija pēc vecāku fenotipa.

Pussību vai pilnīgo sību datus izmantojot, parasti veic dispersijas analīzi ar daudzfaktoru modeli (31., 32. tabula). Reizē no tā paša hierarhiskā kompleksa var noteikt arī atkārtojamības un ģenētiskās korelācijas koeficientu. Protams, šādu darbietilpīgu aprēķinu izpildei ir nepieciešams izmantot elektroniskaitļotājus (ESM) ar attiecīgu matemātisku programmu.

Aprakstīto metožu izmantošana ir atkarīga no dzīvnieku sugas un uzkrātā materiāla satura. Taču šī parametra noteikšana maza apjoma paraugkopās (ģimenēs, ciltslinijās) ir maznozīmīga vai pat nenozīmīga. Tikai reprezentējot lielas populācijas (rajona, apgabala vai audzēšanas zonas, izņēmumu kārtā — lielo audzētavu ganāmpulku), ir vajadzība analizēt parametrus.

13.3. REALIZĒTĀ JEB EFEKTĪVĀ IEDZIMSTAMĪBA

Analizējot selekcijas eksperimentu rezultātus, ir iespējams noteikt, par cik pēcnācēju pazīmes vidējais aritmētiskais pārsniedz sākuma populācijas vidējo aritmētisko, un tādējādi salīdzināt pēcnācēju pārkāpumu pār sākuma populācijas vidējo, resp., attiecināt faktisko selekcijas efektu pret selekcijas diferenciāli. Šajā gadījumā pieņem, ka dotās pazīmes selekcijas efekts SE ir proporcionāls selekcijas diferenciālim SD un iedzimstamībai h^2 :

$$SE = SD \cdot h^2.$$

Izteiksmi pārveidojot, iznāk, ka

$$h^2 = \frac{SE}{SD} = \frac{\bar{x}_{pēcn.} - \bar{x}_{popul.}}{\bar{x}_{vec.} - \bar{x}_{popul.}}$$

Attiecību SE/SD apzīmē par realizēto jeb efektīvo iedzimstamību. Šis koeficients atspoguļo faktisko ģenētisko efektu, un šķiet, ka šī metode iedzimstamības noteikšanai būtu optimāla. Taču vairums nealēlisko gēnu kombināciju var iedzimt vai nu

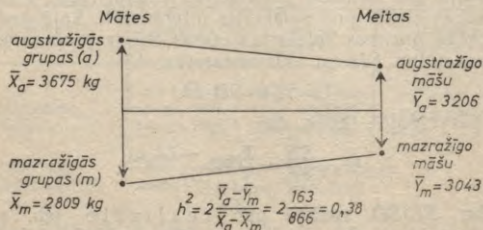
pirmajā, vai tālākajās paaudzēs. Tādā gadījumā nealēlisko gēnu mijiedarbības efekts pirmajā paaudzē būs lielāks nekā vēlākajās paaudzēs. Turklāt šāds epistatisko gēnu efekts var pat izzust turpmākās paaudzēs. Citiem vārdiem, efektīvā iedzimstamība (nosakot h^2 blakus paaudzēs) var pārspīlēt vidējo iedzimstamības koeficientu.

Tomēr efektīvo iedzimstamību plaši lieto eksperimentos ar laboratorijas dzīvniekiem (drozofilām, pelēm), jo šeit var uzturēt kontrolpopulāciju (bez mērķtiecīgas selekcijas) un salīdzināšanai veikt izlasi divos pretējos virzienos. Tādējādi vides ietekmētās tendences, kas var nomaskēt ģenētisko progresu, var eliminēties. Bieži vien šādos eksperimentos, vienlaicīgi selekcionējot pazīmes palielināšanas un samazināšanas virzienos, gūtais efekts un iedzimstamības koeficients katram virzienam var jūtami atšķirties. Tā, piemēram, H. Meijers un D. Enfields (1974) savos eksperimentos guva realizētās iedzimstamības koeficientus plusa virzienā 0,28, bet minusa virzienā 0,16.

Šāda rakstura eksperimentus ar lauksaimniecības dzīvniekiem, piemēram, cūkām, veica N. Kreigs u. c. (1956), kā arī H. Hetzers un V. Harvejs (1967) un guva labi sakrītošas h^2 vērtības 0,16 un 0,15 pēc cūku dzīvmasas pieauguma, kā arī pēc muguras spēķa biezuma.

Dž. Lašs un F. Strauss (1942), bet vēlāk arī V. Hartmanis (1959) aprēķināja efektīvo iedzimstamību, izmantojot ciltsdarba uzskaites datus piena lopkopībā. Sai nolūkā māšu ganāmpulku sadalīja divās skaitliski vienādās grupās: augstražīgo un relatīvi mazražīgo dzīvnieku grupās attiecībā pret vidējo aritmētisko ganāmpulkā. Atbilstoši noteica meitu vidējo ražību no augstražīgajām un mazražīgajām govīm. Gūtie rezultāti atspoguļoti 78. attēlā. Eksperimentā govīs tika apsēklotas ar vairāku bulļu spermū, un tēvu ietekme uz meitu izslaukumu nav ievērota vai izslēgta.

Iedzimstamības koeficienta skaitliskā vērtība svārstās robežās no 0 līdz 1, t. i., $0 \leq h^2 \leq 1$. Publikācijās un ziņojumos ērtības labad to bieži izsaka procentos, un tad koeficienta lielums ir robežās no 0 līdz 100%.



78. att. Iedzimstamības noteikšana pēc selekcijas eksperimenta datiem.

Iedzīstamības koeficienta lielums nav pastāvīgs, un to ietekmē vairāki faktori: 1) populācijas ģenētiskā struktūra jeb heterogenitāte; 2) vides apstākļi, to līdzība visiem indivīdiem populācijā; 3) koeficienta noteikšanas metodes; 4) pazīmes ģenētiskā un fizioloģiskā daba.

Jo lielāka indivīdu ģenētiskā dažādība, jo parasti augstāka pazīmju iedzīstamība, un otrādi — ģenētiski izlīdzinātos ganāmpulkos tā ir zemāka. Ja vides apstākļi līdzīgi visai populācijai un ir labvēlīgi dotās pazīmes pilnīgākai attīstībai, tad arī iedzīstamības koeficients ir augstāks. Ja populācijas indivīdi atrodas nevienādos vides apstākļos, tad iedzīstamības koeficients samazinās.

Iedzīstamības koeficients ir zemāks, ja tas noteikts ražošanas apstākļos pēc ciltsdarba uzskaites datiem, nevis pēc cūku kontroles nobarošanas datiem, kas iegūti vienā gadā un daudzos gados pēc kārtas speciālās stacijās, kur ir vientipiska ēdināšana. Pēc dažādām statistiskām metodēm aprēķinot h^2 no tiem pašiem populācijas izejdatiem, iedzīstamības skaitliskās vērtības ir nevienādas, jo atspoguļo atšķirīgus ģenētiski statistiskus procesus. Piemēram, H. Ternere (1969) publicēja Austrālijas merīnu aitu jēru (atšķirot no mātēm) atšķirīgus dzīvmasas iedzīstamības koeficientus, kas noteikti pēc

meitu-māšu regresijas metodes	0,28,
teļu pēcnācēju grupu (pussību) korelācijas	0,18,
realizētās iedzīstamības metodes	0,31.

Tāpat publicētie dati ir jāvērtē kritiski, rūpīgi analizējot sākotnējo materiālu un izmantoto noteikšanas metodi. Taču vislielākās atšķirības starp h^2 lielumiem ir tad, ja pazīmēm ir dažāda ģenētiskā un fizioloģiskā daba. Pēc daudzu publikāciju apkopojuma 33. tabulā doti salīdzināšanai dažādu pazīmju iedzīstamības koeficienti.

Pēc iedzīstamības izlases pazīmes var iedalīt trijās grupās.

Pazīmes ar augstu iedzīstamību $h^2 \geq 0,4$	Pazīmes ar vidēju iedzīstamību $h^2 = 0,25 \dots 0,40$	Pazīmes ar zemu iedzīstamību $h^2 = 0,01 \dots 0,25$
Dzīvnieku dzīvmasa	Izslaukums	Apaugļošanās
Ķermeņa izmēri	Dzīvmasas pieaugums	Daudzauglība
Liemeņa kvalitāte	Piena atdeve	Izdzīvotība
Piena sastāvs	Tesmeņa forma	Ilgmūžība
Vilnas kvalitāte	Barības izmantošana	Rezistence

Augstas un vidējas iedzīstamības pazīmju sarakstā ir vairums ekonomiski nozīmīgu pazīmju, un tās var mērķtiecīgi uzlabot ar selekciju. Zemākā iedzīstamības pakāpe ir t. s. sugu pielāgošanās īpašībām, kuras krasi pazeminās, pasliktinoties vides apstākļiem, un ātri uzlabojas labos vides apstākļos. Zema iedzīstamība vēl nenozīmē, ka šīs īpašības nav iedzīststošas, bet tikai norāda uz to, ka tās stipri variē dažādu neģenētisku faktoru ietekmē.

Iedzīstamības koeficients ir divu mainības komponentu (ģenētiskās un paratipiskās mainības) attiecība, un tas var mainīties,

Nozīmīgāko izlases pazīmju iedzīstamības koeficienti (h^2)

Pazīmes	h^2 (%)	Pazīmes	h^2 (%)
Govīm		Aitām	
Izslaukums	20...40	Vilnas nocirpums	30...60
Tauku saturs	30...70	Tiras šķiedras masa	30...60
Olbaltumvielu saturs	40...70	Vilnas garums	30...60
Piena atdeves intensitāte	10...50	Vilnas smalkums	20...50
Tesmeņa indekss	30...50	Matiņu sprogainība	20...40
Laktācijas noturība	15...30	Dzīvmasa	20...40
Barības izmantošana	20...40	Daudzauglība	10...30
Dviņu dzemdēšana	1...5	Galvas apvīlojums	40...60
Augstums skautā	50...70	Vistām	
Krūšu apkārtmērs	30...60	Dējība gadā	5...15
Eksterjera novērtējums	20...30	Dējības intensitāte	15...30
Augstums pieaugums	20...30	Vaislas ātraudzība	20...50
Muskuļacs laukums	20...50	Apaugļošanas spēja	5...15
Tauku saturs kautķermenī	30...50	Cāļu izšķilums	5...20
Cūkām		Olu vidējā masa	40...70
(kontroles nobarošanā)		Dzīvmasa	30...70
Dzīvmasas pieaugums	20...50	Olu baltuma augstums (Hau)	30...50
Barības izmantošana	20...30	Olu blīvums	30...50
Kautķermeņa garums	30...60	Rezistence pret Mareka slimību	5...15
Muguras spēka biežums	30...70	Zirgiem	
Muskuļacs laukums	20...60	Ātrums rikšos	15...30
Galvas / tauku attiecība	30...70	Vilkmes spēks	10...25
Galvas pigmentācija	30...40		
Sivēnmašu daudzauglība	10...15		
Sivēnmašu pienīgums	10...20		

mainoties skaitītājam vai saucējam. Kā jau minēts, ģenētiskā dispersija mainās līdz ar gēnu frekvences izmaiņām. Ja selekcija izmaina gēnu frekvenci, tad mainās arī iedzīstamība. Kvantitatīvo pazīmju gēnu frekvences izmaiņas ir tik mazas, ka pamanīt iedzīstamības koeficientu izmaiņas ir ļoti grūti, it īpaši lieliem lauksaimniecības dzīvniekiem ar lēnu paaudžu maiņu. Turklāt mazās populācijās (atsevišķās audzētavās) inbrīdings ir neizbēgams un pat pastiprinās, veicot homogēno atlasī. Tādā gadījumā var palielināties homozigotība, un tad iedzīstamība samazinās.

Paratipiskās mainības palielināšanās dažādos vides apstākļos savukārt iedzīstamības koeficientu pazemina, piemēram, ja mākslīgās apsēklošanas staciju bullus pārbauda pēc meitu produktivitātes dažādās saimniecībās ar atšķirīgiem ēdināšanas un turēšanas apstākļiem (izslaukuma līmeņiem). Analogiski arī vecuma ietekmes neievērošana pazemina iedzīstamību. Eiropā govju izslaukuma iedzīstamību nosaka pēc pirmieņu datiem, bet Ziemeļamerikā — pēc dažādu laktāciju izslaukumiem, tādēļ arī publicētie iedzīstamības koeficienti nedaudz atšķiras. Pat pirmieņu ātraudzības variāšanu koriģējot, nav iespējams pilnībā izslēgt to izslaukumu atšķirības, un tādēļ palielinās atlikuma dispersija, attiecīgi samazinoties

iedzimstamībai. Turpretī, izmantojot govju ražības datus līdzīgā vecumā un it īpaši vienā atnešanās sezonā, atlikuma dispersija samazinās, bet iedzimstamība palielinās. Analogiski piena izslaukuma iedzimstamību var ietekmēt arī servisa perioda un govju cietstāvēšanas ilguma svārstības kā papildfaktori atlikuma dispersijas izmaiņām.

Tātad, kāpinot ražības līmeni, attiecīgos ganāmpulkos palielinās iedzimstamība un izlases efektivitāte. Arī buļļu māšu grupās iedzimstamība ir zemāka nekā parastos ganāmpulkos, jo tām izslaukuma kāpināšanai ir atšķirīgas barības devas un atšķirīgi turēšanas apstākļi. Pat piena ražības kontroles intervāli pārraudzībā (34. tabula) var ietekmēt uzskaites precizitāti un reizē iedzimstamības koeficientu vērtības (L. Okonors un S. Liptons, 1960).

34. tabula

Kontroles slaukšanas intervāli un iedzimstamības koeficienti

Kontroles intervāli (dienās)	Iedzimstamības koeficients		
	izslaukuma	tauku saturs	beztauku sausnes
1	0,30	0,82	0,90
14	0,30	0,71	0,75
28	0,29	0,61	0,61
56	0,27	0,44	0,44

Lūk, tādēļ ir nepieciešams lopkopības pārraudzību veikt rūpīgi un sistemātiski, lai uzlabotu selekcijas efektivitāti.

Iedzimstamības koeficienta izmantošana dzīvnieku selekcijā ir visai daudzpusīga. To izmanto efektīvu un pēc izmaksām lētāku izlases metožu izvēlei (nopamatošanai), dzīvnieku audzēšanas metodes izvēlei aditīvās un neaditīvās mainības pastiprināšanai un virzīšanai, gaidāmā selekcijas efekta prognozei selekcijas programmās, hibridizācijas (krustošanas) gaidāmā efekta noteikšanai, pārbaudāmo vaislinieku pēcnācēju grupas lieluma nopamatošanai u. c.

Augsta iedzimstamība ļauj sekmīgi izmantot masveida jeb fenotipisko izlasi, ievērojot tikai indivīda fenotipu un gaidot no tā līdzīgus pēcnācējus. Turpretī *zemas iedzimstamības* pazīmju uzlabošanai lieto ģimeņu izlasi, t. i., bez indivīda fenotipa ņemot vērā tā vecāku un pēcnācēju fenotipisko pārākumu pār populācijas vidējo, resp., ģimenes pārākumu. Lai gan, novērtējot pēc pēcnācējiem, pāgarinās paaudžu maiņas intervāls, tomēr reizē ar to paaugstinās izlases drošums (precizitāte) un selekcijas efektivitāte.

Dažādām audzēšanas metodēm ir atšķirīga nozīme alēļu frekvences izmaiņās. Ja pazīmei ir augsta iedzimstamība, piemēram, $h^2=0,5$ piena tauku saturam, tad nav nepieciešamības stipri palielināt attiecīgo alēļu frekvenci un labus panākumus var sasniegt ar tīraudzēšanu. Un otrādi, ja pazīmei ir zema iedzimstamība,

piemēram, $h^2=0,25$ govju izslaukumam, tad efektīvākas selekcijas nolūkam jālieto šķirņu krustošana, ievērojami palielinot izslaukumu determinējošo alēļu frekvenci.

Selekcijas efekts parasti ir proporcionāls pazīmes iedzimstamības pakāpei un fenotipiskajai mainībai. Taču bieži vien pazīmēm ar augstu iedzimstamību ir mazāka mainība ($s\%$), bet pazīmēm ar zemāku iedzimstamību lielāka mainība.

Iedzimstamības koeficients jau iepriekš orientē uz heterozes iegūšanas iespēju un gaidāmo krustošanas efektu salīdzinājumā ar izejas šķirņu populācijas vidējo. Ja pazīmēm ir pietiekami augsta iedzimstamība ($h^2>0,4$), tad hibrīdajos pēcnācējos var sagaidīt intermediāru efektu jeb vidējo starp abu vecāku šķirņu populācijas parametriem. Turpretī pazīmēm ar zemu iedzimstamību F_1 paaudzē gaidāma heteroze, resp., pēcnācēju pazīmes vidējā lieluma pārākums pār izejas šķirņu vidējo lielumu.

Kopsavilkumā jāatzīmē, ka ilgstoša izlase noteiktā virzienā un inbrīdīngs var pakāpeniski samazināt alēļu frekvenci un heterozigotību, attiecīgi pazeminot arī selekcijas efektu. Tādēļ nepieciešams h^2 vērtību periodiski pārbaudīt katrai populācijai, lai iedzimstamības koeficienta izmantošana selekcijā būtu drošāka.

13.4. ATKĀRTOJAMĪBAS KOEFICIENTS

Populācijas izlases pazīmju mainības struktūru atspoguļo ne vien iedzimstamības, bet arī atkārtamības koeficients. Atkārtamības koeficients apskata atkārtoti mērītu fenotipu, resp., vienas un tās pašas pazīmes (izslaukuma, sivēnu skaita metienā, vistu dējības) novērtējumu dažādā dzīves laikā tiem pašiem indivīdiem.

Dispersijas analīze ļauj noteikt līdztekus ģenētiski nosacītai mainībai arī pazīmes mainību dažādu vides faktoru ietekmē: gan nēpārtrauktu jeb permanentu (P), gan periodisku jeb temporālu (T).

Sādu mainības struktūru pārskatāmi var redzēt 79. attēlā. Tā, palielinoties vērā ņemamo ražības datu skaitam, samazinās periodiski (temporāli) ietekmējošo faktoru variānce un attiecīgi palielinās ģenētiskās variānces īpatsvars šo varianču summā. Atkārtamības koeficientu izteic ar intraklašu korelāciju (r_a), kura atspoguļo permanento faktoru ietekmētās variānces $V(P)$ īpatsvaru atkārtotos novērojumos:

G	E_p	E_T	$n = 1$
G	E_p	E_T	$n = 2$
G	E_p	E_T	$n = 6$

79. att. Variānces komponentu sakarība, ievērojot vienas laktācijas ($n=1$), divu laktāciju ($n=2$) un sešu laktāciju ($n=6$) vidējo:

G — ģenētiskā variānce, E_p — permanenti ietekmējošo vides faktoru variānce, E_T — temporāli ietekmējošo vides faktoru variānce.

$$r_a = \frac{V(P)}{V(P) + V(T)}$$

Permanentās individu atšķirības izraisa genotipa mijiedarbība ar pastāvīgi ietekmējošiem vides faktoriem. Kā piemēru var minēt pirmieņu tesmeņa bojājumus, kas var ietekmēt piena ražību visā produktīvā mūža laikā. Kā temporālie vides faktori var būt barības kvalitātes izmaiņas gadu no gada. Taču šīs variācijas $V(T)$ lielums samazinās, ņemot ražības datus par vairākām laktācijām (n) proporcionāli $V(T)/n$. Tādā gadījumā potenciālās ražotspējas regresija b pēc atkārtotu novērojumu n skaita ir

$$b = \frac{V(P)}{V(P) + \frac{V(T)}{n}} = \frac{nr_a}{1 + (n-1)r_a},$$

kur r_a ir atkārtojamības koeficients.

Tātad, novērojumu skaitam palielinoties, saucēja lielums samazinās un reālās ražotspējas regresijas koeficients pēc vairāku laktāciju vidējā aritmētiskā palielinās, t. i., dzīvnieka ražotspējas novērtējums kļūst drošāks (precīzāks). Citiem vārdiem, atkārtojamības koeficients r_a rāda turpmāko novērojumu (P_n) fenotipiskās dispersijas attiecību pret pirmo fenotipisko dispersiju (P_1)

$$r_a = \frac{\sigma_{P_n}^2}{\sigma_{P_1}^2}.$$

Atkārtojamība rāda, kāda individuālās mainības daļa atkārtosies turpmākā periodā, t. i., atkārtojamība atspoguļo reālās ražotspējas īpatsvaru jau novērotajās ražības atšķirībās starp dzīvniekiem.

Piemēram, noslēgtās laktācijas izslaukuma atkārtojamība ir ap 0,40. Tas nozīmē, ja kādas govys izslaukums par 150 kg ir lielāks nekā ganāmpulka vidējais izslaukums, tad nākamajā laktācijā šī atšķirība var būt tikai 60 kg ($150 \cdot 0,40$).

Atkārtojamības noteikšanai izmanto divas statistiskās metodes:

- 1) *pāru korelācijas koeficienta aprēķinu* (intraklašu korelāciju) un
- 2) *dispersijas analīzi*, aprēķinot starpklašu korelāciju:

$$r_a = \frac{\sigma_G^2 + \sigma_{Ep}^2}{\sigma_G^2 + \sigma_{Ep}^2 + \sigma_{Et}^2} = \frac{\sigma_G^2 + \sigma_{Ep}^2}{\sigma_P^2},$$

kur σ_G^2 — ģenētiskā dispersija,

σ_P^2 — fenotipiskā dispersija,

σ_{Ep}^2 — vides faktoru permanentās iedarbības dispersija,

σ_{Et}^2 — vides faktoru temporālās iedarbības dispersija.

Atkārtojamības koeficienta vērtība svārstās robežās no 0 līdz 1, t. i., $0 \leq r_a \leq 1$.

No iepriekšējās formulas var redzēt, ka atkārtojamībai un iedzimstamībai ir daudz kopīga, taču atkārtojamības koeficienta aprēķinos ir ietverta gan aditīvo, gan neaditīvo gēnu iedarbība un izdalīta vides faktoru temporālā ietekme uz fenotipisko mainību. Līdz ar to iedzimstamības koeficients ir mazāks par atkārtojamības koeficientu, t. i., $h_2 \leq r_a$, un atkārtojamības koeficients savukārt norāda uz

Lauksaimniecības dzīvnieku pazīmju atkārtojamības koeficienti (r_a)

Pazīmes	r_a	Pazīmes	r_a
Laktācijas izslaukums	0,35...0,50	Govs grūsnības ilgums	0,15...0,20
Piena tauku daudzums	0,35...0,45	Teļu dzīvmasas, piedzimstot	0,20...0,50
Piena tauku procents	0,50...0,70	Teļu dzīvmasa, atšķirot no	0,30...0,50
Laktācijas liknes notu- riba $P_{2,1}$	0,15...0,35	govs (gaļas govīm)	
Piena atdeves intensitāte	0,60...0,80	Sivēnu skaits metienā	0,12...0,18
Pēcslaukums	0,15...0,20	Aitu vilnas nocirpums	0,40...0,80
Atnešanās intervāls	0,01...0,10	Vilnas tīršķiedras masa	0,35...0,70
Apseklošanas reižu skaits uz grūsnību	0,01...0,05	Vilnas garums	0,50...0,80
		Aitu izslaukums	0,30...0,50
		Vistu dējība	0,10...0,15
		Zirgu ātrums rikšos	0,10...0,20

iespējamu iedzimstamības koeficienta maksimālo vērtību. Orientācijai 35. tabulā dotas dažādu pazīmju atkārtojamības koeficientu robežas.

Atkārtojamības koeficienta vērtība nav pastāvīga, tā atkarīga no pazīmes bioloģiskās dabas, pazīmes mērišanas laika intervāliem un kļūdām, mainīgiem vides apstākļiem u. c. Srouds ar līdzstrādniekiem (1960) konstatēja atkārtojamības koeficienta palielināšanos uzlabotos ēdināšanas un turēšanas apstākļos piena ražības rādītājiem:

	r_a viduvējos apstākļos	r_a labos apstākļos
Piena izslaukumam	0,37	0,49
Tauku daudzumam	0,32	0,44
Tauku procentam	0,70	0,71

Uzlabojoties vides apstākļiem, sevišķi jūtami izmainās izslaukuma un piena tauku daudzuma atkārtojamība. Parasti atkārtojamību nosaka katram ganāmpulkam, bet, ja apvieno vairāku ganāmpulku datus, tad atkārtojamība palielinās, jo jauca kopā ganāmpulku un indivīdu atšķirības.

Regresijas koeficients b rāda nākamās laktācijas regresiju pēc jau iegūtā un ir identisks atkārtojamības koeficientam, t. i., $b=r_a$, ja laktāciju skaits $n=1$, bet, palielinoties skaitam n , palielinās arī regresijas koeficients, tādēļ ražotspējas noteikšana (prognozēšana) kļūst precīzāka (drošāka). Līdz ar to pazīmes ar augstu atkārtojamību dažkārt pietiek noteikt tikai vienu reizi mūžā. Turpretī pazīmes ar zemu atkārtojamību, piemēram, sivēnu skaitu metienā ar $r_a=0,15$, jānosaka vairākās atnešanās reizēs, un sivēnmātes daudzauglību drošāk vērtēt pēc to vidējā aritmētiskā. Laktācijas numura intervālam pagarinoties, atkārtojamība samazinās. Tā J. Rendels (1957) atrada sekojošas pirmieņu izslaukuma korelācijas ar dažādām laktācijām: $r_{1,2}=0,50$, $r_{1,3}=0,43$, $r_{1,4}=0,40$.

Atkārtojamības koeficienta izmantošana selekcijā ir daudzpusīga un daļēji līdzīga iedzimstamības koeficienta izmantošanai. To

izmanto efektīvāko selekcijas metožu izvēlei, dzīvnieku ražotspējas prognozēšanai un agrīnai izlasei, pārbaudāmo vaislinieku pēcnācēju grupas lieluma nopamatošanai, vaislinieku prepotences novērtēšanai, dažādu ražības īpašību korekciju ieviešanas efektivitātes pārbaudei, selekcijai vajadzīgo ražības kontroles intervālu un atkārtoto novērtējumu skaita noteikšanai, ja $b \geq 0,6 \dots 0,7$, buļļu māšu drošākai izlasei.

Jo augstāka ir pazīmes atkārtojamība, jo analogiski augstai iedzimstamībai efektīvāk var pielietot fenotipisko jeb masu izlasi; un otrādi — zemas atkārtojamības pazīmju uzlabošanai ir vajadzīga ģimeņu izlase.

Tiklīdz pazīmes atkārtojamības koeficients ir augsts ($\geq 0,60$), var veikt agru dzīvnieka brāķēšanu pēc pirmās zināmās ražības, negaidot nākamās. Turpretī cūku daudzauglības atkārtojamības koeficients ir ap 0,15, tādēļ vaislas cūku novērtēšana un brāķēšana būs drošāka pēc 2 vai 3 metienu vidējās daudzauglības.

Reālās ražotspējas potenciāla noteikšanu ilustrē piemērs. Govs A vienā noslēgtā laktācijā ražoja 240 kg piena tauku ($r_a = 0,4$), bet govns B četrās laktācijās — vidēji 210 kg ($r_a = 0,73$), populācijas vidējais aritmētiskais = 180 kg. Kurai govij ir augstāks ražotspējas potenciāls? Izmantojot atkārtojamību, var aprēķināt reālo potenciālu:

$$\text{govij } A = 0,4(240 - 180) + 180 = 204 \text{ kg,}$$

$$\text{govij } B = 0,73(210 - 180) + 180 = 202 \text{ kg.}$$

Tātad starpība ir maza, bet četru laktāciju vidējā ražība drošāk atspoguļo ražotspējas potenciālu.

Reālo govns ražotspēju y var prognozēt pēc formulas:

$$y = \bar{x} + b(x_i - \bar{x}),$$

kur \bar{x} — ganāmpulka vidējais;

x_i — dotās govns ražība;

b — regresijas koeficients pēc vairāku (n) laktāciju vidējā.

Daļēji pārveidojot iepriekšējo formulu, iznāk, ka

$$y = bx_i + \bar{x}(1 - b).$$

Govns ražotspējas potenciāla noteikšanai pastāv divi informācijas avoti — pašas govns ražība x_i un populācijas vidējā ražība \bar{x} . Jo lielāks ir regresijas koeficients b , jo nozīmīgāka ir pašas ražības informācija masu izlasē. Tātad, palielinoties atkārtojamībai, dzīvnieku ražotspējas potenciāls ir drošāk nosakāms. Vadoties pēc atkārtojamības, var ievest racionālāku pārraudzību lopkopībā, vai nu izlases drošuma labad palielinot ražības kontroles skaitu, vai pie tiem pašiem izdevumiem, kontroles reizes nepalielinot, aptvert vairāk īpatņu un sasniegt lielāku aktīvās populācijas daļu.

13.5. ĢENĒTISKĀS UN FENOTIPISKĀS KORELĀCIJAS

Dzīvnieku selekciju parasti veic vienlaicīgi pēc vairākām pazīmēm, un to savstarpējās sakarības var ievērojami ietekmēt izlases efektivitāti. Tādēļ N. Vavilovs atzīmēja, ka *korelācijas koeficients ir nozīmīgākais parametrs selekcijas darbā.*

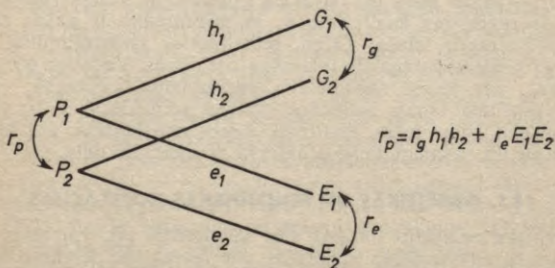
Pazīmju korelācijas izraisa vairāki faktori: 1) ģenētiskie — galvenokārt gēnu plejotropija un saistītā iedzimšana; 2) ķermeņa daļu un fizioloģisko norišu kopsakarība un vienība; 3) ārējās vides faktoru ietekme vienlaicīgi uz saistītām pazīmēm.

Diezgan bieži viens gēns (lokuss) var ietekmēt vairākas pazīmes (plejotropija). Taču produktīvo īpašību veidošanos parasti determinē daudzi gēni (poligēni), daļa no tiem darbojas sinerģiski uz divām pazīmēm, bet daļa antagonistiski, resp., ne vienmēr ģenētisku sakarību izraisa plejotropija.

Ģenētiskās korelācijas var nosacīt arī to gēnu saistītā iedzimšana (vienā hromosomā), kuri ietekmē abas pazīmes. Tomēr no saistīto gēnu atkarīgās ģenētiskās korelācijas pēc krustmijas (rekombinācijas) var samazināties vai pat izzust selekcijas ietekmē vairākās paaudzēs. Dažkārt otrādi — saistīšana ir tik cieša, ka attiecīgo pazīmju asociācija turpinās daudzās paaudzēs kā noteiktu pazīmju nesaraujama kombinācija.

Ja uz divām pazīmēm vieni gēni darbojas sinerģiski, bet citi — antagonistiski, tad ilgstoša selekcija var uzlabot abas pazīmes, nostiprinot gēnus, kas iedarbojas labvēlīgi uz abām pazīmēm. Un gēni, kas darbojas uz vienu pazīmi pozitīvi, bet uz otru negatīvi, var palikt nefiksēti. Ilgstošai selekcijai pakļautajās populācijās gēniem, kuri darbojas antagonistiski, var būt liela loma pazīmju ģenētiskajā mainībā. Tādā gadījumā simultāna selekcija pēc vairākām pazīmēm var novest pie pazīmju negatīvās korelācijas.

Divas vai vairākas dzīvnieku pazīmes savstarpēji var korelēt kopīgas vides ietekmē. Piemēram, slaucamo govju bagātīga ēdināšana veicina gan izslaukuma, gan dzīvmasas palielināšanos. Tādējādi pazīmi P var analizēt kā genotipa G un vides E funkciju, t. i., $P = f(G, E)$, bet pazīmes P_1 un P_2 korelāciju kā gēnu mijiedarbības un vides ietekmes rezultātu. Fenotipiskās un ģenētiskās korelācijas ceļu koeficienti ir parādīti 80. attēlā.



80. att. Fenotipiskās un ģenētiskās korelācijas ceļu analīze.

Izšķir fenotipiskās (r_p), ģenētiskās (r_g) un vides ietekmētās (r_e) korelācijas koeficientus. Selekcijas darbā visnozīmīgākā ir ģenētiskā korelācija, kura nosaka savstarpēji atkarīgo pazīmju mainības pakāpi un virzienu konkrētajos vides apstākļos, resp., korelējošo efektu (novirzi) selekcijā.

Pieņemot, ka genotips un vide ir neatkarīgi (korelācija nepastāv), pazīmes 1 un 2 kopsakarību izsaka formula

$$r_p = \frac{\text{cov}G_1G_2 + \text{cov}E_1E_2}{\{[V(G_1) + V(E_1)][V(G_2) + V(E_2)]\}^{1/2}},$$

kur $\text{cov}G_1G_2$, $\text{cov}E_1E_2$ ir kovariācijas starp genotipu un vidi 1 un 2; $V(G_1)$, $V(E_1)$ un $V(G_2)$, $V(E_2)$ ir attiecīgi vides ietekmētās un ģenētiskās variānces.

To pašu izsaka arī formula

$$r_p = r_g h_1 h_2 + r_e \sqrt{(1-h_1^2)(1-h_2^2)},$$

kur h_1^2 , h_2^2 — abu pazīmju iedzimstamības koeficienti;
 r_g — abu pazīmju ģenētiskās korelācijas koeficients;
 r_e — vides ietekmētās korelācijas koeficients.

Tāpat novērojamā fenotipiskā sakarība ir atkarīga no abu pazīmju ģenētiskās un vides ietekmētās korelācijas un to iedzimstamības pakāpes. Ja pazīmju iedzimstamība ir zema, tad fenotipisko korelāciju vairāk nosaka vides faktori.

Ģenētiskās r_g un vides ietekmētās korelācijas r_e var būt ar pretējo zīmi (+ vai -) tad, kad $r_g h_1 h_2$ ir lielāks par novēroto korelāciju r_p (vai kļūst mazāks, ja korelācija ir negatīva). Daži literatūrā publicētie korelācijas koeficienti parādīti 36. tabulā.

Bieži fenotipiskās un ģenētiskās korelācijas koeficienti pēc virzienu un pakāpes apmēram saskan, tomēr ģenētiskās korelācijas skaitliskā vērtība var būtiski mainīties (37. tabula).

Fenotipiskās korelācijas koeficients rāda divu pētāmo pazīmju sakarību vienas un tās pašas dzīvnieku paaudzes paraugkopā. Turpretī ģenētiskā korelācija izsaka divu aditīvi determinēto pazīmju sakarību pēcnācēju un vecāku populācijās vai vaislinieku pēcnācēju grupās. Atbilstoši tam Heizels (1943), vadoties no ceļu analīzes

36. tabula

Dažādu pazīmju ģenētiskās un fenotipiskās korelācijas koeficienti

Korelējošās pazīmes	r_g	r_p
Izslaukums / piena tauku daudzums	0,75	0,96
Izslaukums / tauku procents	-0,21	-0,13
Izslaukums / piena tips (ballēs)	0,15	0,17
Tauku procents / olbaltumvielu procents	0,54	0,46

Ģenētiskās korelācijas koeficientu svārstības

Korelējošās pazīmes	r_g	Korelējošās pazīmes	r_g
Govju		Aitu	
Izslaukums / tauku %	-0,10 ... -0,60	Vilnas nocirpums / tīršķiedra (kg)	0,65 ... 0,75
Izslaukums / olbaltumvielu %	-0,10 ... -0,50	Vilnas nocirpums / vilnas garums	0,05 ... 0,20
Izslaukums / piena tauki (kg)	0,70 ... 0,90	Tīršķiedra (kg) / vilnas garums	0,30 ... 0,40
Izslaukums / barības izmantošana	0,80 ... 0,90	Tīršķiedra (kg) / dzīvmasa	-0,10 ... 0,20
Dzīvmasa / barības izmantošana	-0,10	Vīstū	
Tauku % / olbaltumvielu %	0,40 ... 0,70	Dējība / olas masa	-0,25 ... -0,50
Cūku		Dējība / dzīvmasa	-0,20 ... -0,60
Pieaugums / barības patēriņš	-0,50 ... -0,90	Dējība / barības patēriņš	-0,50 ... -0,90
Pieaugums / spēka biežums	-0,15 ... 0,30	Dējība / rezistence pret Mareka slimību	0,10 ... 0,30
Spēka biežums / ķermeņa garums	-0,25 ... -0,50	Olas masa / dzīvmasa	0,20 ... 0,50
Spēka biežums / muskuļacs laukums	-0,15 ... -0,40	Olas masa / cāļu izšķīlums	-0,20 ... -0,40
Muskuļacs / gaļas bālums	-0,20 ... -0,40		

principiem (80. att.), izveidoja darba formulu govju izslaukuma un tauku procenta ģenētiskās korelācijas koeficientam:

$$r_g = \frac{r_{v_1/p_2} + r_{v_2/p_1}}{2\sqrt{r_{v_1/v_2} \cdot r_{p_1/p_2}}},$$

kur v_1 , v_2 un p_1 , p_2 ir mēšu un meitu 1. un 2. pazīme (izslaukums, tauku procenti). Skaitītājā šo pazīmju parastās korelācijas nosaka krusteniski (v_1/p_2 vai v_2/p_1), bet saucējā abu pazīmju korelācijas ņem katras paaudzes robežās, resp., atsevišķi vecākiem (v) un pēcnācējiem (p) attiecīgi v_1/v_2 un p_1/p_2 . Taču pēc šīs formulas r_g aprēķina reti; biežāk izmanto dispersijas analīzi.

Ģenētiskās korelācijas noteikšanai ir divas metodes.

1. *Dispersijas analīze pussību hierarhiskā kompleksā* (analoģiski h^2) no pussību datiem, izmantojot formulas

$$r_g = \frac{\text{COV}(g_1 g_2)}{\sigma_{g_1}^2 \sigma_{g_2}^2}; \quad r_p = \frac{\text{COV}(p_1 p_2)}{\sigma_{p_1}^2 \sigma_{p_2}^2}; \quad r_e = \frac{\text{COV}(e_1 e_2)}{\sigma_{e_1}^2 \sigma_{e_2}^2}.$$

2. *Dispersiju un kovarianču analīze starp vecākiem un pēcnācējiem:*

$$r_g = \frac{\text{COV}(g_1 g_2)}{\sigma_{g_1}^2 \sigma_{g_2}^2},$$

kur $\text{cov}(g_1g_2)$ — kumulatīva kovariācija abām pazīmēm;
 σ_{g1}^2 un σ_{g2}^2 — abu pazīmju ģenētiskās dispersijas.

Pieņemot, ka pussibu savstarpējā radniecība ir 0,25,

$$\sigma_W^2 = 0,75\sigma_g^2 + \sigma_e^2;$$

$$\sigma_S^2 = 0,25\sigma_g^2;$$

$$\sigma_T^2 = \sigma_P^2 = \sigma_g^2 + \sigma_S^2;$$

$$r_g = \frac{4\text{COV } S_{xy}}{4\sqrt{\sigma_{S_x}^2 \sigma_{S_y}^2}};$$

$$r_p = \frac{\text{COV } T_{xy}}{\sqrt{\sigma_{T_x}^2 \sigma_{T_y}^2}}.$$

Piemēram, T. Kohmanska (1971) noteica korelācijas starp dzīvmasu un tauku uzkrājumu laboratorijas pelēm (38. tabula).

38. tabula

iedzimstamības un korelācijas noteikšana starp peļu dzīvmasu x
 un ķermeņa tauku daudzumu y

Variācijas avoti	Brīvības pakāpju skaits	Vidējais kvadrāts Q			Gaidāmā vidējā kvadrāta vērtība
		x^2	y^2	xy	
Starp tēviem (S)	18	12,2994	0,0278	0,2776	$\sigma_w^2 K_0 \sigma_S^2$
Tēvu pēcnācēju grupās	111	9,7144	0,0162	0,1925	σ_w^2
Kopā	129	—	—	—	σ_T^2

$$\bar{x} = 22,657 \pm 0,296 \text{ g}; \quad \bar{y} = 0,452 \pm 0,02 \text{ g}; \quad K_0 = 6,79.$$

$$\sigma_{S_x}^2 = \frac{12,2994 - 9,7144}{6,79} = 0,3807;$$

$$\sigma_{S_y}^2 = \frac{0,0278 - 0,0162}{6,79} = 0,0017;$$

$$\sigma_{S_{xy}}^2 = \frac{0,2776 - 0,1925}{6,79} = 0,0124;$$

$$h_x^2 = \frac{4 \cdot 0,3807}{9,7144 + 0,3807} = 0,1508;$$

$$h_y^2 = \frac{4 \cdot 0,0017}{0,0162 + 0,0017} = 0,3799;$$

$$r_g = \frac{4 \cdot 0,0124}{4 \cdot 0,3807 \cdot 0,0017} = 0,4882;$$

$$r_p = \frac{0,0124 + 0,1925}{(0,3807 + 9,7144)(0,0017 + 0,0162)} = 0,4251.$$

Kolerācijas koeficientus plaši izmanto selekcijas darbā, netiešai izlasei un selekcionāru orientācijai par gaidāmo korelējošo pazīmju mainības virzienu, ja veic izlasi pēc vienas no šīm pazīmēm; selekcijas indeksu konstruēšanai; korelējošā selekcijas efekta prognozēšanai.

Korelācijas koeficients tikai rāda pazīmju savstarpējo sakarību, bet eksperimentatoram ir nepieciešams dot tam bioloģiskus pamatojumus jeb loģiskus skaidrojumus. Piemēram, izslaukuma un piena tauku satura (%) negatīva korelācija izskaidrojama ar barības enerģētisko vielu (ogļhidrātu, tauku) dažādu izmantošanas virzienu. Govju šķirnes ar lieliem izslaukumiem ražo pienu ar mazāku tauku saturu (Holšteinas-Frizijas govīs) nekā šķirnes ar mazākiem izslaukumiem (Džersejas govīs), arī izslaukuma un tauku procenta ģenētiskās korelācijas tām atšķirīgas — attiecīgi $-0,18$ un $-0,60$. Šādu korelāciju izjaukt ar selekciju ir grūti vai pat neiespējami.

Korelācija starp dzīvmasas diennakts pieaugumu un barības patēriņu (bar. vien./kg) ir šo divu mainīgo attiecības sakarība, tādēļ šeit parasti ir ļoti cieša korelācija. To daļēji pat var prognozēt no korelācijas starp pazīmēm, kas ir skaitītājā un saucējā (barības patēriņu un dzīvmasas pieaugumu diennaktī).

Negatīva korelācija starp muguras spēka biezumu un dzīvmasas pieaugumu diennaktī izriet no iegūtās produkcijas sastāva un kaloriskās vērtības. Treknākā gaļā ir lielāks kaloriju daudzums un attiecīgi lielāks barības patēriņš 1 kg dzīvmasas pieauguma ieguvei. Analogiski selekcija uz lielāku dzīvmasu un olu vidējo masu samazina vistu dējību utt.

Bioloģijā biežāk sastopamas liklīnijas korelācijas nekā lineārās. Iespējams, ka tas izriet no organisma īpašību daudzpusīgas un komplikētas kopsakarības. Arī pārāk liela vienas pazīmes attīstība (vienpusīga) traucē organisma līdzsvarotību, kas savukārt var kavēt šīs pazīmes palielināšanos attiecībā pret citām pazīmēm.

14. Izlases principi

Selekcijas process ietver sistemātisku izlasi, pāru atlasīšanu un dzīvnieku mērķtiecīgu audzēšanu paaudžu virknē. Izlase ir vērtīgāko fenotipu (ģenotipu) izvēle vaislai jeb tālākai pavairošanai. Visbiežāk notiek nevēlamo (negatīvo) fenotipu brāķēšana un izslēgšana no vaislas dzīvnieku sastāva. Dzīvnieku populācijās notiek divējāda izlase — dabiskā un mākslīgā.

Dabiskā izlase ir konkrētai ekoloģiskai videi piemērotāko indivīdu izdzīvošana, atstājot vairāk pēcnācēju. Šis process ir ļoti komplikēts. Populācijas daļu, kura piedalās reproducēšanā, nosaka

daudzi faktori. Galvenais no tiem ir atšķirīga indivīdu dzīvotspēja, it sevišķi agrinajā vecumā; normālu dzimumfunkciju dažāds ilgums un atšķirīga auglība populācijas indivīdiem; nevienāda rezistence u. c. Kā savvaļas dzīvniekiem, tā arī mājdzīvniekiem notiek to defektīvo vai kaitīgo īpašību gēnu stihiska eliminācija (izslēgšana), kuri periodiski rodas mutāciju rezultātā.

Mākslīgo izlasi veic cilvēks nolūkā palielināt vēlamu alēļu frekvenci vai to kombināciju sastopamību audzējamo dzīvnieku populācijās. Cilvēks izvēlas vaislai produktīvākus dzīvniekus, kas spēj dot sev līdzīgus pēcnācējus, kad tos krusto ar dažādu liniju un šķirņu partneriem. Šajā procesā ir daļēji iesaistīta arī dabiskā izlase kā automātisks un stihisks process. Piemēram, no dažāda lieluma metieniem ir lielāka iespēja palikt vaislai kādam īpatnim no 10 sivēnu metiena nekā no 5 sivēnu metiena.

Izlase ir galvenais virzītājspēks organismu evolūcijā un selekcijā. To apstiprina simtiem dažādu šķirņu, kuras audzē dažādās zemēs un dažādos kontinentos visā pasaulē.

Dzīvnieku selekcija salīdzinājumā ar augu selekciju ir sarežģītāka, jo te ir daudz specifisku un tehnisku grūtību. Lauksaimniecības dzīvnieki dod maz pēcnācēju, tādēļ grūti savairot vaislas materiālu, paaudžu intervāls ir garš, saimnieciski nozīmīgas pazīmes ļoti komplikētas, labvēlīgu vides apstākļu radīšana izmaksā dārgi, šķirnes audzēšanai ir vajadzīga liela platība, kvalificētu kadru kolektīva sadarbība un mērķtiecīgs darbs ilgus gadus (10...20 un vairāk). Lūk, kāpēc nevar dzīvnieku šķirni ātri izveidot vai bieži nomainīt ar citu. Lopkopji pa lielākai daļai nodarbojas ar esošo ganāmpulku izkopšanu tiraudzēšanā un jaunu šķirņu radīšanu krustojot. Taču vispārīgie selekcijas ģenētiskie principi kā dzīvniekiem, tā augiem ir līdzīgi.

14.1. SELEKCIJAS SISTĒMAS PIE DAŽĀDIEM GĒNU DARBĪBAS VEIDIEM

Izlase visbiežāk ir vērsta pret nevēlamām recesīvām alēlēm vai to determinētām īpašībām. Izlases rezultātā izmainās alēļu frekvence un to kombināciju biežums, ko ilustrē piemērs:

P	$AA \times aa$	$p = q = 0,5$
F_1	Aa	Visi īpatņi vientipiski, kaut gan
F_2	$1AA + 2Aa + 1aa$	$pA = qa = 0,5$

Ja F_2 paaudzē izslēgtu visus īpatņus aa , tad pA sasniegtu 0,67, bet a alēles frekvence samazinātos līdz 0,33. Atbilstoši AA īpatņu frekvence būtu 0,449 ($p^2 = 0,67 \cdot 0,67$). Tātad būtu notikusi vēlamās dominantās alēles A un homozigotisko īpatņu AA frekvences palielināšanās.

Tā kā kvalitatīvo un kvantitatīvo pazīmju alternatīvu un nepārtrauktu mainību populācijas indivīdos nosaka dažādi gēnu darbības veidi, apskatīsim tiem piemērotas izlases metodes.

Izlase pēc dominantiem gēniem. Lai gan dominantie gēni regulāri izpaužas fenotipā, rodas grūtības atšķirt homozigotas (AA) no heterozigotām (Aa). Tādēļ periodiski lieto analizējošo krustošanu, kamēr pārliecinās par indivīda homozigotiskumu, novēršot tā pēcnācēju skaldīšanos. Vienkāršāka ir izlase pēc dominantās alēles, ja tai ir 100% penetrance. Ja penetrance ir vāja (<50%), tad līdzās indivīda fenotipam jāievēro vecāku un tālāku senču fenotipi ciltsrakstos vai sību un pēcnācēju fenotipi.

Arī recesīvo īpašību saglabāšanai izlase ir ļoti vienkārša. Piemēram, paturot vaislai tikai ragainus vecākus, arī pēcnācēji būs ragaini.

Izlase pēc recesīviem gēniem norisinās analogiski, taču ar mazāku efektivitāti. Izslēdzot homozigotiskus īpatņus, no paaudzes paaudzē saglabājas apslēptas alēles heterozigotās, un pilnībā tos izskaust nav iespējams. Prognozēm svarīgi noteikt heterozigotu frekvenci, vadoties no formulas

$$F_n = \frac{F_0}{1 + N \cdot F_0},$$

kur F_n — recesīvo alēļu frekvence pēc recesīvo homozigotisko īpatņu izslēgšanas;

F_0 — recesīvo gēnu frekvence sākuma populācijā pirms recesīvo homozigotisko īpatņu izslēgšanas;

N — paaudžu skaits turpmākai selekcijai pēc recesīvā gēna.

Piemēram, ja $F_0 = 0,10$, kas paliks pēc šādas izlases 4 paaudzēm?

$$F_n = \frac{0,10}{1 + 4(0,10)} = \frac{0,10}{1,40} = 0,071.$$

Izlase pēc nealēlisko gēnu mijiedarbības kļūst jau sarežģītāka. Seit nevar iepriekš zināt, vai gēni darbojas komplementāri, epistatiski vai darbojas modificētājgēni. Tomēr epistatiskā darbība var ietekmēt vairākas saimnieciskās pazīmes (auglību, rezistences kompleksu u. c.).

Dažādu ģimeņu un līniju vai šķirņu kombinācijās krustojot, var noskaidrot epistatisko gēnu efektu jeb saderību, kura spilgtāk izpaudīsies F_1 paaudzē. Tādā kārtā norisinās rūpnieciskā krustošana lopkopībā un hibrīdisko sēklu ražošana augkopībā.

Izlase superdominēšanas gadījumā, kad heterozigotiskais genotips fenotipiski ir labāks par homozigotiskajiem genotipiem ($AA < Aa < aa$), norāda uz to, ka superdominēšanas heterozi nevar fiksēt jeb nostiprināt tālākajās paaudzēs heterozigotības dēļ.

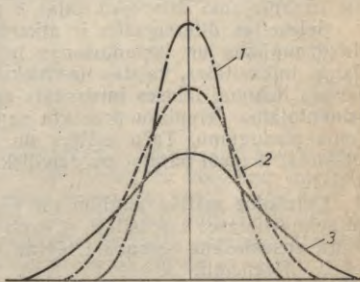
Iespējams, ka arī inbredlīniju recīprokā krustošana var dot superdominēšanas heterozi, kas balstās uz divu līniju kombinēšanās spējam. Taču periodiska recīprokā selekcija ir laika un darba ietilpīga, un tā dārgi izmaksā. Heterozes efekta sasniegšanai vienkāršāk izmantot epistāzes efektu, krustojot dažādas šķirnes vai līnijas hibrīdo pēcnācēju ieguvei.

Izlase aditīvo gēnu efekta gadījumā. Aditīvo gēnu darbība determinē gandrīz visas kvantitatīvās saimnieciski nozīmīgās pazīmes. Šo gēnu efekts izpaužas tā, ka pazīmei ir augsta iedzimstamība un neparādās heteroze hibrīdu paaudzēs. Pēcnācējiem katreiz rodas intermedīarais fenotips, resp., vidējais starp vecākformām. Izlase šeit jāveic pēc paša fenotipa (individuālajām īpašībām), nepārbaudot dažādu līniju un ģimeņu saderību. Dabiski, ja, izlasot pēc individuālās īpašības, papildus vēl ievēros radnieku fenotipus, tad varēs novērst izlases kļūdas sakarā ar fenotipa modifikatīvo mainību vides ietekmē.

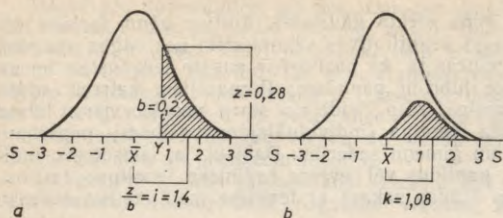
14.2. IZLASE PĒC VIENAS KVANTITATĪVĀS PAZĪMES

Kvantitatīvās ražības īpašības populācijas indivīdiem variē dažādos vides apstākļos pēc nejaušības principa, un tādā gadījumā vidējais fenotips adekvāti atspoguļo vidējo genotipu: $\frac{\Sigma P}{n} = \frac{\Sigma G}{n} + \frac{\Sigma E}{n}$, ja $\frac{\Sigma E}{n} = 0$. Tā kā vides ietekmētās novirzes cita no citas nav atkarīgas un var būt pozitīvas un negatīvas, tad gaidāmais galarezultāts var būt $= 0$, un $\Sigma P = \Sigma G$, t. i., vidējais fenotips atbilst vidējam genotipam. Populācijas indivīdiem ir līdzīgi genotipi, un tie modifikatīvi variē vides ietekmē, veidojot normālā sadalījuma likni (81. att.). Vairums indivīdu ir tuvi vidējam, bet plusa un mīnusa varianti arī ietilpst vidējos genotipos. Protams, indivīdu ciltsvērtībai ir mazāka standartnovirze no vidējā nekā to fenotipiem ($s_g < s_p$). Pēcnācējos iedzimst no vecākiem tikai daļa ģenētiskās vērtības, bet neiedzimst modifikatīvās jeb paratipiskās atšķirības (novirzes), tādēļ pēcnācēju fenotips atspoguļo vecāku ciltsvērtību. Taču pēcnācēju vidējais fenotips atrodas tuvāk populācijas vidējam nekā vecāku vidējais fenotips; notiek pēcnācēju regresija pēc populācijas vidējā (F. Galtons). Pēcnācēji parasti ir fenotipiski labāki par vecākiem, tādēļ regresija šeit nav ar negatīvu niansi. Izlases rezultātu atspoguļo selekcijas diferenciālis (SD) jeb starpība starp vaislai izraudzīto dzīvnieku pazīmes vidējo \bar{x}_i un dotās populācijas vidējo \bar{x}_p , t. i., $SD = \bar{x}_i - \bar{x}_p$.

Dzīvnieka ciltsvērtību jeb selekcijas



81. att. Standartnoviržu sadalījuma līknes: Ciltsvērtības (1), potenciālās ražotspējas (2) un faktiskās ražības līmenis (3) attiecībās 100:66:53. Govs ar augstāko ražību ģenētiski nav vislabākā. Govs ar zemāko ražību ģenētiski nav vissliktākā.



82. att. Selekcijas diferencāļi:

svitrotais laukums — vaislai izlasīto dzīvnieku daļa (20%), a — teorētiskā selekcijas robeža (y) un selekcijas diferencālis $i=1,4s$, b — praktiski atbilstoša vaislas dzīvnieku grupa un selekcijas diferencālis $k=1,08s$, kas ir mazāks par teorētiski aprēķināto.

vērtību izsaka tā pēcnācēju vidējā ciltsvērtība. Dotās populācijas pēcnācēju vidējā fenotipa (aditīvā efekta) pārākumu pār vecāku vidējo līdzīgos vides apstākļos sauc par selekcijas efektu (SE) jeb genētisko novirzi ΔG . To apzīmē arī par selekcijas progresu un prognozē pēc sakarības: $\Delta G = SE = SD \cdot h^2$ jeb $\Delta G = i \cdot \sigma_g \cdot r_{GP}$. Tātad izlases efektivitāte ir atkarīga no izlases intensitātes i , pazīmes mainības σ_g un dzīvnieku ciltsvērtības noteikšanas precizitātes r_{GP} . Minētie parametri ir mainīgi un regulējami, bet to sakarības var redzēt 82. attēlā.

14.2.1. Selekcijas diferencālis

Selekcijas diferencālis ir selekcijas spiediena rādītājs. To var noteikt kā starpību starp vaislai domāto dzīvnieku pazīmes vidējo un visas populācijas vidējo. Kā izlases intensitātes rādītāju i to izsaka standartnoviržu vienībās $i = \frac{SD}{s}$ un sauc par standartizēto diferencāli. Bieži to nosaka teorētiski, vadoties no vaislai izmantojamo dzīvnieku daļas b populācijā (39. tabula).

Selekcijas diferencālis ir atkarīgs no dzīvnieku sugas (mātišu daudzauglības un izmantošanas intensitātes), ganāmpulka atražošanas intensitātes, vaislas dzīvnieku izmantošanas ilguma un populācijas lieluma. Izlases intensitāte nemitīgi palielinās līdz ar vaislai izmantojamo dzīvnieku procenta samazināšanos un populācijas apjoma pieaugumu. Taču mātišu un tēviņu izlases intensitāte krasi atšķiras, it īpaši pārejot uz dzīvnieku maksliģo apsēklošanu (40. tabula).

Uzlabojot mātišu auglību un pēcnācēju saglabāšanu, iespējams palielināt izlases intensitāti, it īpaši vaislas māšu sastāvā. Arī maksliģā apsēklošana samazina tēviņu skaitu, attiecīgi palielinot selekcijas diferencāli.

14.2.2. Paudžu intervāls

Paaudzes nomainās dabiski, bet šī perioda ilgums jeb paaudžu intervāls dažādām dzīvnieku sugām ir atšķirīgs. Tas nav vienāds

Izslāses intensitāte i un izslāses robežas u atkarībā
no vaislai izmantojamo dzīvnieku daļas populācijā

Vaislai izmantojamo dzīvnieku		Dažāda lieluma populāciju (n) izslāses intensitāte $i = \frac{z}{b}$			Abscisas garums no \bar{x} līdz minimālajai vērtībai u
procenti (p)	ipatsvars (b)	$n=10$	$n=20$	$n=\infty$	
90	0,90	0,17	0,18	0,19	-1,28
80	0,80	0,32	0,34	0,35	-0,84
70	0,70	0,45	0,48	0,50	-0,52
60	0,60	0,60	0,62	0,64	-0,25
50	0,50	0,74	0,77	0,80	0,00
40	0,40	0,89	0,93	0,97	0,25
30	0,30	1,06	1,11	1,16	0,52
20	0,20	1,27	1,33	1,40	0,84
10	0,10	1,54	1,64	1,75	1,28
5	0,05	—	1,87	2,06	1,64
2	0,02	—	—	2,42	2,05
1	0,01	—	—	2,67	2,33

z — ordinātas garums punktā y , kas nošķir izslāses grupas daļu b .

40. tabula

Vaislai izmantojamo dzīvnieku daudzums (%)
no dzimušo pēcnācēju skaita dotajā paaudzē vai gadā,
ja ganāmpulka lielums ir pastāvīgs

Dzīvnieku sugas	Mācītes	Tēvini	
		dabiskai iecīnāšanai	mākslīgai apsēklošanai
Gaļas govīs	40...50	4...5	—
Piena govīs	50...60	4...5	0,2...0,5
Aitas	40...50	2...3	0,1...0,2
Cūkas	10...15	1...2	0,1...0,2
Zirgi	40...50	1...2	0,3...0,5
Vistas	10...15	1...2	0,1...0,2

arī dažādām vaislas dzīvnieku kategorijām. Piemēram, govju selekcijas programmās izdala šādas kategorijas ar atšķirīgu intervālu (gados): bulļu tēvi (6...7), bulļu mātes (6...8), govju tēvi, to skaitā pārbaudāmi jaunbulļi (2...3) un pārbaudīti bulļi (6), un govju mātes (5...6). Praksē paaudžu intervālu aprēķina divējādi: 1) kā laiku starp vaislai izmantojamo pēcnācēju un to vecāku dzimšanas datiem; 2) no vecāku vidējā vecuma atņemot vaislai izmantojamo pēcnācēju vidējo vecumu uz fiksēto datumu, resp., tas ir vecāku vidējais vecums laikā, kad dzimuši vaislai domātie pēcnācēji. Paaudžu intervāls ir atkarīgs no dzīvnieku sugas, dzimuma un izmantošanas ilguma vaislai, no ganāmpulka atjaunošanas (remonta) intensitātes. Vidējais paaudžu intervāls parādīts 41. tabulā.

Dažādu sugu dzīvnieku paaudžu
vidējais intervāls (gados)

Dzīvnieku sugas	Tēviņi	Mātītes
Gaļas govīs	3,0 ... 4,0	4,5 ... 6,0
Piena govīs	4,0 ... 5,0	4,5 ... 6,0
Āitas	2,0 ... 3,0	4,0 ... 4,5
Cūkas	1,5 ... 2,0	1,5 ... 2,0
Zirgi	8,0 ... 12,0	8,0 ... 12,0
Vistas	1,0 ... 1,5	1,0 ... 1,5

Uzrādīto paaudžu intervālu daļēji var saīsināt, ja iespējams intensīvāk audzēt jaunļopus un paātrināt to ciltsvērtības noteikšanu.

14.2.3. Izlases robežas

Izlases robežas ir minimālās prasības pazīmes lielumam, lai īpatnus varētu izlasīt vaislai. Bieži vien katrai pazīmei dažādos ganāmpulkos ir atšķirīgas un neatkarīgas izlases robežas. Izlases robežas jeb minimālās prasības ir atkarīgas no izlases intensitātes, pazīmes mainības un populācijas vidējā: $x_{\min} = \bar{x} + u \cdot s$, kur u — abscisas garums.

Piemēram, kādā govju ganāmpulkā ir šādi izslaukuma parametri: $\bar{x} = 4000$ kg, $s = 800$ kg, bet vaislai izmanto 60% dzimušo telišu. Pēc 39. tabulas datiem abscisas vērtība $u = -0,25$ un $x_{\min} = 4000 + 800(-0,25) = 3800$ kg. Tātad vaislai var izlasīt tās govīs, kuru izslaukums pārsniedz 3800 kg robežu.

Analoģiski var noteikt selekcijas grupas govju vidējo: $x = \bar{x} + SD = \bar{x} + i \cdot s = 4000 + 0,64 \cdot 800 = 4512$ kg.

Selekcijas efektu bez minētajiem faktoriem ietekmē arī pazīmju ģenētiskās korelācijas, pazīmju skaits daudzmerķu jeb simultānajā selekcijā, ēdināšanas un turēšanas apstākļi, klimats un citi vides faktori, izlases virziens un izlases ilgums noteiktā virzienā, izlases metodes (ciltsvērtības noteikšanas precizitāte) un selekcionāru pieredze.

Ja divām ievērotajām pazīmēm ir pozitīva un cieša sakarība, tad, izlasot dzīvniekus pēc vienas pazīmes, automātiski uzlabojas otra pazīme, bet, izlasot pēc abām pazīmēm, izlases efekts palielinās. Turpretī, ja pazīmēm ir negatīva korelācija, vienai pazīmei uzlabojoties, otra pazīme pasliktinās. Šīs tendences novēršanai ir nepieciešams ievērot abas pazīmes vai tās ieslēgt selekcijas indeksā.

Izlases pazīmju skaitam palielinoties, selekcijas efekts katrai pazīmei (kad savstarpējo korelāciju nav) pazeminās proporcionāli kvadrātsaknei no pazīmju skaita $\left(\frac{1}{\sqrt{n}}\right)$. Šī iemesla dēļ cenšas iero-

bežot pazīmju skaitu vai uzlabošanai izvirza tikai vienu galveno pazīmi, bet citām pazīmēm pēc iespējas saglabā populācijas vidējo. Labos ēdināšanas un turēšanas apstākļos pilnīgāk izpaužas iedzimtās dotības, resp., palielinās ģenētiskā standartnovirze jeb ciltsvērtības noteikšanas precizitāte un selekcijas progress. Selekcijas efektu vienā gadā attiecinot pret populācijas vidējo, atrod selekcijas tempu S_t procentos:

$$S_t = \frac{\Delta G/t}{\bar{x}} 100.$$

Piemēram, vidēji gadā izslaukums selekcijas rezultātā no 4000 kg pieaudzis par 40 kg, tad $S_t = \frac{40 \cdot 100}{4000} = 1\%$. Praktiskais selekcijas temps pēc galvenās pazīmes svārstās no 0,3 līdz 1,0, resp., ir mazāks par teorētiski sagaidāmo. Tas izskaidrojams ar to, ka izlases intensitāte dažādu kategoriju dzīvnieku grupās nav pilnīga, bet visbiežākais cēlonis ir slikti ēdināšanas un turēšanas apstākļi.

Selekcijas efekts pozitīvā un negatīvā virzienā parasti ir atšķirīgs. Pazīmes palielināšanās virzienā parasti efekts ir lielāks nekā negatīvajā virzienā. To var izskaidrot ar genotipa un vides mijiedarbību. Arī pēc ilgstošas izlases vienā virzienā izlases efekts jeb selekcijas temps kļūst gausāks un kādreiz var sasniegt plato (augstāku līmeni), kuru ir grūti pārvarēt bez krustošanas ar citām šķirnēm genofonda paplašināšanai.

Taču visā selekcijas darbā primārais ir dzīvnieku ciltsvērtības precīza noteikšana.

14.3. GENOTIPA UN VIDES MIJIEDARBĪBA

Kā zināms, līdzīga genotipa (vienas šķirnes, ciltslīnijas vai ģimenes) dzīvnieki dažādos vides apstākļos uzrāda atšķirīgus fenotipus, un mainās to rangi, vai tie citādi sakārtojas pēc pazīmes lieluma. Tādējādi fenotipu P tikai pirmā aproksimācijā var uzskatīt kā genotipa G un vides E lineārā efekta summu: $P = G + E$. Šis modelis neapver visus mainības cēloņus, tādēļ tas papildināms ar genotipa un vides mijiedarbības komponentu jeb interakciju i : $p = g + e + i_{ge}$.

Divi dažādi genotipi G_i , būdami lokalizēti divās atšķirīgās vidēs E_j , veido atšķirīgus fenotipus p . Vispārinātā veidā interakciju i var izteikt šādi: $i_{ge} = p - g - e$.

A. Robertsons (1959) interakcijas statistiskajai analīzei ieteica šādu vienādojumu:

$$\sigma_{ge}^2 = \frac{(\sigma_{g_1} - \sigma_{g_2})^2}{2} - \sigma_{g_1 g_2} (1 - r_g),$$

- kur σ_{g_1} — ģenētiskā standartnovirze 1. vidē;
 σ_{g_2} — ģenētiskā standartnovirze 2. vidē;
 r_g — ģenētiskā korelācija starp pazīmes lielumiem 1. un 2. vidē.

Ja abās vidēs $\sigma_{g_1} = \sigma_{g_2}$ un pazīmes iedzimstamības koeficienti ir vienādi, tad vienādojuma pirmais loceklis būs viēnlīdzīgs nullei, galarezultātā $\sigma_{ge}^2 = \sigma_g^2(1-r_g)$, kas atspoguļo genotipa un vides mijiedarbības efektu. Kad līdzīga genotipa dzīvnieki izvietoti vairākās vietās (piemēram, tā paša bulļa meitas atrodas 3 vai 4 saimniecībās), tad interakcijas komponenta vidējā vērtība

$$i_{ge} = V(\sigma_g) + \sigma_{g_1} \sigma_{g_2} (1-r_g).$$

Ja visās 3 vai 4 vietās interakcijas dispersijas σ_{ge}^2 izrādās vienādas, tad ģenētiskās korelācijas koeficientu var noteikt pēc formulas

$$r_g = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_{ge}^2 + \sigma_g^2}.$$

Ja turpretī katrā vidē dispersija ir atšķirīga, tad ģenētiskā korelācija nosakāma pēc formulas

$$r_g = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_{ge}^2 + \sigma_g^2} = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_{ge}^2 - V(\sigma_g) + \sigma_g^2}.$$

Atbilstoši šai formulai interakcijas statistiskajai analīzei izmanto 42. tabulas dispersijas hierarhisko kompleksu.

42. tabula

Genotipa un vides mijiedarbības dispersijas analīze

Variācijas avoti	Brīvības pakāpju skaits	Gaidāmais vidējais kvadrāts
Genotipi Izvietojums (lokālizācija) Genotips \times lokālizācija Atlikums	$g-1$ $l-1$ $(g-i)(l-i)$ $t-gl$	$\sigma_e^2 + n\sigma_g^2 l + nl\sigma_g^2$ $\sigma_e^2 + n\sigma_g^2 l + ng\sigma^2 l$ $\sigma_e^2 + n\sigma_g^2 l$ σ_g^2

Pieņemsim, ka daži gēni (to determinētās īpašības) būs pielāgoti, bet citi gēni nepielāgoti visiem atšķirīgajiem saimniecības apstākļiem, kur atrodas dotās populācijas indivīdu kopas. Daļa gēnu var veidot pazīmi, kura būs atšķirīga katrā atšķirīgā vidē. Šādas inter-

43. tabula

Genotipa un vides mijiedarbības veidi

Iespējamie veidi	Atšķirības		Dažādi piemēri
	genotipiem	videi	
1.	Mazas	Mazas	Dotā šķirne vienā saimniecībā
2.	Liēlas	Mazas	Dažādas šķirnes vienā saimniecībā
3.	Mazas	Liēlas	Vaislinieka pēcnācēju grupas dažādos apgabalos
4.	Liēlas	Liēlas	Dažādas šķirnes atšķirīgās klimatiskajās zonās

akcijas var izpausties ražības samazināšanā, ja audzējamo populāciju no dzimtā apvidus pārceļ citā atšķirīgā vidē. Tādēļ genotipa un vides mijiedarbībai ir būtiska nozīme lauksaimniecības dzīvnieku selekcijā.

Ģenētiski statistiskās analīzes rezultātus interpretējot, ņem vērā, cik lielas ir pētāmo dzīvnieku ģenētiskās atšķirības un kādā mērā atšķiras vides apstākļi (43. tabula).

Ceturto genotipa un vides mijiedarbības veidu var novērot, salīdzinot Eiropas govju šķirņu (*Bos taurus*) un Indijas zebu (*Bos indicus*) audzēšanu mērenā klimata un tropu apgabalos.

Trešais veids sastopams ļoti bieži, piemēram, audzējot vienu un tā paša bulļa meitas labās un sliktās saimniecībās; novērtējot kuili pēc pēcnācējiem kontroles nobarošanas stacijā vai rūpnieciskā kompleksā; pārbaudot gaiļa meitas pēc to dējības, turot tās uz grīdas vai būru baterijās, utt. Diezgan bieži, salīdzinot vairākus vaisliniekus, var novērot, ka vislabākais no tiem, t. i., ieņēmis 1. vietu labos ēdināšanas un turēšanas apstākļos, kļūst viduvējs (ieņemot 3., 4. un zemākas vietas) sliktākos saimnieciskos apstākļos, vai arī otrādi — viduvēja vaislinieka novērtējums citā vidē var būt augstāks.

Otrs mijiedarbības veids novērojams, salīdzinot dažādas šķirnes vienādos dabas un saimnieciskajos apstākļos un noskaidrojot, kura šķirne ir labāk piemērota dotajiem apstākļiem un kuru ir ekonomiski izdevīgāk audzēt.

Pirmajā mijiedarbības veidā mēdz runāt par situāciju, kad vienas šķirnes dažādu ciltslīniju dzīvnieki dažādi reaģē uz intensīvāku ēdināšanu vai barības vielu daļēju iztrūkumu barības devās.

Selekcijas darbā genotipa un vides mijiedarbība vienmēr jāanalizē un jāievēro, jo vides apstākļus (klimatu, barību, turēšanas sistēmu) ne vienmēr var krasī uzlabot vai izmainīt dažādu iemeslu dēļ.

Dažādu šķirņu krustošana vai specializēto līniju hibridu audzēšana būs efektīva, tikai intensīvi ēdinot dzīvniekus labos turēšanas apstākļos. Sliktos ēdināšanas un turēšanas apstākļos dzīvnieku selekcija vispār ir neefektīva. Rodas jautājums, kā rīkoties tad, kad šķirnes ganāmpulki atrodas labos apstākļos, bet ražojošie ganāmpulki — tikai viduvējos vai pat sliktos saimnieciskos apstākļos. Te nevar dot viennozīmīgu padomu. Principā vaislas dzīvnieku selekcija jāveic tādos pašos apstākļos, kādos audzēs pēcnācējus. Intensīvas lopkopības zonās vai rajonos šķirnes ganāmpulkiem jāatrodas labos ēdināšanas un turēšanas apstākļos. Bet, ja saimnieciskie apstākļi ļoti atšķiras, tad tomēr ir nepieciešams izdalīt šķirnes lopu audzēšanas saimniecības un tur veikt selekciju, cerot, ka ar laiku arī ražojošo ganāmpulku dzīvniekus ēdinās intensīvi. Pretējā gadījumā dzīvnieku selekcija produktivitātes kāpināšanā kļūst neefektīva, un pēc vairākām paaudzēm notiks šķirnes izvēršana, t. i., pasliktināsies vērtīgās saimnieciskās īpašības, veidojoties izturībai un spējai eksistēt bargos klimatiskos un sliktos saimnieciskos apstākļos.

Savā laikā Dž. Hemonds (1947) pasvītroja, ka efektīva selekcija iespējama tikai dotās pazīmes attīstīšanai labvēlīgos apstākļos,

kad ģenētiskās indivīdu atšķirības izpaužas visspilgtāk, t. i., genotipa un vides ietekme ir maksimāli lineāra. Tomēr vēl pastāv nelineāra sakarība, resp., genotipa un vides mijiedarbība. Taču dažkārt paliek neskaidrs, kādas organisma īpašības nosaka augstāku ražību (liela ēstgriba vai atšķirīga uzņemto barības vielu izmantošana piena ražošanai un ķermeņa rezervju uzkrāšanai). Atšķirīgus uzskatus formulējuši D. Falconers un M. Latiševskis (1952), balstoties uz eksperimentiem ar laboratorijas pelēm, kuras selekcionēja uz augšanas intensitāti dažādos ēdināšanas līmeņos. Viņi izsaka domu, ka dažādos vides apstākļos aktīvi darbojas dažādi gēni, kas ietekmē vienu un to pašu pazīmi. Tādēļ pētāmo ražību var ietekmēt dažādi fizioloģiskie procesi. Tādējādi divās atšķirīgās vidēs iegūto dzīvnieku ražību var uzskatīt par divām dažādām pazīmēm, starp kurām pastāv ģenētiskā korelācija. Mijiedarbības efektu eksperimentos nosaka pēc ģenētiskās korelācijas koeficientu izmaiņām.

Noslēgumā jāatzīmē, ka genotipa un vides mijiedarbība pastāv visur. Tā izpaužas ģenētiski statisko parametru pārmaiņās: r_g , r_p , h^2 , r_a skaitliskās vērtības jūtami atšķiras līdzīga genotipa dzīvniekiem dažādos vides apstākļos. Jo zemāki ir šie parametri vai lielākas to atšķirības dažādās vidēs, jo spēcīgāka ir mijiedarbība. Atbilstoši tam mainās izlases efektivitāte paaudžu mijā. Tādēļ pastāvīgi ir jāanalizē un radoši jāizmanto selekcijas darbā iegūtie parametri.

Genotipa un vides mijiedarbības noskaidrošanai var izmantot dažādus paņēmienus.

1. Var pētīt līdzīga genotipa dzīvnieku rangu izmaiņas dažādos vides apstākļos, piemēram, novērtēt vaislinieku pēc pēcnācēju labuma. Taču šādas rangu pārmaiņas statistiski var būt gan būtiskas, gan nejaušas (J. Holdeins, 1946).

2. Var noteikt katras pēcnācēju grupas ražības vidējā rādītāja novirzi no populācijas vidējā dažādos vides apstākļos. Ja novirze ir liela un heterogēna (+ un -), tad mijiedarbība ir būtiska. Tādu piemēru parādījis K. Osborns Leghornas šķirnes vistu vaislas ātraudzībā dažādu tēvu pēcnācēju grupās:

Gaiļu pēcnācēju grupas	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
Novirze no vidējā	+10	-10	-8	-13	-1	+16	+8	-18
Stjudenta kritērijs t_d	1,13	1,82	1,71	1,79	-	2,18	1,47	2,14

Taču šis paņēmiens, analogiski iepriekšējam, tikai konstatē faktu, ka mijiedarbība pastāv.

3. Var veikt dispersijas analīzi, aprēķinot ģenētiskās korelācijas (r_g), iedzimstamības (h^2) un atkārtojamības (r_a) koeficientu atšķirības divās dažādās vidēs.

4. Var pētīt monozigotisko dvīņu atšķirības dažādos apstākļos.

Iespējami arī citi paņēmieni, bet selekcijā par nozīmīgāku var uzskatīt 3. paņēmieni, kas palīdz prognozēt selekcijas efekta izmaiņas dažādos vides apstākļos. Seit nepieciešams ņemt vērā sagaidāmā ekonomiskā efekta atšķirības.

14.4. DZĪVNIĒKU CILTSVĒRTĪBAS NOTEIKŠANA PĒC VIENAS PAZĪMES

Dzīvnieku ciltsvērtības pamatā ir alēļu kombinācijas, kuras tie nodod pēcnācējiem. Ciltsvērtības precīzai noteikšanai ir liela nozīme selekcijā, jo izlases efektivitāte (drošums) ir proporcionāla pazīmes iedzīstamībai. Tomēr pēc fenotipa ciltsvērtību var noteikt tikai aptuveni.

Selekcijas galvenais mērķis ir iegūt pēcnācējus, kas būtu labāki (produktīvāki) par vecākiem. Ģenētiski statistiskajā formulējumā tas nozīmē

1) maksimizēt pēcnācēju pārkumu pār vecāku paaudzi, balstoties uz vecāku ciltsvērtības iespējami drošāku noteikšanu;

2) maksimizēt varbūtību, ka pēcnācēju vidējā ražība pārsniegs noteiktu minimālu robežu;

3) sasniegt pēc iespējas augstāku pēcnācēju ražību noteiktā varbūtības pakāpē.

Dzīvnieka ciltsvērtības noteikšanai var izmantot paša ražības datus, izcelsmes datus, blakus radu datus, bet vēlāk arī pēcnācēju datus. No šīs informācijas var konstruēt selekcijas indeksu, kombinējot pieejamo informāciju par vienu pazīmi vai par vairākām pazīmēm.

14.4.1. Izlase pēc individuālajām īpašībām

Indivīdu fenotipiskā vērtība ievērojami variē ģenētisko un paratipisko faktoru ietekmē. Labākos fenotipos var izlasīt ģenētiski labākus dzīvniekus. Parasti indivīda ražību salīdzina ar vienaudžu vidējo ražību dotajā ganāmpulkā (kūti). Vēlams, lai visiem dzīvniekiem būtu līdzīgi vides apstākļi, tos audzējot un izmantojot, aptuveni vienāds vecums un pārbaudes laika posms (gads, gada sezona), lai būtu precīza ciltsdarba uzskaitē.

Jāatceras arī tas, ka pēcnācēju vidējam fenotipam ir regresija pēc populācijas vidējā. Līdz ar to indivīda iespējamo ciltsvērtību ICV var noteikt pēc formulas

$$ICV = \bar{P} + h^2(P_i - \bar{P}),$$

kur \bar{P} — populācijas vidējais vienaudžiem;

P_i — viena no indivīda ražībām;

h^2 — iedzīstamības koeficients.

Ciltsvērtības noteikšanas precizitāte (drošums) ir atkarīga no iedzīstamības:

Iedzīstamība (h^2)	0,10	0,20	0,30	0,40	0,50	0,60	0,70
Drošums ($\sqrt{h^2}$)	0,32	0,45	0,55	0,63	0,71	0,77	0,84

Ievērojot vairākas atkārtoti noteiktas ražības, var palielināt ciltsvērtības novērtējuma drošumu, jo vairāku laktāciju (gadu) vidējā ražībā nivelējas vides temporālās ietekmes. Ja ņem kādas pazīmes fenotipa P statistisko modeli

$$P = A + E_p + E_T,$$

kur A — aditīvā ciltsvērtība, E_p — neģenētisko faktoru pastāvīgā ietekme un E_T — temporālo faktoru ietekme, tad variance V vidējai ražībai par n laktācijām būs

$$V(P_n) = V(A) + V(E_p) + \frac{V(E_T)}{n}.$$

Līdz ar to ciltsvērtības regresija pēc vidējās ražības, t. i., vidējās ražības iedzimstamība ($h_{\bar{x}}^2$), ir

$$h_{\bar{x}}^2 = \frac{V(A)}{V(A) + V(E_p) + \frac{V(E_T)}{n}}.$$

So formulu var izteikt iedzimstamības un atsevišķo ražības datu atkārtojamības rādītājos:

$$h_{\bar{x}}^2 = \frac{nh^2}{1 + (n-1)r_a}.$$

Tātad govju vairāku laktāciju vai cūku 2 vai 3 metienu vidējie rādītāji paaugstina dzīvnieka ciltsvērtības noteikšanas drošumu (44. tabula).

Iedzimstamības koeficients sevišķi jūtami palielinās, ievērojot vairākas ražības pazīmēm ar zemu iedzimstamību — 0,10...0,20. Taču pēc 3 vai 4 ražībām h^2 vērtības pieaugums ir samērā neliels. Tas nozīmē, ka pietiek ar 2...4 labāko ražību vidējo, izslēdzot, protams, ražības datus, kas iegūti netipiskos apstākļos (sausuma gads, aborts, slimošana u. c.).

44. tabula

Iedzimstamības izmaiņas, izmantojot vairākas ražības ar atkārtojamību $r_a = 0,40$

Ražību skaits (n)	Iedzimstamības vērtības (h^2)			
	1	0,10	0,20	0,30
2	0,14	0,28	0,43	0,57
3	0,17	0,33	0,50	0,67
4	0,18	0,36	0,55	0,73
5	0,19	0,38	0,58	0,77
10	0,22	0,43	0,65	0,87

14.4.2. Izlase pēc izcelsmes datiem

Audzētāji jau sen ievēro izcelsmi dzīvnieku izlasē. Tas sevišķi nepieciešams tad, kad ražība piemīt tikai vienam dzimumam (piena, olu) un indivīda ražība parādās vēl. Izcelsmes dati palīdz veikt agrīno izlasi un daļēji paaugstina iespējamās ciltsvērtības (ICV) prognozēšanu indivīdiem, kombinējot ar paša ražības pazīmēm, kurām ir zema iedzimstamība un atkārtojamība.

Taču izlase vienīgi pēc vecāku ražības nav pietiekami droša. Parasti ražības datus iegūst atšķirīgos vides apstākļos. Nav arī iespējams paredzēt, kādas gēnu kombinācijas no heterozigotiskajiem vecākiem iedzims pēcnācējam. Vidējā korelācija starp vecāku un pēcnācēju genotipu ir 0,5, resp., pēcnācēju ģenētiskā mainība ir par 50% mazāka par neradniecīgo indivīdu mainību.

Spilgtu piemēru nedrošai izlasei pēc izcelsmes devis Okonors (1963). Divi buļļi bija brāļi ar identiskiem ciltsrakstiem. Tos novērtējot pēc meitu vidējās ražības, izrādījās, ka *A* buļļa meitas pārspēja līdzinieces par 360 kg, bet *B* buļļa meitām bija par 157 kg zemāks izslaukums nekā līdziniecēm.

Ciltsrakstu datus izmantojot, vecāku ražība būtu jāsalīdzina ar to vienaudžu ražību, bet ne vienmēr tas ir iespējams. Bez tam jāievēro, ka indivīda ģenētiskā līdzība ar vecākiem ir 0,50, bet ar vecvecākiem tikai 0,25. Šī iemesla dēļ vecāku ražības dati ir nozīmīgāki par tālāko senču datiem. Dažādu informācijas avotu optimālo īpatsvaru kopnovērtējumā var aprēķināt kā multiplās regresijas koeficientu (H. Le Roy, 1958). Šī procesa shēma dota 83. attēlā.

Iespējamo genotipu G_x izsaka modelis

$$G_x = b_M M + b_{TM} TM + b_{MM} MM.$$

Regresijas koeficientus var noteikt pēc simultāniem vienādojumiem:

$$b_M V(M) + b_{TM} \text{cov } M, TM + b_{MM} \text{cov } M, MM = \text{cov } X, M,$$

$$b_M M, TM + b_{TM} V(TM) + b_{MM} \text{cov } TM, MM = \text{cov } X, TM,$$

$$b_M \text{cov } M, MM + b_{TM} \text{cov } TM, MM + b_{MM} V(MM) = \text{cov } X, MM,$$

kur $V(M)$ — mātes ražības variānce (s^2);
 $\text{cov } M, TM$ — kovariānce starp mātes un tēvamātes ražību;
 $\text{cov } X, MM$ — kovariānce starp mātes un mātesmātes ražību.

Multiplās regresijas koeficienti nosakāmi samērā vienkārši, jo $\text{cov } M, TM = \text{cov } MM, TM = 0$, kā tas izriet no 83. attēla. Citus lielumus var izteikt standartvienībās:

$$V(M) = V(TM) = V(MM) = 1,$$

$$\text{cov } M, MM = h^2/2,$$

$$\text{cov } X, M = h^2/2,$$

$$\text{cov } X, MM = h^2/4.$$

Tēvamātes ražības regresija ir $b_{TM} = h^2/4$.

Citi regresijas koeficienti nosakāmi pēc formulām

$$b_M + b_{MM}h^2/2 = h^2/2,$$

$$b_M h^2/2 + b_{MM} = h^2/4,$$

no kurām

$$b_{MM} = h^2 \frac{1-h^2}{4-h^4}$$

un

$$b_M = h^2/2 \left(1 - h^2 \frac{1-h^2}{4-h^4} \right).$$

Regresijas koeficienti indivīda iespējamās ciltsvērtības (*ICV*) noteikšanai pēc paša fenotipa (P_i) un vairāku paaudžu senčiem (P_v) parādīti 45. tabulā. Indivīda *ICV* tajā prognozē pēc formulas

$$ICV = \bar{P}_i + b_i(P_i - \bar{P}_i),$$

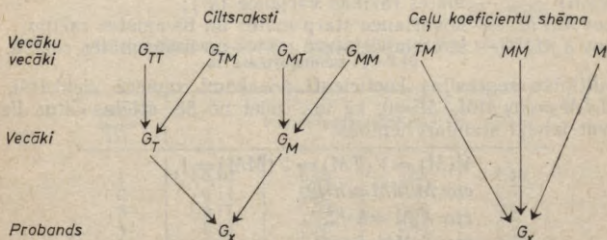
kur \bar{P}_i — vienaudžu populācijas fenotipa vidējais;

b_i — pazīmes *i* regresijas koeficients;

P_j — indivīda fenotipa *j* vērtība.

Jāatzīmē, ka ciltsrakstu informācija neizmaksā vairāk kā ciltskartītes izpilde. Priekšteču dati ir pirmā informācija par audzējamo jaunlopu ciltsvērtību. Senču datu nozīme jūtami samazinās, tiklīdz ir iegūti paša indivīda vai tā blakus radu ražības dati. Tomēr izcelsmes datus nevajag ignorēt, jo šīs informācijas izmantošana ļauj drošāk izlasīt ģenētiski labākos dzīvniekus, it īpaši pēc pazīmēm ar zemu iedzimstamības pakāpi. Izlasē pēc izcelsmes grūtības sagādā tās informācijas trūkums, kas vajadzīga senču ražības novirzes noteikšanai no atbilstošo vienaudžu vidējā aritmētiskā. Ja šāda informācija nav pieejama, tad var izmantot populācijas vidējo attiecīgajā gadā.

Tātad izlasei pēc ciltsrakstiem ir vairākas priekšrocības: tā neizmaksā dārgi, to var lietot agrā vecumā neizteiktām pazīmēm (piemēram, ilgmūžībai) vai dzimuma ierobežotām pazīmēm (piena, olu ražībai, daudzauglībai).



83. att. Govs ciltsraksti un tās ģenotipa ceļu analīzes shēma.

Ciltsvērtības prognozēšana pēc paša fenotipa (P_i) un senču fenotipiem (P_v), to parciālās regresijas un vienādojumi

Informācijas avoti	Regresijas koeficienti	Pazīmes iedzīstamība (h^2)			
		0,10	0,30	0,50	0,70
Indivīda ražība	b_1	0,098	0,284	0,467	0,658
Vecāku ražība	b_2	0,045	0,107	0,133	0,120
$ICV = \bar{P}_i + b_1(P_i - \bar{P}_i) + b_2(P_v - \bar{P}_v)$					
Indivīda ražība	b_1	0,097	0,282	0,464	0,657
Vecāku ražība	b_2	0,044	0,101	0,124	0,113
Vecvecāku ražība	b_3	0,020	0,037	0,034	0,019
Vecvecvecāku ražība	b_4	0,009	0,014	0,010	0,004
$ICV = \bar{P}_i + b_1(P_i - \bar{P}_i) + b_2(P_v - \bar{P}_v) + b_3(P_{vv} - \bar{P}_{vv}) + b_4(P_{vvv} - \bar{P}_{vvv})$					
Indivīda ražība	b_1	0,096	0,267	0,429	0,603
Tēva ražība	b_2	0,045	0,110	0,143	0,139
Mātes ražība	b_3	0,045	0,110	0,143	0,139
$ICV = \bar{P}_i + b_1(P_i - \bar{P}_i) + b_2(P_t - \bar{P}_t) + b_3(P_m - \bar{P}_m)$					
Tēva ražība	b_2	0,048	0,134	0,214	0,301
Mātes ražība	b_3	0,048	0,134	0,214	0,301
Mātestēva ražība	b_4	0,023	0,055	0,071	0,070
Mātesmātes ražība	b_5	0,023	0,055	0,071	0,070
Tēva tēvatēva ražība	b_6	0,023	0,055	0,071	0,070
Tēva tēvamātes ražība	b_7	0,023	0,055	0,071	0,070
$ICV = \bar{P}_i + b_2(P_t - \bar{P}_t) + b_3(P_m - \bar{P}_m) + b_4(P_{mt} - \bar{P}_{mt}) + b_5(P_{mm} - \bar{P}_{mm}) + b_6(P_{ttt} - \bar{P}_{ttt}) + b_7(P_{ttm} - \bar{P}_{ttm})$					

Piezīme. ICV aprēķinot, parciālo regresiju b_x reizina ar indivīda (vai senča) fenotipa novirzi no attiecīgo līdzinieku (vienaudžu) vidējā un pieskaita to vidējam P_i .

14.4.3. Pārbaude un izlase pēc pēcnācēju labuma

Izlase pēc pēcnācēju labuma nozīmē, ka vaislinieku vai vaislinieces brāķē pēc to pēcnācēju vidējā aritmētiskā, salīdzinot ar vienaudžu vidējo populācijā (ganāmpulkā). Šāda izlase ir drošāka pazīmēm ar zemu iedzīstamību vai dzimuma ierobežotām pazīmēm. Tās nozīme arvien palielinās sakarā ar dzīvnieku mākslīgās apsēklošanas un zigotu pārstādīšanas attīstību pēdējos gadu desmitos. Pārbaudi pēc pēcnācējiem var izmantot gan pēc kvalitatīvajām, gan pēc kvantitatīvajām pazīmēm un īpašībām.

Pārbaude pēc kvalitatīvajām pazīmēm ir vienkārša, lietojot hibridoloģisko analīzi. Daudz nozīmīgāka ir vaislinieku pārbaude pēc to pēcnācēju kvantitatīvajām pazīmēm. Vides faktoru un genotipu (alēļu kombināciju) nejauša variēšana nolidzsvarojas pēcnācēju vidējā fenotipā. Pieaugot pēcnācēju skaitam grupās, palielinās vaislinieka ciltsvērtības noteikšanas drošums (precizitāte).

Kovariance starp vecāku ciltsvērtību un pēcnācēju fenotipu ir $V(A)/2$. Ja pussību līdzību nosaka tikai kopīgi gēni, tad variance starp pēcnācēju grupām no n dzīvniekiem būs $V(A)/4 + [V(P) - 4]n$. No tā izriet vecāku ciltsvērtības (aditīvā efekta) regresija pēc pēcnācēju vidējā fenotipa:

$$b_{ICV,PA} = \frac{nh^2/2}{1 + (n-1)h^2/4} = \frac{2nh^2}{4 + (n-1)h^2}.$$

Ja iedzimstamība ir augsta, tad drošam novērtējumam pietiek nedaudz pēcnācēju; turpretī, ja iedzimstamība ir zema, vajadzīgs krietni lielāks pēcnācēju skaits. Piemēram, pazīmei ar iedzimstamību 0,25 grupa no 5 pēcnācējiem dod tādu pašu ciltsvērtības noteikšanas precizitāti kā pēc paša ražības ($r=h=0,5$). Lūk, kāpēc genotipiskā izlase pēc pēcnācēju labuma ir sevišķi nozīmīga pazīmēm ar zemu iedzimstamību, dzimuma ierobežotām pazīmēm, kā arī cūku liemeņa īpašībām. Tomēr ciltsvērtības noteikšanai pēc reproduktīvajām īpašībām ir grūti iegūt tik daudz pēcnācēju īsā laika posmā. Ja ciltsvērtības (ICV) un pēcnācēju vidējā fenotipa korelāciju stipri ietekmē līdzīgi vides apstākļi (vienaudžu jeb līdzinieku efekts c^2), tad regresijas vienādojums ir

$$b_{ICV,PA} = \frac{2nh^2}{4 + (n-1)(h^2 + 4c^2)}.$$

Pastāvot efektam c^2 , iespējamā korelācija (kad $n=\infty$) starp pēcnācēju fenotipa vidējo un aditīvo ciltsvērtību ir

$$r_{PA} = \sqrt{\frac{h^2}{h^2 + 4c^2}}.$$

Cūkkopībā un vistkopībā katram tēviņam parasti ņem vairākas pussību grupas. Dispersijā starp pilnīgo sību grupām pastāv viena tēva pēcnācēju vienāda vides (intragrupas) mainības komponents $h^2/4 + c^2$. Tad regresijas koeficients starp vaislinieka ciltsvērtību un l sību grupām ar k indivīdiem katrā grupā ir

$$b_{ICV,PA} = \frac{2klh^2}{4 + h^2(kl + k - 2) + 4c^2(k - 1)},$$

kur kl ir pēcnācēju skaits vidēji vienam vaisliniekam. Palielinoties k vai l , attiecīgi palielinās kl un regresija $b_{ICV,PA}$, resp., noteikšanas precizitāte.

Ja, vaislinieku pārbaudot, mātišu pārøšana nav nejauša, bet tās ir no izraudzītām vaislinieču grupām (piemēram, pārbaudot bulli tikai vienā ganāmpulkā), tad vajadzīga korekcija pēcnācēju vidējam.

I. Johansons un A. Robertsons (1952) bulļa novērtēšanai pēc meitu labuma vienā vai vairākos ganāmpulkos ieteica šādu indeksu:

$$ICV = 2b(\bar{Y} - \bar{A}_y) - \frac{h^2}{2}(\bar{X} - \bar{A}_x) + h_A^2(\bar{A} - \bar{P}) + \bar{P},$$

kur b — ICV regresija pēc pēcnācēju vidējā;

$\bar{Y}, \bar{X}, \bar{A}, \bar{P}$ — attiecīgi meitu, govju māšu, ganāmpulku un populācijas vidējais;

\bar{A}_y un \bar{A}_x — meitu un māšu līdzinieču vidējais katrā ganāmpulkā;

h_A^2 — ganāmpulku vidējā starpības iedzimstamība.

Sādu indeksu izmanto, kad meitas atrodas ganāmpulkos ar atšķirīgu ražības līmeni. Novērtējot vaisliniekus vairākos ganāmpulkos, nosaka efektīvo meitu skaitu n katram bullim katrā ganāmpulkā —

$$n = \frac{n_1 \cdot n_2}{n_1 + n_2}, \text{ apzīmējot ar } n_1 \text{ meitu skaitu un ar } n_2 \text{ līdzinieču skaitu.}$$

Būtiska kļūda vaislinieka novērtēšanā var rasties, ja neievēro pēcnācēju iepriekšējo brāķēšanu un izmanto tikai labāko meitu datus. Piemēram, meitu vidējo starpības kļūdu, ja no 20 meitām ņem vērā tikai n labāko meitu izslaukumu, ilustrē skaitļi:

Meitu skaits	Izslaukumu starpība
n	(kg)
19	76
18	140
15	310
10	600
5	940

Parasti standartnovirze grupās ir ap 550 kg, bet standartnovirze starp grupām ir ap 140 kg. Tātad, izslēdzot no 20 meitu grupas 5 sliktākās, šīs kļūdas vērtība sasniedz 2 standartnoviržu lielumu (310:140) un bulla novērtējums pēc meitu vidējā ir pārspīlēts. Protams, nenormālas laktācijas (abortu, slimības dēļ) jāizslēdz, novērtējot bulla ciltsvērtību, taču mazražīgās meitas jāatstāj pārbaudāmajā grupā.

Dažādu dzīvnieku kategoriju ieguldījums ģenētiskajā progresā parādīts 46. tabulā.

46. tabula

Piena izslaukuma ģenētiskā progresa struktūra
(A. Robertsona dati)

Vaislas dzīvnieku kategorijas	Selekcijas diferenciālis (kg)	Paaudžu intervāls	Ieguldījums selekcijas progresā (%)
Govju mātes	70	5,1	6
Bullu mātes	350	5,5	33
Bullu tēvi	477	7,0	43
Govju tēvi	318	5,3	18
K o p ā	1215	22,9	100

Izrādījies, ka labāko bulļu izlase un izmantošana dod 76% no kopējā progressa. Kaut gan pārbaude un izlase pēc pēcnācēju labuma izmaksā dārgi un pagarina paaudžu intervālu, šim selekcijas papēmienam būs arvien lielāka nozīme sakarā ar dzīvnieku mākslīgās apsēklošanas paplašināšanos, pilnveidojot spermas ilgstošas glabāšanas un apsēklošanas tehnoloģiju.

Lai gūtu drošākus (nenovirzītus) vaislinieku ciltsvērtības novērtējumus, ir jāievēro vairāki nosacījumi. Pārojamām mātītēm ir jābūt randomizētām, nevis mērķtiecīgi izraudzītām. Pārošana ar labākajām mātītēm dod pārspilētu ciltsvērtības rādītāju. Dzīvniekiem jānodrošina labi un līdzīgi ēdināšanas apstākļi gadu no gada. Katrs vaislinieks jāpārbauda vairākās saimniecībās (ganāmpulkos), jo ēdināšanas un turēšanas apstākļu atšķirības dod sagrozītu ciltsvērtības novērtējumu sakarā ar līdzinieču jeb c^2 efektu. Pēcnācēju dati jāņem pēc iespējas par to pašu gadu un sezonu. Izslēdzot slimo dzīvnieku datus, pārējo pēcnācēju dati jāietver pārbaudes rezultātos neatkarīgi no tā, vai tie ir labāki vai sliktāki pēcnācēju grupā.

Novērtējuma drošums paaugstinās, ja pēcnācēju grupas apjoms palielinās un pazīmes iedzimstamība ir zema; to var noteikt pēc ciltsvērtības un pēcnācēju vidējā regresijas formulas

$$b_{ICV,PA} = \frac{h}{2} \sqrt{\frac{n}{1+(n-1)h^2/4}}$$

Piemērs. Vaislinieka ciltsvērtības noteikšanas precizitāte pēc 20 meitām grupā pazīmei ar iedzimstamību $h^2=0,30$ vai $h=\sqrt{h^2}=\sqrt{0,30}=0,5477$ dod šādu rezultātu:

$$b = \frac{0,5477}{2} \sqrt{\frac{20}{1+(20-1) \cdot 0,30/4}} = 0,2739 \cdot 2,8718 = 0,787,$$

tātad precizitāte ir pietiekami augsta.

14.4.4. Izlase pēc blakus radiem

Par blakus radiem apzīmē indivīdus, kuri neietilpst tiešā priekšteču—pēcteču paaudžu virknē. Pie tiem pieder brāļi un māšas (pilnīgi sibi), pusbrāļi un pusmāšas (pussibi) jeb vienas ģimenes locekļi. Jo tuvāka to radniecība un ģenētiskā līdzība ar probandu, jo nozīmīgāka ir viņu informācija ciltsvērtības prognozē. Vispirms to izmantoja cūku selekcijā, lai veiktu kuļļu un vaislas cūku izlasi pēc sibu vai pussibu kontroles kaušanas un barības izmantošanas rādītājiem.

Tikpat nozīmīga blakus radu informācija ir vaislas bulļu izlasē, jo piena ražība ir zināma tikai mātēm un pusmāšām (tēva meitām). Analogiski blakus radu informāciju izmanto vistkopībā selekcijai pēc olu un gaļas produktivitātes, kā arī pēc izdzīvotības, rezistences, reproductīvajām īpašībām u. c. Šī metode lietojama tikai pēc tam, kad ir ieviesta pārbaude un izlase pēc pēcnācēju labuma.

Par izlases kritēriju šeit izmanto ģimenes, resp., pussibu vai sibu

vidējo fenotipu, vadoties no principiem, kas ir analogiski izlasei pēc pēcnācējiem.

Izlases drošums pēc blakus radiem ir atkarīgs no to ģenētiskās līdzības probandam (R), pussibu vai sibu skaita (n), iedzimstamības un to fenotipu savstarpējās korelācijas (t):

$$b = Rh \sqrt{\frac{n}{1 + (n-1) \cdot t}}$$

Sajā formulā pieņemts, ka, lietojot inbrīdingu un novēršot radu vides ietekmēto pazīmju korelāciju ($r_E = 0$), $t = Rh^2$: pussibiem $h^2/4$, sibiem $h^2/2$.

Tomēr sibu datu izmantošana nav tik droša, jo ilgstoša vides līdzība pastiprina fenotipisko līdzību r_E , tādēļ Rh^2 vietā vajadzētu lietot $Rh^2 + c^2$ (vienaudžu faktors).

Ģimeņu selekcijā var kombinēt visu iespējamo radnieku informāciju dotajā pazīmē: paša probanda, vecāku, pussibu vai sibu, tāpat arī pēcnācēju. So informāciju īpatsvaru var noteikt ar multīplo regresiju, resp., probanda ciltsvērtības parciālo regresiju pēc katra informācijas avota. Summējot visus avotus, iegūst ciltsvērtības indeksu kā selekcijas kritēriju.

Kā piemēru var apskatīt jaunbullu izlasi pēc indeksa, kas ietver mātes X , mātesmātes M un pusbāsu PS datus. Tad ciltsvērtības indekss

$$G(X) = b_1(X) + b_2(M) + b_3(PS).$$

Parciālo regresijas koeficientu noteikšana ir analogiska izlasei pēc priekštečiem, izmantojot vienādojumus:

$$b_1 V(X) + b_2 \text{cov } X, M + b_3 \text{cov } X, PS = \text{cov } X, G(X),$$

$$b_1 \text{cov } X, M + b_2 V(M) + b_3 \text{cov } M, PS = \text{cov } M, G(X),$$

$$b_1 \text{cov } X, PS + b_2 \text{cov } M, PS + b_3 V(PS) = \text{cov } PS, G(X).$$

Protams, šādi aprēķini iespējami ar ESM palīdzību. Piemēram, izmantojot parciālos regresijas koeficientus no 45. tabulas, bulla mātes indeksā var ietvert informāciju par pašas ražību 2 laktācijās (X), tās 2 meitu vienas laktācijas (D_1) vai divu laktāciju (D_2), 21...50 pusbāsu (PS) un viņas mātes 2 laktāciju (D) izslaukumu. Tad ciltsvērtības indekss nosakāms pēc vienādojuma

$$ICV = 0,26X + 0,06D_1 + 0,11D_2 + 0,46PS + 0,10D.$$

Šādos ciltsvērtības indeksos komponentu sastāvs var mainīties atkarībā no informācijas pilnības ciltsdarba uzskaitē (informācijas bankā).

14.5. IZLASE PĒC VAIRĀKĀM KVANTITĀTĪVĀM PAZĪMĒM

Dzīvnieka saimnieciskā vērtība ir atkarīga no vairākām savstarpēji saistītām pazīmēm ar dažādu ekonomisko un bioloģisko nozīmi. Līdz ar to nepieciešams veikt izlasi pēc vairākām pazīmēm reizē (daudzņēmņu selekciju).

Par galveno jeb vēlamāko izlases pazīmi izvēlas ekonomiski svarīgāko, bet pārējās pazīmes ievēro mazākā mērā. Jo vairāk pazīmju ievēro vienlaicīgi, jo mazāks selekcijas progress būs katrai no tām. Ja pazīmes ir savstarpēji neatkarīgas (nav korelācijas) un to iedzimstamība ir līdzīga, selekcijas efekts katrai no tām būs apmēram $1/\sqrt{n}$ reizes mazāks nekā selekcijā tikai pēc vienas pazīmes. Samazināšanās pakāpe ir atkarīga no daudziem faktoriem: no savstarpējās korelācijas virziena, ievēroto pazīmju skaita, katras pazīmes īpatsvara un selekcijas metodes. Līdz ar to vairāku pazīmju vienlaicīgai uzlabošanai var izmantot trīs dažādas metodes: 1) tandēma selekciju, 2) izlasi (brāķēšanu) pēc neatkarīgām robežām un 3) selekcijas indeksus.

14.5.1. Tandēma selekcija

Ar tandēma jeb virknes selekciju zināmu laiku uzlabo vienu pazīmi, kamēr sasniedz tās vēlamo līmeni, pēc tam uzlabo otro, trešo pazīmi utt. Šī metode ir mazāk efektīva un apskatāma vēsturiski, taču dažkārt to var lietot arī mūsdienās. Dažreiz ir nepieciešams uzlabot šķirnes rezistenci pret noteiktu slimību, piemēram, leikozi. Tad par izlases kritēriju ņem saslimstību, brāķējot visus slimos un aizdomīgos dzīvniekus. Kad izturība pret slimību panākta, tad turpina izlasi pēc produktivitātes. Šīs metodes efektivitāte stiprā mērā ir atkarīga no pazīmju ģenētiskās asociācijas. Ja dotajai pazīmei ir sinerģiska korelācija ar citām pazīmēm, tad izlase norit sekmīgi. Bet, ja pazīmes savstarpēji korelē vāji un iedzimst gandrīz neatkarīgi, tad šī metode kļūst mazefektīva. Šīs metodes lietošanai vajadzīgs ilgstošs laiks, lai uzlabotu 2 vai 3 nozīmīgākās pazīmes. Bet, ja pastāv nesinerģiska pazīmju korelācija, piemēram, augstražīgiem dzīvniekiem samazinās izturība, tad šī metode atmetama kā nederīga.

Selekcijas procesa statistiskajam aprakstam pieņemsim, ka katrā sekojošā paaudzē izlase notiek pēc citas pazīmes un tām nav savstarpējās korelācijas ($r_g = r_p = 0$). Tad izlases efektu vairākās paaudzēs var parādīt šādā veidā:

$$\Delta G = h_1^2 (P_1 - \bar{P}_1) + h_2^2 (P_2 - \bar{P}_2) + \dots + h_k^2 (P_k - \bar{P}_k) - \sum h_j^2 (P_j - \bar{P}_j).$$

Citiem vārdiem, dzīvnieka selekcijas vērtība sekojošās paaudzēs palielinās, ja izlases pazīmju parametri h^2 , σ_g un i saglabājas nemainīgi. Bet, ja visām ievērotajām pazīmēm (k) minētie parametri ir vienādi, tad individu vidējā ekonomiskā vērtība vienā paaudzē $I = ih^2\sigma_p = ih\sigma_g$.

14.5.2. Izlase pēc neatkarīgām robežām

Lietojot šo metodi, izlasi veic vienlaicīgi pēc vairākām pazīmēm. Katrai no tām uzstāda minimālas prasības jeb izlases neatkarīgās robežas (standartus). Piemēram, pirmās brāķē, ja pirmās laktācijas izslaukums ir mazāks par 3000 kg un tauku saturs pienā zemāks par 4,0%.

Ar šo metodi cenšas uzlabot vai vismaz saglabāt jau sasniegto līmeni svarīgākajām pazīmēm. Bet, ja pazīme neatbilst minimālajām prasībām, indivīdu var izbrāķēt. Taču šī metode samazina izlases intensitāti i katrai atsevišķai pazīmei. Jo vairāk pazīmju ievēro, jo jūtāmāk samazinās i . Ja izlasi veic pēc vienas pazīmes un vaislai izmanto 25% labāko dzīvnieku populācijā, tad selekcijas diferenciālis ir 1,30 standartnovirzes vienību. Bet, ja reizē ievēro divas pazīmes, tad vaislai izmanto 50% dzīvnieku un $i=0,80$. Tomēr, ja abas pazīmes ir vienādi nozīmīgas (dalības īpatsvars 1:1) un tām vienāda iedzimstamība, tad selekcijas diferenciālis sasniedz 1,60 standartnovirzes vienību un ir lielāks, nekā izlasi veicot pēc vienas pazīmes.

Ja vaislai izmantojamo dzīvnieku daļu populācijā apzīmē ar b , tad salīdzinājumā ar izlasi pēc vienas pazīmes šī daļa būs $b^{1/k}$ lielāka pēc k viennozīmīgo pazīmju skaita. Piemēram, izlasot pēc 3 pazīmēm reizē, vaislai vajadzēs izmantot 63% populācijas indivīdu. Izlasot vaislai tikai pēc izslaukuma ($s=800$ kg), vajadzēs 25% labāko govju, un to fenotipiskais pārkums pār vidējo būs 1040 kg ($1,30 \cdot 800$). Ja papildus ievēro arī dzīvmasas pieaugumu dienā, tad vaislai izmanto 50%, un selekcijas diferenciālis būs 640 kg ($0,80 \times 800$). Protams, šis piemērs ir teorētisks un nereaals, jo 25% govju nevar nodrošināt normālu ganāmpulka atjaunošanu.

Vienlaicīga izlase ar vienādu intensitāti vairākām pazīmēm k samazina selekcijas diferenciāli no $i = \frac{z}{b}$ līdz $i^1 = z^1/b^{1/k}$. Seit z^1 ir ordinātas punkts uz abscisas, kas atdala labāko govju daļu $b^{1/k}$. Gaidāmā ciltsvērtības palielināšanās vienā paaudzē ir $\Delta l = \sum i^1 h_i \sigma_{g_i}$, ja vienāda iedzimstamība visām pazīmēm, — $\Delta l = n i^1 h \sigma_g$.

Neatkarīgās brāķēšanas un tandēma selekcijas ģenētiskā progresa attiecība ir $n^{1/i}$ (ja visām pazīmēm ir vienāds īpatsvars, vienāda variānce un iedzimstamība). Apskatītajā piemērā attiecība ir $\Delta N/\Delta T = (2 \cdot 0,8) : 1,3 = 1,23$. Katrā gadījumā neatkarīgā brāķēšana ir efektīvāka par tandēma selekciju.

Izlases intensitātes (i) samazināšanās, palielinoties pazīmju skaitam (k), norāda uz nepieciešamību ierobežot līdz minimumam ievēroto pazīmju skaitu. Populācijā ir maz dzīvnieku, kuriem visu svarīgo pazīmju rādītāji ir pietiekami augsti.

Kaut gan šī metode pašreizējā periodā ir galvenā un tiek plaši lietota, tai tomēr ir trūkumi. Vairums izlases pazīmju savstarpēji korelē, tādēļ reizēm ir grūti, uzlabojot galveno pazīmi, saglabāt citu negatīvi korelējošo pazīmi jau sasniegtajā līmenī. Var gadīties arī tā, ka pēc galvenās pazīmes ģenētiski labāko indivīdu izbrāķē, jo

tas neatbilst mazāk nozīmīgas īpašības minimālajai prasībai. Vēl tagad sastopami gadījumi, kad vaislas bulli-uzlabotāju izbrāķē tādēļ, ka tā pēcnācējos parādās šķirnei netipiska apmatojuma krāsa, piemēram, balti plankumi (raibumi) Latvijas brūnās šķirnes govīm.

Taču šai metodei ir lielas priekšrocības salīdzinājumā ar tandēma izlasi. Tā ir vienkāršāka, drošāka un ir iespējams vienlaicīgi uzlabot vairākas saimnieciski nozīmīgas pazīmes.

14.5.3. Selekcijas indeksi

Ciltsvērtības kompleksajā novērtējumā pēc k pazīmju skaita, t.i., selekcijas indeksā, izlases intensitāte katrai pazīmei ir maināma. Tas nozīmē, ka atsevišķo pazīmju izlases robežas var mainīt pēc vajadzības, palielinot selekcijas diferenciāli atsevišķai īpašībai. Piemēram, novērtējot dzīvnieka eksterjeru un konstitūciju, katrai ķermeņa daļai dod vērtējuma balles, kuras summējot iegūst kopnovērtējumu. To var uzskatīt par vienkāršu indeksu kā izlases kritēriju. Analogiski, bonitējot dzīvniekus, nosaka komplekso klasi pēc vairākām pazīmēm, ko arī var uzskatīt par selekcijas indeksu. Šādos gadījumos selekcionāri, rūpīgi apsverot dzīvnieka labās īpašības un trūkumus, intuitīvi izlasa vaislai tos, kuriem ir labākas ekonomiski nozīmīgās īpašības.

Selekcijas indekss ir optimāla metode vērtīgo pazīmju kombinācijas jeb pazīmju agregāta uzlabošanai. Selekcijas indeksā dažādas īpašības kombinē, lai maksimalizētu iespējamo progresu un veidotos agregatīvie genotipi, kas saglabātu vērtīgo īpašību kombinācijas un to ģenūs populācijas ģenofondā.

Lai konstruētu selekcijas indeksu, jāzina pazīmes ekonomiskā un bioloģiskā vērtība, pazīmes iedzimstamības koeficients (h^2), kā arī pazīmju savstarpējās korelācijas koeficienti r_g un r_p .

Selekcijas indeksu var definēt kā selekcijas kritēriju, kas sastāv no informāciju lineārās kombinācijas par vienu vai vairākām dzīvnieku pazīmēm. Kā piemēru var minēt govīs ciltsvērtības noteikšanu pēc izslaukuma un tauku satura. Abus šos rādītājus kombinē tā, lai noteiktā ciltsvērtība ar iespējami lielāku precizitāti atbilstu pazīmju kopuma patiesajai ciltsvērtībai. Indekss palīdz pamatoti un objektīvi sadalīt dzīvniekus labākajos un sliktākajos.

Optimālajā indeksā ir ievērota arī selekcijas netiešā iedarbība. Selekcijas indekss (I) vairākām (k) neatkarīgām īpašībām ir

$$I = a_1 h_1^2 P_1 + \dots + a_k h_k^2 P_k.$$

Ja ievēroto pazīmju dispersijas ir vienādas, tad selekcijas progress

$$\Delta G(I) = i \cdot \sigma_g h \sqrt{k}.$$

Tātad ģenētiskajā aspektā komponents \sqrt{k} ir lielāks, nekā lietojot tandēma selekciju. Taču priekšrocības samazinās, palielinoties pazīmju skaitam.

Kompleksajā indeksā parasti ietilpst tikai vadošās, ekonomiski nozīmīgākās pazīmes. Piemēram, vaislas cūku selekcijas indeksā ietilpst sivēnu skaits metienā, dzīvmasas pieaugums diennaktī, barības izmantošana un spēķa biežums. Piena lopkopībā selekcijas indekss ietver piena tauku daudzumu, olbaltumvielu saturu, slaušanas intensitāti u. c. Dējējvistu indeksa konstruēšanā parasti ievēro olu skaitu, to vidējo masu, vistu dzīvmasu.

Piena lopkopībā no 20...30 selekcijai ieteiktajām pazīmēm kā dzīvnieku izlases kritēriju var izmantot tikai tās, kurām ir

1) vienkārša, precīza mērīšana un uzskaitē pēc iespējas agrākā vecumā ar minimālo darba un līdzekļu patēriņu;

2) liela mainība un pietiekami augsta iedzimstamība un atkārtotamība;

3) noskaidrotas sakarības (r_p, r_g) ar tradicionālajām un nozīmīgākajām izlases pazīmēm;

4) relatīvi liela ekonomiski bioloģiskā nozīme, t. i., sakarība ar produkcijas un vaislas dzīvnieku realizācijas cenām.

Sevišķi svarīgi to ievērot, izvēloties attiecīgas pazīmes kā indeksa komponentus un pēc iespējas ierobežotu pazīmju skaitu. Diemžēl, vēl daudzās publikācijās parādās ieteikumi ievērot selekcijā arvien vairāk jaunu pazīmju bez ģenētiski statistiskā pamatojuma.

Ievēroto korelējošo pazīmju skaitam palielinoties, selekcijas progressa samazināšanos var prognozēt pēc šādas atkarības:

$$\Delta G_i > \frac{\Delta G_{i+1}}{\sqrt{\left(h + \frac{2}{r+1}\right) - 2}}$$

Ievērojot divas vienādi svarīgas pazīmes, katras īpašības progress samazinātos līdz 70%, bet, ievērojot trīs pazīmes, — līdz 58% salīdzinājumā ar izlasi pēc vienas pazīmes. Šis piemērs vēlreiz uzsver nepieciešamību līdz minimumam samazināt izlases pazīmju skaitu.

Ja rīcībā ir informācija par attiecīgo ražību varianču un kovarianču vidējām vērtībām populācijā, tad indekss atbilst multiplās regresijas vienādojumam un, kā konstatējis C. Hendersons (1973), ir ciltsvērtības vai dotajā gadījumā arī dzīvnieka ražības potenciāla lineāra izteiksmes forma. Indeksu var izmantot arī kādas dzīvnieku grupas, piemēram, ģimenes (sibu, pussibu) iespējamās ciltsvērtības noteikšanai.

Pēc rīcībā esošās informācijas un nosakāmās ciltsvērtības izšķir šādus indeksu variantus:

1) ciltsvērtības indeksu probandam pēc paša ražības un dažādu radinieku ražības vienā laktācijā (sk. iepriekšējo nodaļu);

2) ciltsvērtības indeksu probandam pēc vairākām laktācijām, izmantojot kā paša, tā radinieku informāciju;

3) komplekso selekcijas indeksu probandam pēc paša 2...4 dažādām pazīmēm;

4) komplekso selekcijas indeksu pēc probanda un radinieku dažādām pazīmēm.

Parametri selekcijas indeksa konstruēšanai govīm

Pazīmes	Ekonomiskās vērtības koeficients	$V(P)$	h^2	r_g	r_p
Izslaukums (centneros) (p)	2,5	36	0,30	-0,30	0
Tauku procents (t)	1,0	9	0,40		

Trešais variants ir klasiskais selekcijas indekss, kura konstruēšanas principus izstrādāja L. Heizels (1943). Indeksa konstruēšanas piemēru ņemsim no piena lopkopības. Pieņemsim, ka izslaukums un tauku saturs pilnībā nosaka ekonomisko vērtību (47. tabula).

Izslaukuma palielināšanai par 1 centneru ir 2,5 lielāka ekonomiskā vērtība nekā tauku saturam par 0,1%.

Populācijas vidējais ir 3600 kg piena un 4,0% tauku. Selekcijas vērtība kompleksajam indeksam ir $2,5G_p + G_t = G_T$, resp., piena daudzuma (p) un tauku procenta (t) vērtību summa. Parciālās regresijas nosaka pēc diviem vienādojumiem:

$$b_p V(M) + b + \text{cov}_{p,t} = \text{cov}_{p,G_T},$$

$$b_p \text{cov}_{p,t} + b_t V(t) = \text{cov}_{t,G_T}.$$

Vienādojumu kreisās puses kovariācijas var ņemt no 47. tabulas datiem, bet labajā pusē ir kovariācijas starp agregatīvo genotipu (G_T) un piena izslaukumu (p) vai tauku saturu (t):

$$\text{cov}_{p,G_T} = \text{cov}_{p(2,5G_T + G_t)} = 2,5V(G_p) + \text{cov}_{G_p, G_t},$$

$$\text{cov}_{t,G_T} = \text{cov}_{t(2,5G_p + G_t)} = 2,5 \text{cov}_{G_p, G_t} + V(G_t).$$

Nepieciešamās parametru skaitliskās vērtības atrodamas 47. tabulā. Atrisinot vienādojumu piena izslaukumam, iegūst indeksu: $I_1 = 0,7$ (cnt piena) un $0,14$ ($t\% \cdot 10$).

Govīm, kurām vidējā produktivitāte virs populācijas vidējā ir 400 kg piena un 0,1% tauku, var dot $(4,0 \cdot 0,7) - 1 \cdot 0,14 = 2,66$ punktus (indeksa vērtību).

Ja jāuzlabo dažas īpašības m no pazīmju skaita n , bet citas $(m-n)$ jāsauglabā neizmānītas (konstantas), tad konstruē ierobežotu selekcijas indeksu. Dotajā piemērā var kāpināt izslaukumu, saglabājot konstantu jau sasniegto tauku saturu pienā. Vienkārša metode ierobežotu indeksu konstruēšanai, izmantojot 47. tabulas parametrus, ir šāda.

Tauku satura regresija pēc indeksa

$$bG_t, I = \frac{\text{cov}_{G_t, I}}{V(I)} = \frac{\text{cov}_{G_t(a \cdot p + b \cdot t)}}{V(I)}.$$

Ja ekonomiskā vērtība $a=1$, bet $bG_t, I=0$, lai tauku saturs neizmainītos, regresiju aprēķina pēc vienādojuma

$$b = \frac{\text{cov } G_t, p}{V(G_t)} = 0,32.$$

Tad optimālais indekss $I_b = (\text{kg piens}/100) + 0,32(\text{t}\% \cdot 10)$. Sasniedzot indeksa selekcijas diferenciāli, kas vienlīdzīgs standartvienībai ($i=s$), izslaukums palielinās par 28 kg bez tauku satura izmaiņām. Bet, ja tauku satura selekcijas diferenciālis sasniedz vienu standartnovirzi, tad izslaukums palielinās par 171 kg jeb par 93% no gaidāmā progresa, lietojot parasto indeksu.

Kaut gan selekcijas indeksiem ir nelielas priekšrocības salīdzinājumā ar izlasi pēc neatkarīgajām robežām (minimālām prasībām katrai pazīmei), to ieviešana lopkopībā saistīta ar daudzām grūtībām un uzskaites nepilnībām. Bieži vien rīcībā nav informācijas par visām izlases pazīmēm katram dzīvniekam vai par to pašu pazīmi visiem vērā ņemamiem radiniekiem. Līdz ar to nākas operēt ar indivīdu fenotipiem vien. Pat, ja minētā informācija ir, tad tā ir iegūta dažādos vides apstākļos un nav salīdzināma. Arī indivīdu vai pēcnācēju grupas vidējā novirzes noteikšanai no vienaudžu vidējā informācijas bieži trūkst. Selekcionāru rīcībā pagaidām vēl nav labu ESM un matemātisko programmu populācijas parametru noteikšanai, selekcijas indeksu konstruēšanai un kalkulācijai.

Protams, nekādi matemātiski aprēķini nevar aizvietot pieredzējušu selekcionāru radošo darbu ar atsevišķiem ganāmpulkiem, ģimenēm vai ciltslīnijām. Ar selekcijas indeksiem nevar arī aizvietot selekcijas programmu izstrādi ilgam laika posmam (10...15 gadiem). Tādējādi indeksu izmantošana ir tikai viens no palīgīdzekļiem selekcijas uzlabošanai, balstoties uz sasniegto.

14.5.4. Netiešā izlase

Ja pieņem, ka vairumam gēnu ir plejotropa darbība, tad izlase pēc vienas pazīmes izraisa citu pazīmju izmaiņas genotipā un fenotipā. Sāds korelējošs selekcijas efekts var būt interesants no diviem viedokļiem, noskaidrojot, 1) kāds rezultāts gaidāms vairākām citām pazīmēm, ja selekcionē pēc vienas noteiktas pazīmes, un 2) kādā mērā var paļauties uz netiešo izlasi. Piemēram, prognozējot piena tauku procenta izmaiņu (pazīmi B), izlasot govīs pēc izslaukuma (pazīmes A), var noteikt B pazīmes regresiju pēc A pazīmes. $G(A)$ un $G(B)$ ir šo pazīmju ciltsvērtība, $E(A)$ un $E(B)$ — neģenētisko (vides) faktoru ietekme. Tad $P(A) = G(A) + E(A)$, G un E savstarpējās korelācijas nav. Analogisks apzīmējums ir $P(B)$.

Kovariance starp B un A pazīmēm ir

$$\text{cov } G(B), P(A) = \text{cov } G(B) + G(A) + E(A),$$

$$\text{cov } G(B), E(A) = 0 \text{ jeb korelācija nepastāv, tad}$$

$$\text{cov } G(B), P(A) = \text{cov } G(A), G(B) = r_g \sigma_g(A) \cdot \sigma_g(B).$$

$$\text{Regresija } bG(B), P(A) = \frac{r_g \sigma_g(A) \cdot \sigma G(B)}{\sigma^2 A} = r_g h_A \frac{\sigma_g(B)}{\sigma_A}.$$

Ja selekcijas diferenciālis $SD = i \cdot \sigma_A$, tad sagaidāmā izmaiņa B pazīmei

$$G(B)A = i \cdot \sigma_A \cdot r_g h_A \frac{\sigma_g(B)}{\sigma_A} = i h_A r_g \cdot \sigma_g(B).$$

To var salīdzināt ar tiešo izlasi, kad $\Delta G(B) = i \cdot h_B \cdot \sigma_g(B)$. Tātad, ja izlases intensitāte ir vienāda, attiecība starp netiešās un tiešās izlases efektu ir

$$\frac{\Delta G(B)A}{\Delta G(B)} = \frac{h_A r_g}{h_B}.$$

Piemēram, jānosaka korelējoša izmaiņa barības izmantošanai (bar. vien./kg pieauguma), veicot tiešo izlasi pēc cūku augšanas intensitātes. Fridins un Džonsons (1957) publicēja šādus parametrus abām pazīmēm — pieaugumam (x) un barības izmantošanai (y):

	x	y
h	0,60	0,67
σ_g	19,5	0,10

Abu pazīmju ģenētiskā korelācija $r_g = -0,87$.

Pieņemsim, ka vaislas kuīļu izlases intensitāte $i = 2,06$ (5% labāko kuīļu), bet sivēnmāšu $i = 1,40$ (20% labāko cūku). Tad ģenētiskais progress tiešajā izlasē pēc barības izmantošanas ir 0,116 bar. vien./kg pieauguma (1,73 · 0,67 · 0,10). Seit 1,73 = (2,06 + 1,40) : 2 ir vidējais selekcijas diferenciālis un $\Delta G = i \cdot \sigma_g h$.

Korelējošā novirzē $\Delta G_{xy} = i \cdot h_x \cdot r_g \cdot \sigma_{gy} = 1,73 \cdot 0,60 \cdot (-0,87) \times 0,10 = -0,090$ bar. vienību. Tas sastāda tikai 78% no tiešās izlases selekcijas efekta pēc barības izmantošanas (0,116).

So rezultātu var aplūkot no dažādiem redzesviedokļiem.

1. Vai korelējošais efekts ir novēršams? Dotajā piemērā tam ir pozitīva nozīme, jo, palielinoties pieaugumam, samazinās barības patēriņš uz produkcijas vienību. Bet citos gadījumos nozīme var būt pretēja: izslaukumu kāpinot, novēršami samazinās tauku saturs pienā.

2. Korelējošās izmaiņas noteikšana palīdz selekcionāram izšķirt, kādu selekcijas paņēmieni lietot, — tiešo vai netiešo izlasi.

Izlase pēc cūku augšanas intensitātes uzlabo barības izmantošanu, taču par 2/3 mazāk, nekā veicot tiešo izlasi. Sakarā ar to, ka barības patēriņa uzskaitē ir ļoti darbietilpīga un prasa lielas izmaksas, izdevīgāka ir netiešā izlase, koncentrējot visu uzmanību uz selekciju pēc dzīvmasas pieauguma.

Attiecība starp ģenētisko progresu netiešajā izlasē A pazīmei un tiešajā izlasē B pazīmei ir $(r_g h_A) / h_B$. Netiešā izlase būs labāka ($> \Delta G(B) / A$) par tiešo izlasi, ja $r_g h_A > h_B$. S. Sirls (1965) norāda, ka netiešā izlase ir sekmīgāka tikai tad, ja r_g vērtība ir lielāka par h_B vērtību, t. i., $r_g > h_B$. Tas iespējams pat tad, kad iedzimstamības

koeficienta vērtība tuvojas vienam. Ja iedzimstamība ir zemāka, tad ģenētiskajai korelācijai jābūt augstākai. Kvadrātsaknei no iedzimstamības koeficienta jābūt lielākai par h_B/r_g , ja korelējošais efekts pārsniedz tiešās izlases ģenētisko progresu.

Taču jāatceras, ka netiešās un tiešās izlases efektu attiecībā ietilpst trīs dažādi parametri (r_g , h , σ_g), kuriem ir samērā liela standartklūda. Tādēļ pēc tiem aprēķinātā attiecība var ievērojami svārstīties + vai — virzienā no 0 līdz 1. Tātad, izšķiroties par netiešo vai tiešo izlasi, rūpīgi jāanalizē parametru ticamība, abu izlases veidu plusi un mīnusi.

15. Pāru atlases un audzēšanas metožu ģenētiskais pamats

Izlases nozīmi un principus apskatījām lielās panmiktiskās populācijās. Taču mazāko subpopulāciju ģenētisko struktūru var ietekmēt vecāku pārošanas sistēma jeb pāru atlase.

Ar pāru atlasī zootehnikā saprot pārdomātu un mērķtiecīgu tēviņu un mātišu pārošanu, cenšoties iegūt arvien labākus pēcnācējus. Tā rezultātā rodas novirzes no panmiksijas. Vecāku pārus izvēlas vai nu pēc to radniecības (ciltsliniju un ģimeņu robežās), vai pēc to fenotipiskās līdzības.

Ja partneri ir savstarpēji radnieciski, tad šādu pārošanu sauc par inbrīdingu jeb radniecisku pārošanu. Ja partneri nav radnieciski, pārošanu sauc par autbrīdingu jeb neradniecisku pārošanu.

Izvēloties partnerus pēc to fenotipiskās līdzības, izšķir divas dzīvnieku atlases formas: homogēno jeb viendabīgo atlasī un heterogēno jeb neviendabīgo atlasī. Kvalitatīvo pazīmju viendabīgas un neviendabīgas pārošanas piemēri ir sarkanbrūno govju pārošana ar sarkanbrūnajām govīm un sarkanbrūno govju pārošana ar melnraibajām govīm. Pēc kvantitatīvās pazīmes par viendabīgo atlasī var uzskatīt tādas pārojuma, kad izraudzīto partneru pazīmes novirze no populācijas vidējā nepārsniedz $\pm 0,5$ standartnovirzes, resp., savstarpējā individuālā atšķirība nav lielāka par vienu standartnovirzi. Ja individu fenotipiskā atšķirība pārsniedz šo nosacīto robežu, tad pārojumus uzskata par neviendabīgo atlasī. Piemēram, piena tauku satura standartnovirze ir 0,3%, bet ganāmpulka vidējais — 4,0%. Pārojot govi, kuras piena tauku saturs ir 3,9%, ar bulli, kam pēcnācēju ciltsvērtība ir 4,2%, šādu pārošanu var uzskatīt par viendabīgo atlasī.

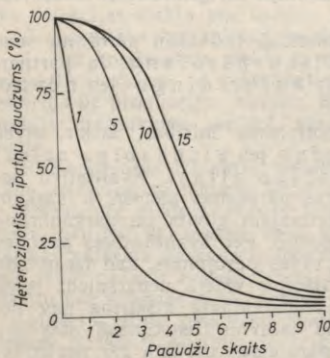
15.1. INBRĪDINGS JEB RADNIECISKĀ PĀROŠANA

Inbrīdings ir tāda pārošana, kad partneri atrodas ciešākā savstarpējā radniecībā nekā populācijas individu vidējā radniecība. Lopkopībā parasti par neradniecisku uzskata pārošanu, kad abiem partneriem (tēvam un mātei) ciltsrakstos nav kopīga senča, līdz ceturtajai paaudzei ieskaitot. Zootehnikas literatūrā izšķir radnieciskas pārošanas gradācijas jeb pakāpes, vadoties no kopīga senča atrašanās ciltsrakstu paaudzēs: *tuvradnieciskā, mēreni radnieciskā un tālradnieciskā pārošana*. Taču ģenētiskajā analizē inbrīdīga pakāpes noteikšanai izmanto speciālu formulu.

Diviem radnieciskiem partneriem, kas cēlušies no kopīga senča, pastāv iespēja saņemt no tā vairākas vienādas alēles noteiktos lokusos. Tādēļ, pārojot radnieciskus vecākus, arī pēcnācējos abas alēles dotajā lokusā var būt vienādas (homozigotiskā stāvokli). Atbilstoši tam S. Raits (1921) ierosināja inbrīdīga koeficienta noteikšanu radnieciskās pārošanas pakāpes izpaušmei.

Pēcnācēja inbrīdīga koeficients ir vienlīdzīgs varbūtībai, ka pēcnācējam kaut kādā lokusā divas alēles ir vienādas, resp., homozigotas (AA, aa). Tātad inbrīdings palielina varbūtību, ka pēcnācējam varēs iedzimt identiska alēle no mātes un tēva puses. Rezultātā var samazināties heterozigotība populācijas individos, un pēcnācēju un vecāku ģenētiskā līdzība būs lielāka par 0,50. Nākamajā paaudzē, izslēdzot recesīvas homozigotas, var izmainīties alēļu frekvence salīdzinājumā ar iepriekšējo paaudzi, frekvence var pakāpeniski tuvojies 1.

Līdz ar to no ģenētiskā viedokļa inbrīdings ir process, kurā populācija tiek sadalīta dažādu genotipu līnijās. Šādas daudz maz homozigotiskas līnijas ģenētiski ir viendabīgākas nekā populācija kopumā un parasti savstarpēji atšķiras fenotipiski. Ilgstoša inbrīdīga rezultātā palielinās homozigotisko līniju (AA vai aa) pārsvars pār heterozigotisko īpatņu (Aa) īpatsvaru populācijā. Pretstatā tam samazinās heterozigotība. Heterozigotisko indivīdu procenta samazināšanās pēc intensīva inbrīdīga vairākās paaudzēs ir atkarīga no alēļu (lokusu) skaita, pēc kurām sākumā īpatņi bija heterozigotiski (84. att.). Jo lielāks dažādu alēļu skaits determinē kādu pazīmi, jo lēnāk iestājas homozigotība pēc visām recesīvajām alēlēm un lēnāk nostabilizējas pazīmes iedzimšana. Heterozigotisko īpatņu procenta samazināšanās



84. att. Homozigotības pieaugums inbredajā populācijā atkarībā no pazīmi determinējošā alēļu skaita (1, 5, 10, 15).

inbredlinijās ar katru nākamo paaudzi atkarībā no pārojamo īpatņu radniecības pakāpes parādīta 85. attēlā.

Homozigotība visstraujāk iestājas pašapputes augiem. Pat, ja dzīvniekus krusto pēc sistēmas «brālis × māsa», tad homozigotisko lokusu palielināšanās temps ir lēnāks, vēl gausāk tas samazinās, krustojot māšicas un brālēnus, utt. Visi šie grafiskie attēli atspoguļo situāciju, kad gēni atrodas homozigotiskajās hromosomās. Ja gēni atrodas vienā saistības grupā (hromosomā) dažādā attālumā cits no cita, tad, notiekot periodiskai krustmijai, tie var rekombinēties un heterozigotības izmaiņas kļūst vēl gausākas.

Neskatoties uz minēto teorētisko aprēķinu nosacīto raksturu, tie ļauj dziļāk izprast inbrīdīga būtību un pareizi izvēlēties atbilstošo krustošanas sistēmu (audzēšanas metodi), lai panāktu ciltsliniju vai šķirnes īpašību noteiktāku (stabilāku) iedzimšanu paaudžu virknē.

Inbrīdīga koeficients F_X rāda, ka radnieciskajā pārošanā palielinās gēnu homozigotība

$$F_X = (1/2)^{n_1+n_2-1} (1+F_A),$$

kur n_1 — mātes ciltsraksta rinda, kurā atrodas kopējais sencis;

n_2 — tēva ciltsraksta rinda, kurā atrodas kopējais sencis;

F_A — homozigotības pieaugums inbredajam sencim A .

Seit S. Raita formula daļēji modificēta pēc D. Kislovska. Piemēram, kādam īpatnim X ir šādi priekšteči:

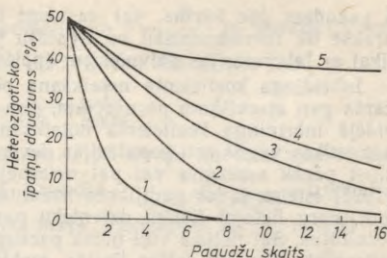
A				B			
C		B		D		E	
—	—	D	E	F	G	H	G

Aprēķinot F_X , pieņem, ka pēcnācējs X var saņemt no senča B kādu alēli a_1 ar varbūtību $1/2$. Bet šāda varbūtība no senča F ir $1/2 + 1/2 + 1/2 = (1/2)^3 = 0,125$. Īpatnis B kā kopējais sencis no mātes un tēva puses pats ir iegūts inbrīdīga rezultātā. Tad aprēķins ir šāds:

$$1 + F_A = (1/2)^{2+2-1} + 1 = 1,125,$$

$$F_X = (1/2)^{2+2-1} \cdot 1,125 = 0,25 \cdot 1,125 = 0,28.$$

Inbrīdīga koeficienta vērtība dzīvniekiem nevar pārsniegt 0,50, ja vecāki nav inbredēti. Krustojot brāļus un māšas sistemātiski, pat

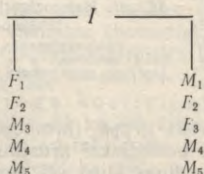


85. att. Heterozigotisko īpatņu procenta samazināšanās inbredlinijās:

1 — pašapaugļošana, 2 — brālis × māsa, 3 — pusbrālis × pusmāsa, 4 — brālēni un māšicas ar diviem kopējiem priekštečiem, 5 — brālēni un māšicas ar vienu kopēju priekšteci.

5 paaudzes pēc kārtas, var sasniegt tikai $F_x=0,449$. Lopkopības praksē tik tuvradniecisku un ilgstošu pārošanu nelieto, to izmanto tikai ar laboratorijas dzīvniekiem (pelēm, drozofilu u. c.).

Inbrīdīngā koeficienta noteikšana pēc S. Raita ir samērā vienkārša gan atsevišķam pēcnācējam, gan arī mazās populācijās. Taču vidējā inbrīdīngā koeficienta noteikšana pēc šīs metode lielos ganāmpulkos vai šķirņu populācijās, ievērojot 4 vai 5 senču paaudzes, kļūst pārāk sarežģīta vai pat neiespējama. Tādēļ Makfi un Raitis (1925) ieteica šādos gadījumos izmantot atvasināto vienkāršoto metodi, kuru lietojot lielām dzīvnieku paraugkopām var gūt līdzīgus rezultātus. Sai nolūkā viņi ņēma paraugkopu un analizēja dzīvnieku ciltsrakstu tēva un mātes līnijās, meklējot kopīgu senci:



Sākot no vecāku pāra — mātītes F_1 un tēviņa M_1 — un tālāk apsekojot vairākas senču paaudzes (3...5), var atrast inbrīdīngā jeb kopējo senci no mātes un tēva puses. Tad inbrīdīngā koeficients

$$F = \frac{\text{Kopīgo senču gadījumu skaits}}{2 \cdot \text{Novēroto indivīdu skaits}}.$$

Iespējamais inbrīdīngā pieaugums ir atkarīgs no populācijas apjoma. Pieņem, ka sākuma populācija N sastāv no neradnieciskiem indivīdiem, no tiem $1/2$ ir mātītes un $1/2$ tēviņi. Ja katrs tēviņš krustotos tikai ar vienu mātīti, tad izveidotos $N/2$ ģimeņu, kurās būtu tikai 2 pēcnācēji — viens tēviņš un viena mātīte. Nejaušas krustošanās starp brāļiem un māsām iespējamas ar varbūtību $2/N$. Arī identisko alēļu kombinācijas pēcnācējos (AA, aa) šādā sību pārošanā ir $1/4$, bet trešajā paaudzē $2/N \cdot 1/4$ lokusu var būt homozigotiski. Senčiem identisko lokusu īpatsvars pēcnācējos ir $1/2N$, tādēļ mazās populācijās ir liela varbūtība radnieciskajai pārošanai, ja cilvēks to neregulētu.

Ja arī 4. paaudzē senču identisko lokusu skaits pēcnācējos ir $1/2N$, tad F_t lokusus inbrīdīngā pieaugums salīdzinājumā ar iepriekšējo paaudzi atkal palielinās. Rezultātā kopējais inbrīdīngā līmenis ir

$$F_{t+1} = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right) F_t,$$

kur F_{t+1} ir heterozigotība $t+1$ paaudzē salīdzinājumā ar sākuma populāciju (F_1). Jo lielāks ir populācijas apjoms N , jo vājāks būs

inbrīdīngs panmīktīskajā populācijā un $F = \frac{1}{2N}$. Ja populācijā mātišu skaits (m) daudz lielāks nekā tēviņu skaits (t), tad

$$F = \frac{1}{8Nt} + \frac{1}{8Nm}.$$

Piemēram, ja populācijas sastāvā ir 20 tēviņu un 1000 mātišu, tad inbrīdīngā pieaugums vienā paaudzē ir $\frac{1}{8 \cdot 20} + \frac{1}{8 \cdot 1000} = 0,00625 + 0,000125 = 0,00637$, tātad ļoti mazs. Vienkāršāk to var noteikt pēc tēviņu skaita

$$F = \frac{1}{8Nt}.$$

Ja lielā populācijā palīktu tikai 5 vaislinieki, šis pieaugums būtu 2,5% vienā paaudzē.

Inbrīdīngu izmanto lauksaimniecības dzīvnieku selekcijā kā vispilgtāko viendabīgo atlasī tad, kad grib izcili laba vaislinieka īpašības (ģēnus) saglabāt vairākās paaudzēs. To izmanto galvenokārt šķirņu un ciltslīniju veidošanās sākuma posmā, kad vēl ir maz izcili labu īpatņu viendabīgai atlasei bez radnieciskas pārošanās. Regulāri lietojot mēreni radniecisku pārošanu, šķirnes ietvaros izveido savdabīgas savstarpēji atšķirīgas dzīvnieku līnijas un ģimenes. Vistkopībā un cūkkopībā pat speciāli veido inbredēto dzīvnieku līnijas, lai, šos dzīvniekus krustojot, iegūtu hibrīdus ar spilgti izteiktu heterozī.

Pieaugot homozīgotībai, atsevišķiem vaisliniekiem parādās prepotence jeb attiecīgo pazīmju noturīgāka iedzimšana pēcnācējos nekā autbredajiem tēviņiem. Taču prepotenci var veidot un uzturēt tikai ar sistemātisku un mērķtiecīgu pāru atlasī nolūkā, lai pēcnācējos saglabātu vērtīgo alēļu palielinātu frekvenci (koncentrāciju), lietojot radnieciskās pārošanas dažādas sistēmas. Šādā veidā notiek arī dzīvnieku audzēšana pa līnijām un ģimenēm, kam ir vienāda indivīdu radniecība (sibi, pussibi utt.). Ģimeņu izlase ir drošāka par masu izlasi, jo to locekļu ciltsvērtību nosaka precīzāk nekā pēc paša fenotipa.

Dažkārt radniecisku pārošanu izmanto izlasē pret kaitīgiem recesīviem ģēniem, it īpaši šo ģēnu nesēju noskaidrošanai.

Radniecisku pārošanu izmanto tikai šķirnes lopu audzētāvās vai fermās. Izaudzētos inbredos vaisliniekus tālāk izmanto rūpnieciskajā lopkopībā hibrīdu iegūšanai, lietojot 2 vai 3 līniju pārmaiņus jeb rotācijas krustojānu.

15.2. INBREDEPRESIJA

Tomēr ir zināmi vairāki piemēri par tuvradnieciskās pārošanas ļaunajām sekām. Ja inbrīdīngs lietots nemākulīgi vai noticis stihiski vairākās paaudzēs pēc kārtas, tad dzīvniekiem rodas depresijas. Šis

Dazādu pazīmju inbreddepresijas efekts
(pēc dažādu autoru dāļiem)

Dzīvnieku pazīmes	Depresijas efekts uz 10% F_x pieauguma	
	absolūtos skaitļos	% no vidējā
Sivēnu skaits metienā	-0,38	3,2
Piena izslaukums 305 laktācijas dienās (kg)	-148	4,6
Tauku saturs pienā (%)	0,00	—
Vistu dējība (olu skaits)	-9,26	6,2
Vistu dzīvmasa (kg)	-0,02	0,8
Vilnas nocirpums (kg)	-0,15	0,3
Vilnas garums (cm)	-0,07	0,1
Atšķirto jēru dzīvmasa (kg)	-1,7	1,2
Laboratorijas peļu daudzgaugība	0,60	8,0

depresijas izpaužas kā iedzimstoši ķermeņa defekti, samazināta auglība līdz pat pilnīgai neauglībai, pazemināta dzīvotspēja un izturība, pasliktināta produktivitāte. Inbrīdīga ietekme uz pazīmēm, kuras determinē aditīvo gēnu darbība, mēdz būt maza, vai inbrīdīngs tās vispār neietekmē. Tātad, izmantojot tuvradniecisku pārošanu noteiktu uzdevumu risināšanai selekcijas programmā, ir jāievēro gaidāmā inbreddepresija, dzīvnieka dzīvotspējas un produktivitātes samazināšanās. To visbiežāk izsaka ar regresijas koeficientu, kas rāda, cik liela ir pazīmes vidējā samazināšanās, palielinoties inbrīdīngam par 1% (48. tabula).

Piena tauku saturu un vilnas produktivitāti depresija praktiski neskar, bet auglību, dējību un pat piena izslaukumu inbrīdīngs jūtami samazina. Tādēļ selekcijas programmās ir paredzēts aprēķināt gaidāmā selekcijas efekta samazināšanos tad, kad vaislinieku skaitu ievērojami samazina, tos intensīvāk izmantojot mākslīgajā apseklšanā.

Inbreddepresijas cēloņus ģenētiski izskaidro ar dažādām hipotēzēm: 1) ar homozigotisko lokusu pieaugumu, 2) ar letālo un subtālo gēnu izskaldīšanos homozigotā, 3) ar nelabvēlīgo epistāzi jeb nealēlisko gēnu nelabvēlīgām kombinācijām.

Inbrīdīngs neizmaina recesīvo alēļu frekvenci populācijās, bet tikai palielina homozigotisko lokusu biežumu. Autbredajās populācijās dabiski saglabājas lielāka heterozigotība. Ievērojot, ka dominanto gēnu darbība ir spēcīgāka par recesīvo gēnu darbību, pastiprinās fizioloģiskie procesi, kas ietekmē attiecīgās pazīmes veidošanos. Dominanto alēļu nosegtās recesīvās alēles maz ietekmē pazīmju veidošanos. Ja tās nav kaitīgas, tad homozigotiskās līnijas kļūst produktīvākas, bet nevēlamās recesīvās alēles, nonākot homozigotiskā stāvoklī, izraisa inbreddepresiju. Daudzi inbredētie dzīvnieki ir mazāk spējīgi pielāgoties nelabvēlīgai videi. Piemēram, inbredēto sivēnu metienā indivīdi vairāk variē pēc lieluma un dzīv-

masas nekā autbredos metienos, tādēļ tur novēro sivēnu lielāku krišanu.

Inbreddepresijas fizioloģisko pamatu var izprast kā recesīvo alēļu nespēju sintezēt fermentu vajadzīgā daudzumā. Dažreiz recesīvie gēni sintezē izmainītu olbaltumvielu un citus šūnas komponentus. Līdz ar to inbredētie pēcnācēji aug lēnāk un paliek sīkāk, mazāk izturīgi pret slimībām pat vislabvēlīgākajos ēdināšanas un turēšanas apstākļos.

T. Buts, veidojot Sorthorņu govju šķirnes Dušes ģimeni, izmantoja intensīvu inbrīdingu. No šīs ģimenes 58 govīm 24 bija ālavas, bet no pārējām 24 govīm visā mūžā iegūti tikai 110 teļi. Faktiskais iemesls tam nav zināms, taču neauglības pamatā bija fizioloģiskie procesi, kurus izraisīja endokrīnās sistēmas darbības traucējumi.

Superdominēšana jeb heterozigotu pārākums pār homozigotām ($Aa > AA > aa$), pieaugot homozigotībai, arī ievērojami samazinās. Ja veic fenotipiski labāko heterozigotu (Aa) izlasi un homozigotas brākē kā mazražīgas, tad homozigotības pieaugums populācijās kļūst ievērojami lēnāks, nekā var sagaidīt bez superdominēšanas.

Letālo un subletālo gēnu izskaldīšanās homozigotiskā stāvoklī vispārliecinošāk izskaidro dažādu anomāliju un kroplību rašanos, vārguļu dzimšanu, ja ilgstoši notiek tuvradniecisku dzīvnieku pārošana. N. Medvedevs (1972) publicējis datus, ka pelēm, tuvradnieciski pārojot, novērota auglības strauja samazināšanās tik tālu, ka daudzas sākotnējās līnijas pilnīgi izmirušas. Šo parādību viņš saistīja ar letālo gēnu efektu. Taču pēc 10 paaudzēm ar dzīvotspējīgu izlasi letālo gēnu biežums samazinājās, un tālāk pelu līniju audzēšana vairs grūtības nesagādāja.

Ilgstoši lietojot tuvradniecisku pārošanu, dažādu pazīmju pasliktināšanos var izraisīt arī nealēlisko gēnu mijiedarbība.

Inbrīdinga lietošanas perspektīva tāpat ir saistīta ar paņēmienu, kas var novērst inbreddepresiju. To var lietot vaislinieku pārbaudē uz letālo un subletālo gēnu esamību, izmantot izlasē pret kaitīgiem gēniem. Ar mēreni radniecisku pārošanu var izveidot specializētas līnijas un ģimenes un iegūt prepotentus vaisliniekus. Inbredlīnijas ir vajadzīgas arī hibrīdo putnu vai hibrīdo cūku audzēšanai. To vienkāršākā forma ir triju dažādu līniju inbredēto vaislinieku izmantošana rotācijas krustošanā. Turpretī inbredētās mātītes rūpnieciskajā lopkopībā nav izmantojamas sakarā ar mazāku auglību un sliktākām mūsu īpašībām.

Inbreddepresijas novēršanai jāatsakās no ļoti tuvradnieciskas pārošanas (vecāki \times pēcnācēji vai brāļi \times māsas), periodiski lietojot tikai izcili labu partneru pārojumus, kā arī jāieved no citām populācijām pēc pēcnācējiem pozitīvi novērtēti vaislinieki, kas nav radnieciski ganāmpulkam.

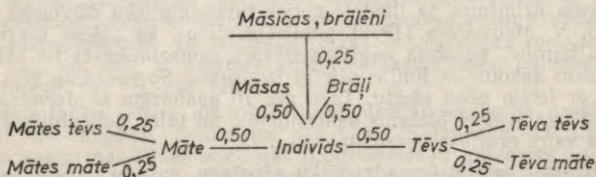
15.3. ĢENĒTISKĀS LĪDZĪBAS KOEFICIENTS

Divu indivīdu ģenētiskās līdzības koeficients izsaka varbūtību, ka šiem indivīdiem piemīt analogiski gēni sakarā ar to izcelsmi no kopējā senča. Acimredzot radnieciskā pārošana pastiprina ģenētisko līdzību starp audzējamās līnijas indivīdiem. Tomēr, ja dažādām līnijām vienāds inbrīdīngs koeficients, starp divu līniju indivīdiem var arī nebūt lielas ģenētiskās līdzības, ja tām nav bijusi kopēja izcelsme. Starp indivīdiem var saglabāties tikai daļēja līdzība sakarā ar piederību pie vienas šķirnes.

Selekcijas darbā dažkārt ir svarīgi zināt, vai starp indivīdiem pastāv ģenētiskā līdzība un cik tā ir liela. Piemēram, tas jāzina, ja vajag noteikt dažādu ciltslīniju vai šķirņu ģenētisko līdzību un daļēji prognozēt heterozes efektu, tās savstarpēji krustojot.

Protams, indivīdu ģenētiskā līdzība ir proporcionāla to radniecības pakāpei. Brāļu un māsu savstarpējā līdzība ir lielāka nekā māsiņu un brālēņu. Bet inbredlīniju brāļu un māsu līdzība acimredzot būs lielāka nekā autbredu brāļu un māsu līdzība. Tādēļ ģenētiskās līdzības koeficients daļēji raksturo arī ražotspējas ģenētisko potenciālu, ja izmanto sību un pussību datus indivīdu izlasē.

Ģenētisko līdzību analizējot, izšķir tiešu, resp., senču un pēcteču līdzību, un kolaterālo jeb blakus radu līdzību:



Ģenētiskās līdzības koeficienta noteikšana ir ļoti līdzīga inbrīdīngs koeficienta noteikšanai, izmantojot ciltsrakstus vai to grafiskos attēlus. Ģenētiskās līdzības koeficientu nosaka pēc formulas

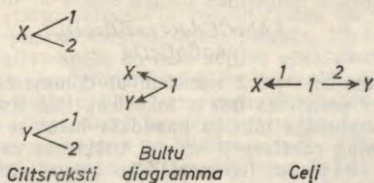
$$R_{XY} = \frac{(1/2)^n (1 + F_A)}{(1 + F_X)(1 + F_Y)}$$

kur R_{XY} — ģenētiskās līdzības koeficients starp X un Y īpatņiem;
 n — paaudzū skaits ciltsrakstos līdz kopējam sencim;
 F_X — inbrīdīngs koeficients X īpatņim;
 F_Y — inbrīdīngs koeficients Y īpatņim;
 F_A — inbrīdīngs koeficients kopējam sencim.

Ja X un Y īpatņi nav inbredēti un kopējam sencim arī nav inbrīdīngs, tad formula ir šāda:

$$R_{XY} = (1/2)^n.$$

Piemēram, var noteikt R_{XY} starp brālēnu X un māšīcu Y :



Tātad $R_{XY} = (1/2)^2 = 0,25$. Tas nozīmē, ka abi indivīdi ģenētiski ir līdzīgāki par 25%, t. i., tiem ir vienādu alēļu par 25% vairāk nekā vidēji autbredajā populācijās.

15.4. HETEROZE UN NERADNIECISKĀS PĀROŠANAS SISTĒMAS

Heteroze ir tāds bioloģiskais fenomens, kad, krustojot neradnieciskus dzīvniekus, hibrīdie pēcnācēji pārsniedz vecāku populācijas vidējo vai pat labākās vecākformas vidējo. Heteroze izpaužas hibrīdo pēcnācēju lielākā dzīvotspējā, straujākā augšanā un labākā barības izmantošanā, augstākā piena ražībā vai olu dējībā, labākā auglībā un vispārējā rezistencē.

Heterozes parādību novēroja jau senatnē. Audzējot mūļus, pamānija to lielo izturību karstajā kontinentālajā klimatā un smagos darbos. Vēlāk heterozi intensīvi izmantoja kukurūzas audzēšanā, kad, inbredlinijas savstarpēji krustojot pēc noteiktas sistēmas, ieguva lielāku ražību. Jaunākā laikā heterozi arvien plašāk izmanto broilēru audzēšanā un dējējvistu hibrīdu audzēšanā, cūku hibrīdu audzēšanā utt. Uz tā pamata ir izveidotas sintētiskās linijas un šķirnes rūpnieciskajai lopkopībai.

Lopkopībā heterozes ieguvei parasti izmantoja divu vai triju tīršķirņu krustošanu, pat izveidojot tādā veidā jaunas šķirnes un linijas. Veikti eksperimenti, lai, izmantojot mērenu inbrīdingu, izveidotu augstražīgas vistu linijas ar labāku specifisko kombinatīvo spēju un iegūtu heterozes efektu, tās savstarpēji krustojot.

Rūpnieciskajā cūkkopībā un vistkopībā jau ap divas trešdaļas saimnieciski izmantojamo dzīvnieku ir dažādā veidā iegūti hibrīdi. Jāatzīmē, ka dažādu pazīmju heterozes pakāpe stipri variē; tā var būt pozitīva un negatīva.

Heterozes cēloņi līdz šim pilnībā vēl nav noskaidroti. Heterozi izraisa heterozigotība lokusos ar neaditīvo darbību. Izvirzītās hipotēzes heterozes cēloņu izskaidrošanai var iedalīt pēc neaditīvo gēnu darbības: pēc dominēšanas, superdominēšanas un epistāzes efekta.

Dominēšanas hipotēze. Esošās šķirnes vai linijas var būt homozigotiskas vienos lokusos un heterozigotiskas citos lokusos. Krustošanas rezultātā pēcnācējiem veidojas heterozigotība, un

labvēlīgie dominantie gēni sedz nelabvēlīgos recesīvos gēnus. Līdz ar to hibrīdu vidējā ražība ir pārāka pār vecāku vidējo ražību. Citiem vārdiem, hibrīdos palielinās lokusu skaits ar dominanto alēli:

$$\begin{array}{l} P \quad AAbbCCdd \times aaBBccDD \\ F_1 \quad AaBbCcDd \end{array}$$

Ja vecākformām bija pa 2 lokusiem ar dominanto alēli, tad F_1 paaudzē to skaits palielinās līdz 4 lokusiem. Pēc šīs hipotēzes var izprast, kāpēc turpmākās hibrīdu paaudzēs heteroze samazinās un kāpēc katreiz vajag savstarpēji krustot tīršķirnes vai inbredlīnijas.

Epistāzes efektu jeb nealēlisko gēnu lomu kvantitatīvo pazīmju heterozē teorētiski var paredzēt, bet tās noteikšana ir ļoti sarežģīta un praktiski nav iespējama. Epistāzes efektu cūku dzīvmasas diennakts pieaugumā var izteikt šādā veidā (kopā ar dominēšanas efektu):

P	$AABB \times aabb$	\bar{x}
Vecāku fenotips	600 400	500 g
F_1	$AaBb$	600 g
F_2	Dažādas kombinācijas	565 g

Tātad F_2 paaudzē atkal heterozes efekts samazinās.

Superdominēšanas efekts. Superdominēšanas gadījumā izlase var novērst homozigotību atsevišķos lokusos. Iespējams, ka superdominēšana ir saistīta ar nedaudziem lokusiem. S. Raits izteica šādu pieņēmumu attiecībā uz tādām kompleksām pazīmēm kā izdzīvotība vai agregatīvā (summārā) ekonomiskā vērtība. Ja atsevišķiem plejotropiem gēniem var būt dažāds efekts — labvēlīgs vienai pazīmei un nelabvēlīgs otrai un ja šis labvēlīgais efekts kaut daļēji ir dominantais, tad heterozigotisko lokusu efekts būs labvēlīgāks nekā homozigotisko lokusu efekts.

Parasti superdominēšanas efektu attēlo šādā veidā: $A_1A_1B_1B_1 \times A_2A_2B_2B_2 \rightarrow A_1A_2B_1B_2$.

Seit pilnīgi heterozigotiskus indivīdus var pārbaudīt ar dialēlisko krustošanu, kad inbredlīnijas, kas izveidotas no vienas sākotnējās populācijas, ir savstarpēji sakrustotas visās iespējamās kombinācijās, resp., no a līnijām iegūstot a^2 dažādu kombināciju skaitu. Bet, ja recirokās kombinācijas (AB un BA) savstarpēji neatšķiras, tad dialēlisko kombināciju skaits samazinās atbilstoši $a(1-a):2$. Sajā sakarībā selekcijā rodas divi jēdzieni: *vispārīgā* un *specifiskā kombinatīvā spēja*. Vispārīgo kombinatīvo spēju noskaidro kā vidējo efektu visos dialēliskās krustošanās gadījumos starp dažādām līnijām, bet specifiskā kombinatīvā spēja ir starpība (novirze) no dialēliskās krustošanās vidējā efekta noteikto līniju hibrīdiem. Vidējam fenotipam jeb ģenētiskajai vērtībai (G) dialēliskās krustošanās gadījumā ir šāda izteiksme:

$$G(AB) = GCA(A) + GCA(B) + SCA(B),$$

kur $G(AB)$ — visu hibrīdu ģenētiskā vērtība;
 $GC(A)$ — A līnijas vispārīgā kombinatīvā spēja;
 $SC(A)$ — A līnijas specifiskā kombinatīvā spēja.

Vispārīgo kombinatīvo spēju nosaka aditīvie gēni un nealēlisko gēnu kombinācijas ar aditīvo efektu, bet specifisko kombinatīvo spēju nosaka aditīvie gēni un dominanto gēnu kombinācijas.

Korelācija starp inbredliniju vecāku ražību un to hibrīdo pēcnācēju ražību ir parasti ciešāka tajās īpašībās, kurām ir augsta vispārīgā kombinatīvā spēja un liels aditīvo gēnu efekts, kā, piemēram, cūku dzīvmasas pieaugumam un vistu produktīvajām īpašībām. Tādēļ pēc vecāku līniju ražības var prognozēt hibrīdu ražību. Turpretī, ja nozīmīgāka ir specifiskā kombinatīvā spēja, tad tikai divu līniju kombinācijā var noskaidrot to labāko saderību. Vispārīgā kombinatīvā spēja spilgti izpaužas tādām pazīmēm kā olu vidējā masa vai vistu dzīvmasa, kurām parasti ir augsta iedzimstamība. Specifiskā kombinatīvā spēja spilgtāk parādās dējībā un vistu vaislas ātraudzībā; šīm pazīmēm parasti ir zema iedzimstamība. Šķirņu vai līniju saderības pārbaudei ģenētiķi ierosināja divas izlases formas: atkārtotu izlasi un atkārtotu reciproku izlasi.

Atkārtotajā izlasē noteiktas šķirnes vai inbredlīnijas tēviņus krusto ar citas līnijas vai šķirnes autbredām mātītēm. Labākās mātītes izlasi pēc hibrīdo pēcnācēju pārākuma pār populācijas vidējo. Saderīgus pārojumus ar noteikto šķirni vai līniju turpmāk atkārtot, iegūst produktīvākus pēcnācējus (heterozi).

Cūku krustošanas ($A \times B$) heterozi analizējot, var izdalīt tiešās heterozes efekta un mātes efekta komponentus:

$$G = P \left(\frac{A}{2} + \frac{B}{2} + H \right) + R(B),$$

kur G — kopējā gaļas produktivitātes (P) uzlabošana no tēva (A) un mātes (B) šķirņu krustošanas; H — heterozes efekts un $R(B)$ — mātes šķirnes reprodutīvo īpašību efekts (49. tabula).

49. tabula

Dialēliskās (3×3) cūku šķirņu krustošanas rezultāts
(pēc Joung u. c., 1976)

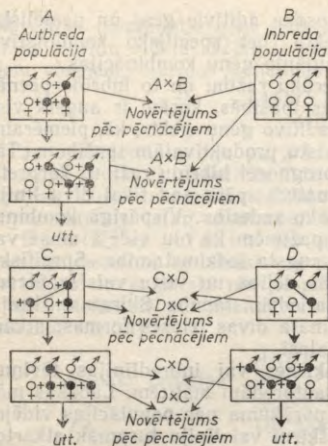
Mātes	Pētītās pazīmes*	Tēvi		
		D	H	J
D	1.	300	330	322
	2.	5,3	6,0	7,2
H	1.	335	308	306
	2.	6,0	5,2	6,6
J	1.	336	332	298
	2.	8,0	6,5	7,4

* Paskaidrojumus sk. tekstā.

$$GC(D) = \frac{1}{4}(3-5+8+9) = 3,75,$$

$$GC(H) = -1,25,$$

$$SC(D \times H) = 5,5 - 3,75 - (-1,25) = 3,0$$



86. att. Atkārtotā (AB) un atkārtotā reciprokā (CD, DC) izlase pēc heterozes efekta (melnās +♂ un +♀ zīmes — saderīgi pārojumi).

pmāk atkārtoti tikai saderīgus pārojumus AB vai BA (86. att.). Protams, šis metodes plašāk izmanto augu selekcijā, bet daļēji lieto arī vistu un cūku selekcijā. Turpretī govju, aitu un zirgu selekcijā inbredliniju izveidošana un krustošana ir pilnīgi izslēgta. Minētajām sugām ir ļoti maz mātīšu, kuras var izmantot šādos eksperimentos, jo to pietiek tikai šķirnes ganāmpulku ataudzēšanai.

Heterozes efekta lieluma jeb pakāpes noteikšanai var izmantot formulu

$$HE = \frac{\bar{X}_{F_1} - \bar{X}_{MT}}{\bar{X}_{MT}} \cdot 100,$$

kur HE — heterozes efekta rādītājs;

\bar{X}_{F_1} — hibrīdo pēcnācēju pazīmes vidējais;

\bar{X}_{MT} — tēva un mātes populāciju pazīmes vidējais.

Heterozī var apskatīt tikai atsevišķi katrai ievērotai pazīmei. Parasti salīdzina hibrīdo pēcnācēju un vecāku populāciju vidējo. Piemēram, atšķirto sivēnu skaits no F_1 hibrīdajām cūkām ir 9, bet to vecāku A šķirnei ir 7,5 un B šķirnei — 8,5 sivēni. Vidējais atšķirto sivēnu skaits vecāku šķirnēm ir $(7,5 + 8,5) : 2 = 8$ sivēni. Tātad heterozes efekts būs

$$HE = \frac{(9 - 8) \cdot 100}{8} = \frac{100}{8} = 12,5\%.$$

Krustojot trīs cūku šķirnes — Djurokas (D), Hempširas (H) un Jorkširas (J), pētīja 2 pazīmes: atšķirto sivēnu skaitu (2.) un to dzīvmasas pieaugumu diennakti gramos (1.). Pēc tam noteica vispārīgo kombinatīvo spēju GC un specifisko kombinatīvo spēju SC. Izrādījās, ka SC spilgtāk izpaudās atšķirto sivēnu skaitā nekā dzīvmasas pieaugumā. Reizē ar to apstiprinājās saderīgo krustošanas partneru (šķirņu) lielā nozīme heterozes izmantošanā. Jorkširas cūkas un Djurokas kuļi uzrādīja vislabāko kombināciju.

Atkārtoto reciproku izlasi izmanto tad, ja ar selekciju grib uzlabot abu liniju specifisko kombinatīvo spēju. A līnijas tēviņus krustoj ar B līnijas mātītēm un otrādi — B līnijas tēviņus ar A līnijas mātītēm. Abos variantos izlasi veic pēc hibrīdo pēcnācēju ražības. Tur-

Šķiet, ka F_1 paaudzes salīdzināšana ar vecāku šķirņu vidējo būtu pietiekami pamatota metode heterozes efekta noteikšanai. Kā jau agrāk atzīmēts, aditīvo gēnu darbība pēcnācējos dod vecāku pazīmes vidējo jeb intermediāro rezultātu, ja vides ietekmi neņem vērā, jo aditīvie gēni neizraisa heterozi. Turpretī neaditīvais gēnu efekts veido heterozi un hibrīdo pēcnācēju vidējais var būt augstāks vai zemāks par vecāku vidējo. Heterozes pakāpes precīzākai noteikšanai vēlams ievērot ne vien izejšķirņu vidējo, bet arī to reciproklās krustošanas (AB vai BA) rezultātus.

Heterozes izpausme stipri variē. Izslaukums, krustojot piena govju šķirnes, palielinās par 5...10%, bet auglība un pēcnācēju izdzīvotība var pieaugt pat par 15%. Lielāka heteroze ir pazīmēm ar zemāku iedzimstamību. Heteroze ir atkarīga arī no šķirņu vai līniju ģenētiskās atšķirības, izraudzīto dzīvnieku kvalitātes un vides apstākļu labvēlības pazīmes attīstībai.

15.5. AUDZĒŠANAS METOŽU ĢENĒTISKAIS PAMATS

Ar audzēšanas metodi zootehnikā apzīmē dažādas pārošanas sistēmas, ievērojot dzīvnieku piederību pie dažādām līnijām, šķirnēm vai sugām. Atbilstoši tam izšķir dažādas audzēšanas metodes.

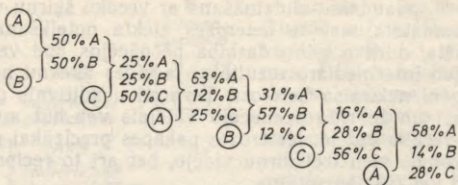
Audzēšanas metodes	→ Tīraudzēšana, ieskaitot audzēšanu pa līnijām un ģimenēm
	→ Krustošana — rūpnieciskā, pārmaiņus, uzlabojošā, jaunu šķirņu veidojošā, pakļaujošā
	→ Hibridizācija — dažādu sugu vai dažādu inbredlīniju krustošana

Dažādas audzēšanas metodes atšķiras gan pēc gēnu mijiedarbības tipa, gan pēc iegūto dzīvnieku ciltsvērtības un izmantošanas uzdevumiem.

Tīraudzēšana jeb vienas un tās pašas šķirnes dzīvnieku pārošanās balstās galvenokārt uz aditīvo gēnu frekvences izmaiņu izlases virzienā paaudžu virknē. Taču, audzējot pa līnijām un ģimenēm, pētījumos par savstarpēju saderību papildus izmanto neaditīvus efektus (dominēšanas, superdominēšanas, epistāzes). Tīraudzēšana ir šķirnes lopkopības pamatmetode, jo tā nodrošina un pastiprina pazīmju iedzimšanas noturību (stabilitāti), pēcnācēju tipiskumu šķirnei un iespēju realizēt vaislas dzīvniekus ar augstu rentabilitāti.

Krustošana turpretī paplašina genofonu, palielina kombinatīvo mainību un heterozigotību, izraisot heterozi. Taču dažādām krustošanas metodēm ir sava specifika.

Rūpnieciskā un pārmaiņus (rotācijas) krustošana domāta saimnieciski izmantojamu dzīvnieku audzēšanai, vairāk vai mazāk izmantojot neaditīvo gēnu efektu un heterozi. Visefektīvākā ir triju šķirņu pārmaiņus krustošana, variējot gēnu īpatsvaram

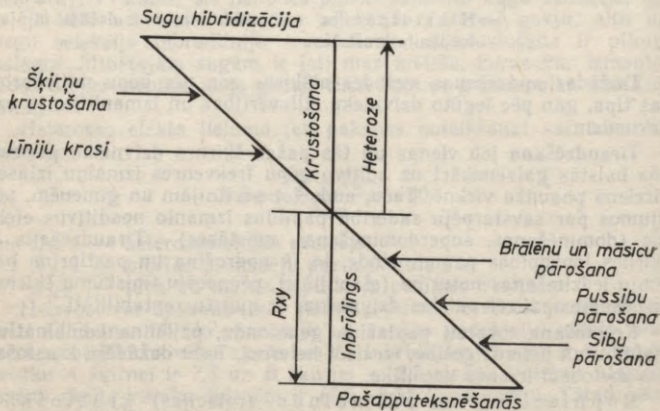


87. att. Triju šķirņu vai līniju (A, B, C) pārmaiņu krustojanas shēma, kur procentos atspoguļots to gēnu vidējais īpatsvars.

krustojumos (87. att.). Sākot ar otro hibrīdu paaudzi, katru reizi izmanto krustojumu mātītes un tīršķirnes tēviņus.

Jaunu šķirni veidojošā krustojana balstās uz paliecinātu kombinatīvo mainību un iespēju radīt jaunas sintētiskas šķirnes (līnijas) ar vēlamo īpašību optimālām kombinācijām, saglabājot vai nodrošinot populāciju pielāgotību specifiskiem klimatiskiem, tehnoloģiskiem un ekonomiskiem apstākļiem.

Hibridizācija. Dažādu sugu attālo hibridizāciju izmanto gan saimnieciski izmantojamo dzīvnieku audzēšanai (mūļi, jaka vai zebu hibrīdi ar govīm), gan jaunu šķirņu izveidošanai (Arharomerīnu aitas, Semirečenskas cūkas, Santagertrudes govju šķirne u. c.), krustojot mājdzīvniekus ar to savvaļas senčiem vai radniekiem.



88. att. Pārošanas sistēmas, ievērojot partneru ģenētisko līdzību. Inbrīdīngs, pastiprinot ģenētisko līdzību, izraisa inbreddepresiju. Krustojšana (hibridizācija), palielinot heterozigotību, veido heterozi.

Inbredlīniju hibridizāciju veic galvenokārt rūpnieciskajā lopkopībā heterozes efekta ieguvei vai sintētisko hibrido līniju audzēšanai. Kā piemēru var minēt vienkāršo divu līniju un divkāršo četru līniju hibrido audzēšanu vistkopībā un daļēji cūkkopībā. Cūkkopībā veido arī specializētās līnijas: sivēnmāšu līnijās vai šķirnēs izkopjot augstu auglību un pienīgumu, bet kuīļu līnijās — ātraudzību un gaļas produktivitāti. Šīs līnijas savstarpēji krustojot, izkoptās īpašības apvieno hibridajos pēcnācējos.

Dažādu audzēšanas metožu ģenētisko procesu norisi atspoguļo 88. attēls.

Krustojumu vaislinieku izmantošana. Vēl nesenu audzētāji pilnīgi atteicās izmantot vaislai krustojumu tēviņus; tikai krustojumu mātītes izmantoja rūpnieciskajā lopkopībā. Taču pēdējos gados sāk izmantot arī krustojumu vaisliniekus, it īpaši rūpnieciskajā cūkkopībā un govkopībā.

Hibrīdie kuīļi sekmīgi izmantoti daudzās rūpnieciskās fermās. Tie ir galvenokārt no jaunradītām sintētiskām līnijām, kuras izveidotas, krustojot 2 vai 3 dažādas augstražīgas cūku šķirnes.

Krustojumu bulļus, kurus ieguva Melnraibo govju un Dzersejas šķirnes bulļu krustošanas rezultātā (galvenokārt F_B otrās hibrido paaudzes jeb 3/4 asins bulļus), izmantoja mūsu zemē, lai straujāk un masveidā kāpinātu tauku saturu pienā ražojošos ganāmpulkos. Taču izrādījās, ka šādu bulļu izmantošana bija mazefektīva, resp., iecerēto tauku satura kāpinājumu nepanāca. Analogiski mēģinājumi veikti arī ASV un Kanādā, izmantojot Simentāles un Limuzīna šķirņu krustojumu bulļus gaļas īpašību uzlabošanai, jo šādi bulļi bija pietamāki nekā tīršķirnes vaislinieki. Taču arī šeit nebija gaidāmo panākumu, jo šie bulļi bija heterozigotiskāki nekā tīršķirnes bulļi un nespēja stabili uzlabot pēcnācējos ne aditīvā efekta īpašības, ne zemās iedzimstamības pazīmju heterozi (neaditīvo efektu).

Tikai hibrido mātīšu izmantošana ir droša, jo var izmantot heterozi auglībā, pienīgumā un citas māšu īpašības, kas ietekmē pēcnācēju attīstību no apaugļošanās momenta līdz to atšķiršanai no mātēm. Acīmredzot tikai tālākie pētījumi varēs parādīt krustojumu vaislinieku izmantošanas perspektīvas, noskaidrojot to priekšrocības un trūkumus.

16. Speciālā ģenētika

Speciālās ģenētikas nodaļa apskata vispirms lauksaimniecības dzīvnieku izlases pazīmju kompleksu dabu, kā arī dažādu sugu dzīvnieku selekcijas ģenētiskās īpatnības. Praktiski visas izlases pazīmes ir kompleksas, t. i., sastāv no vairākiem komponentiem. Tikai šādu kompleksu detalizēta analīze dod pareizu priekšstatu par

pazīmes morfoloģisko, fizioloģisko, bioķīmisko un ģenētisko dabu, šīs pazīmes mainību dažādu vides faktoru tiešā un netiešā ietekmē. Jāatgādina, ka ģenētiskās informācijas realizācija indivīda dzīves laikā notiek ļoti sarežģītos bioķīmiskos un morfoloģiskos procesos, kas nodrošina organisma attīstību un ražību.

Ievērojot kompleksās pazīmes komponentu savstarpējās korelācijas, attiecības un sakarības ar citām īpašībām, var izziņāt faktorus, kas limitē ražību, un panākt lielāku ģenētiski ekonomisko selekcijas efektu bez organisma homeostāzes traucējumiem. Mums vēl nepieciešams eksperimentālā materiāla, taču šis virziens ģenētikā un selekcijā kļūst arvien spēcīgāks. Vairākās zinātniskās publikācijās norādīts uz iespējām selekcijā ievērot dažādu fermentu un hormonu daudzumu asinīs, nozīmīgākās fizioloģiskās norises un vairākas morfoloģiskās īpatnības kopumā, kas korelē ar saimnieciski nozīmīgo pazīmi (tradicionālo izlases pazīmi). Kā zināms, šo korelējošo faktoru ievērošana papildus vadošās pazīmes lielumam jūtami pastiprina selekcijas efektu (F. Eisners, 1981).

16.1. GOVJU SELEKCIJAS ĢENĒTISKIE PAMATI

Govis ir skaitliski lielākā un izplatītākā lauksaimniecības dzīvnieku suga pasaulē sakarā ar tās spēju efektīvi izmantot tilpumaino barību, kā arī ar spēju pielāgoties visdažādākiem dabas un saimnieciskiem apstākļiem. Gadu simtiem zinātnieki pēta govju piena un gaļas produktivitātes kāpināšanas iespējas, uzlabojot ēdināšanas un turēšanas apstākļus. Rezultātā ir noskaidrotas šo kompleksu pazīmju komponentu morfoloģiski fizioloģiskās, bioķīmiskās un ģenētiskās īpatnības.

Govju selekcijā ir arī sava specifika. Govju šķirņu izkopšanā arvien vairāk izpaužas daudzvērtīgu selekcija. Tās nolūks ir vienlaicīgi uzlabot gan produktīvās un reproduktīvās īpašības, dzemdību norisi un teļu saglabāšanu, konstitūciju un eksterjeru, gan rezistenci pret slimībām un izturību pret stresa faktoriem rūpnieciskās lopkopības apstākļos. Daži autori ierosina ievērot selekcijā 20...30 un pat vairāk savstarpēji saistītu pazīmju, kurām bieži vien ir atšķirīga ekonomiskā nozīme. Tādēļ šeit vispilnīgāk apskatīsim daudzvērtīgu selekcijas iespējas, rēķinoties ar antagonisma tendencēm, kad, vienai īpašībai uzlabojoties, cita daļēji pasliktinās.

Ģenētiķu un selekcionāru uzmanību saista arī tas, ka piena ražības īpašības ir dzimuma ierobežotas (izpaužas tikai sievišķiem indivīdiem), tās ievērojami izmainās ar vecumu atnesoties, atnešanās gada sezonu, servisa perioda ilgumu un it sevišķi ar ēdināšanas intensitāti un barības pilnvērtību, slaukšanas reižu skaitu un tehnoloģiju utt. Tādējādi radās grūtības un nepieciešamība, nosakot dzīvnieku ciltsvērtību, izdarīt dažādas korekcijas minētajiem ietekmētājfaktoriem. Korekcijās lieto parciālās regresijas koeficientus, jo pašā ietekmētājfaktoru mijiedarbības. Līdz ar to govju selekcijā

arvien plašāk izmanto modernas ESM un programmas ģenētiski statistiskai analīzei.

Govju selekcijā biežāk nekā citu lauksaimniecības dzīvnieku sugu selekcijā balstās uz izcelsmes datiem, paša un pēcnācēju ražības datiem, veicot divu vai trīs pakāpju izlasi. Selekcijas programmas izstrādājot, ņem vērā atšķirīgo izlases intensitāti vaislas bulļiem un govīm.

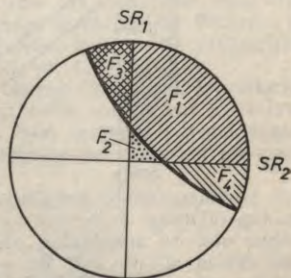
Garais paaudžu intervāls izvirza nepieciešamību dzīvnieku ciltsvērtības noteikšanā un salīdzināšanā ievērot *ģenētisko trendu*, t. i., iepriekšējās paaudzēs ar selekciju gūto pazīmes uzlabojumu.

Jāņem vērā arī tas, ka pēdējos gadu desmitos iezīmējas tendence samazināt govju šķirņu skaitu, palielinot augstāzīgo šķirņu īpatsvaru. Reizē ar to izvēršas ģenētiskā materiāla starptautiska apmaiņa. Rezultātā samazinās dažādu šķirņu ražības atšķirības — notiek to nivelēšanas process. Rodas arī nepieciešamība saglabāt lokālo šķirņu gēnu rezervi sasaldētās spermas bankās (krātuvēs). Šo spermu vēlāk izmanto selekcijā, lai uzlabotu dzīvnieku piemērotību (izturību) vietējiem dabas un klimatiskajiem apstākļiem.

Daudzmērķu izlasi pašlaik izmanto visās zemēs, nosakot neatkarīgās robežas jeb minimālās prasības katrai pazīmei. Par galveno izlases pazīmi kā ekonomiski nozīmīgāko parasti izvēlas izslaukumu vai piena tauku daudzumu. Pārējās ievēro kā papildpazīmes nolūkā noturēt jau sasniegto populācijas vidējo. Ja rodas nepieciešamība palielināt selekcijas spiedienu 2 vai 3 pazīmēm, tad konstruē selekcijas indeksu. Risinot selekcijā vairākus mērķus, to vispirms attiecina uz bulļu mātēm un bulļu tēviem (novērtējot pēc meitu īpašībām); tiem parasti ir sasniedzama visaugstākā izlases intensitātē. Izlase pēc selekcijas indeksa salīdzinājumā ar izlasi pēc neatkarīgajām selekcijas robežām ir efektīvāka par 10...12% (89. att.).

Latvijas brūno govju selekcijas programmā un «Selekss» sistēmā, izvēloties bulļu mātes, ir paredzēts ievērot šādas pazīmes: izslaukumu vismaz 2 vai 3 laktācijās, tauku un olbaltumvielu saturu pienā, barības izmantošanu (relatīvo pienīgumu), vairošanās spējas un laktācijas noturības, tesmeņa formas un piena atdeves īpašības, rezistenci pret mastītiem un leikozi. Attiecīgi bulļu tēvus novērtē pēc meitu piena ražības, vaislas ātraudzības (pirmās apsklošanas vecuma) un apaugļošanas indeksa, laktācijas noturības, saslimstības ar mastītiem un dzimumfunkciju traucējumiem pirmajā laktācijā.

Ciltsvērtības noteikšanā pēc piena ražības parasti ievēro 2 vai 3 laktācijas vidējos rādītājus, lai gan ar to pagarinās

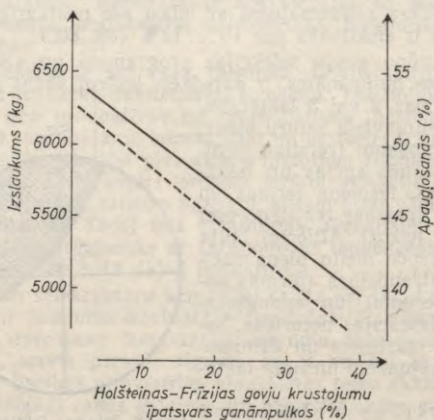


89. att. Izlases efektivitāte pēc neatkarīgajām selekcijas robežām (SR) un pēc selekcijas indeksa (I).
 $SR_1 + SR_2 = F_1 + F_2$; $I = F_1 + F_3 + F_4$.

paaudžu intervāls. Speciālos pētījumos O. Sirstads (1973) konstatēja, ka, ievērojot pirmo divu laktāciju vidējo lielumu, selekcijas diferenciālis palielinās par 10...12% salīdzinājumā ar izlasi pēc pirmās laktācijas vien. Lai gan paaudžu intervāla pagarināšana daļēji samazina selekcijas efektu, tomēr precīzākā ciltsvērtības noteikšana pilnīgi atsvēr prognozēto samazināšanos un izlase pēc divu laktāciju vidējiem lielumiem ir efektīvāka. Šī izlases paņēmiena nozīme palielinās sakarā ar sasaldētās spermas ilgstošu glabāšanu.

Pazīmju antagonisms, kad, vienai pazīmei palielinoties, otra pazīme nedaudz samazinās sakarā ar negatīvo savstarpējo korelāciju, piena un gaļas ražotājtipa govju selekcijā ir jāievēro pastāvīgi. Antagonisma attiecības pastāv starp piena izslaukumu un tauku vai obaltumvielu saturu pienā, govju maksimālo izslaukumu laktācijas sākumā un to apaugļošanās spēju (90. att.), izslaukumu un gaļas ražību (dzīvmasas pieaugumu), dzīvmasas palielināšanos un barības izmantošanu, augstražību un vispārējo rezistenci utt. Katrā konkrētā situācijā meklē optimālo ražības līmeni, kad minētās papildpazīmes saglabājas sasniegtajā līmenī, resp., nepasliktinās, un šīs tendences obligāti jāievēro. Drošākai orientācijai par gaidāmām selekcijas tendencēm ir svarīgi zināt papildpazīmju iedzimstamību, ģenētiskās un fenotipiskās korelācijas.

Konstitūcijas tipa un eksterjera uzlabošanā īpašu vērību velta piena un gaļas ražotājtipa izteiktībai. To nosaka gan pēc ķermeņa daļu vizuālās novērtēšanas ballēs, gan pēc izmēriem un eksterjera indeksiem, ņemot vērā ķermeņa uzbūves formas



90. att. Govju izslaukuma un apaugļošanās sakarība augstražīgos ganāmpulkos.

Piena tipa govju izlases pazīmju sakarības
(Dž. Leslijs, 1978)

Korelējošās pazīmes	Pētījumu skaits	Ģenētiskās korelācijas	
		vidēji	svārstības
Tips un piena tauku ražība	3	-15	-52...78
Tips un izslaukums	3	5	0...8
Tips un piena tauku saturs	7	-43	-58...-20
Izslaukums un piena tauku ražība	6	81	62...92
Tauku saturs un piena tauku ražība	3	14	-3...26

un funkcijas vienību un savstarpējās sakarības. Noskaidrots, ka šīs pazīmes determinē poligēnu sistēmu aditīva darbība un tām ir normālā sadalījuma likne. Taču daļai pazīmju izpaužas gēnu komplektārā darbība un parādās divas (vai vairāk) atšķirīgas klases pēc dotās pazīmes (tesmeņa formas, apmatojuma krāsas u. c.).

Vairākos izmēģinājumos ir pētītas eksterjera novērtējuma un piena ražības ģenētiskās korelācijas (50. tabula).

Vājas korelācijas nozīmē, ka izlasē nepieciešams ievērot gan piena ražību, gan piena tipa izteiktību.

Lai izkoptu govju piemērotību mehanizētai slaukšanai ar mūsdienīgu slaukšanas iekārtām (tandēma, skujiņas vai karuseļa tipa), nepieciešams ar selekciju uzlabot tesmeņa ceturkšņu vienmērību, piena atdeves intensitāti un tesmeņa atstatumu no grīdas. Ievērojot ciešu korelāciju starp krustu augstumu un pakakāju garumu un tesmeņa atstatumu no grīdas, selekcionāri cenšas palielināt augumu Holšteinas-Frizijas govīm.

Govju izturību pret mastītiem var jūtami uzlabot, virzot izlasi pret dažādiem faktoriem, kas disponē saslimšanu, — vāju pieslēgumu vēderam, polimastiju, pupu kanāla sašaurinājumu, ceturkšņu nevienmērību un citiem defektiem dažādās kombinācijās. Protams, izlasē vispirms jau pirmajā laktācijā jāievēro bulļu meitu saslimstība, kā arī bulļu māšu nesaslimšana līdz 3. vai 4. laktācijai.

Pēc autora pētījumiem, tesmeņa formai un piena izvadīšanas īpašībām ir pietiekami augsta iedzimstamība, un tās var ievērojami uzlabot jau tuvākajās divās paaudzēs. Šim nolūkam ir nepieciešama vaislas bulļu stingra izlase un novērtēšana pēc to māšu un meitu īpašībām.

Augstražīgas ilgmūža govīs ar noturīgiem izslaukumiem ir ekonomiski nozīmīgākie izlases mērķi, kas nodrošina optimālo ganāmpulka vecuma struktūru, kāpina vidējo izslaukumu un teļu ieguvi. Ilgmūžības iedzimstamība ir zema — ap 10%, jo tai piemīt liela mainība neģenētisko faktoru ietekmē. Tomēr šo īpašību var pakāpeniski uzlabot ar selekciju. Te nepieciešama govju izbrāķēšanas iemeslu — mazražības, reproduktīvo funkciju traucējumu, tesmeņa mastītu un deformāciju, vielu maiņas slimību u. c. struktūras

analīze. Izlasot bulļu mātes, ieteicams ievērot minētos trūkumus. Bulļu tēvus izraugot, arī jāievēro minētās īpašības un meitu skaits (%), kas sasniedz 3 vai 4 laktācijas. Rezultātā gaidāmi panākumi ilgmūžības un ar to saistīto pazīmju kompleksa uzlabošanā.

Gaļas produktivitāte kā pazīmju komplekss, kas nosaka dzīvnieku augšanu un nobarošanās spējas un kam ir augsta iedzimstamība, sekmīgi uzlabojama ar selekciju. Šai nolūkā audzējami bulļi jānovērtē pēc paša ražības un eksterjera, bet bulļu tēvi — pēc to dēlu nobarošanās spējas, eksterjera un liemeņa kvalitātes.

Teļu ieguve un saglabāšana (izdzīvotība) ievērojami ietekmē ganāmpulka ražošanas potenciālu. Līdz ar to selekcijas programmas sāk ievērot tādas pazīmes kā dviņu dzimšanas biežumu, dzemdību norises smagumu un teļu krišanu pirmajās 2...4 nedēļās pēc dzimšanas.

Dzemdību norises un teļu izdzīvotības ietekmējošām pazīmēm ir atšķirīgi iedzimstamības koeficienti (h^2 , %; Filipsons, 1975): dzemdību grūtumam 4...13, nedzīvu dzimušo biežumam 0...5; jaundzimušu dzīvībai 20...50, grūsnības ilgumam 30...60. Grūtas dzemdības parasti saistītas ar grūsnības ilguma pagarinājumu, govju attīstību un vecumu, augļa dzīvībai, grūsnību un govju turēšanas režīmu. To apstiprina arī 51. tabulā uzrādītie korelācijas koeficienti. Tātad dzemdību grūtumu sagādā liela augļa masa un ilgušā grūsnība. No tā izriet, ka par vadošo pazīmi no šī kompleksa var ņemt dzemdību grūtumu, ievērojot govju vecuma un turēšanas ietekmi uz to.

Dviņu dzemdēšana nereti negatīvi ietekmē piena ražību un teļu izdzīvotību. Kā ziņo O. Sirstads (1973), Norvēģijas ganāmpulkos govīm, kurām piedzimuši dviņi, salīdzinājumā ar govīm, kam piedzimis viens teļš, izslaukums laktācijā bijis par 100 kg mazāks un pagarināts servisa periods. Rezultātā gadā no govīm iegūts kopumā par 400 kg mazāk piena. Dzimušo teļu-dviņu skaldīšanās pēc dzimuma — divi bulliņi, bullītis un telīte, divas telītes — ir tuvs 1:2:1, kas apstiprina dzimuma determinācijas hromosomālo teoriju.

Vienāda dzimuma dviņu sastāvā ir vidēji 10% monozigotisko dviņu. Zema iedzimstamība (1%) norāda uz to, ka šeit ir mazs aditīvais efekts un vairāk izpaužas komplementāro gēnu darbība. Līdz

51. tabula

Dzemdību norisi ietekmējošo pazīmju ģenētiskās korelācijas koeficienti

Pazīmes	Nedzīvi dzimuši	Augļa masa	Grūsnības ilgums
Dzemdību grūtums	0,82	0,97	0,34
Nedzīvu dzimušo biežums	—	0,42	0,27
Augļa masa	—	—	0,40

ar to šīs pazīmes uzlabošana ar selekciju šķirnes robežās ir mazperspektīva, bet, krustojot šķirnes, grūsnības biežumu ar divīņiem pakāpeniski var palielināt.

Monozigotiskus divīņus bieži izmanto lopkopības eksperimentos, lai noskaidrotu dažādu vides faktoru ietekmi uz pazīmju veidošanos un mainību, genotipa un vides mijiedarbību, pazīmju iedzimstamību un māšu efektu. Lai gan tādu izmēģinājumu organizāciju apgrūtina monozigotisko divīņu retums, lielas izmaksas un nepieciešamība, salslimstot vienam, izslēgt no paralēlās grupas arī otro pāra divīni.

Zigotu pārstādīšana pēc govju inducētas polioovulācijas un apaugļošanās paver jaunas selekcijas iespējas, kad no vienas augstražīgas govju jau vienā gadā var iegūt 50 dīgļus. Tos pārstādot audžumātēm, var izaudzēt augstražīgo govju ģimeni, no kuras pēc tam var iegūt desmitiem augstvērtīgu vaislas buļļu un tālāk palielināt izlases intensitāti (selekcijas diferenciāli).

Selekcijas materiāla konservēšana, sasaldējot spermu vai embrijus, ļauj ilgstoši glabāt tos un ātri izplatīt praktiskai izmantošanai. Tā nepieciešama arī ģenētiskās mainības uzturēšanai, lai saglabātu ģēnus, kas nosaka lokālo šķirņu vērtīgās īpašības.

Vissavienības Lauksaimniecības dzīvnieku audzēšanas un ģenētikas zinātniskās pētniecības institūts jau veic selekcijas materiāla konservēšanu un rezervju veidošanu. Mūsu zemē audzējamo govju šķirnēm buļļu sasaldēto spermu uzglabā kā rezervi selekcijai.

Inbrīdīngā eksperimentu govkopībā ir samērā maz. Šāda piesardzība ir saistīta ar inbrīdīngā kaitīgo ietekmi uz pielāgošanās īpašībām un produktivitāti. Ar intensīvu inbrīdīngu periodiski var noskaidrot letālo un subletālo ģēnu esamību un to nesējus. Ar šiem ģēniem saistīta nedzīvu teļu dzimšana, mumifikācija, teļu ankilozes un citas mutācijas. Acimredzot govīm ir vairāki recesīvi ģēni, kurus var atklāt ar tuvradniecisku pārošanu. Taču ar inbrīdīngu var arī izaudzēt izcilus prepotentus vaisliniekus, kas pārojamos ar neradnieciskām govīm var jūtami uzlabot ganāmpulku produktivitāti un dibināt ciltslinijas.

Plaši lietojot dzīvnieku mākslīgo apsēklošanu, var krasi samazināt buļļu skaitu. Rezultātā govju populācijā var palielināties inbrīdīngā pakāpe un rasties inbreddepresija. Vairāki pētījumi konstatējuši inbrīdīngā pieauguma negatīvo ietekmi uz pēcnācēju vitalitāti, meitu auglību un piena ražību (52. tabula).

52. tabula

Inbrīdīngā pieauguma ietekme uz dažādām govju pazīmēm

Pazīmes	Publikāciju skaits	Regresijas koeficients	
		vidējī	svārstības
Piena izslaukums (kg)	4	-36	-94...-0,1
Piena tauku daudzums (kg)	2	-1	-2,2...-0,2
Piena tauku saturs (%)	2	0	0,0... 0,1
Apsēklošanas atkārtojumu skaits	3	0,5	0,0... 2,0
Teļu krišana (%)	3	2	0,0... 3,2

Regresijas koeficients rāda, ka, pieaugot inbrīdingam par vienu procentu, attiecīgi samazinās izslaukums par 36 kg un piena tauku daudzums par 1 kg, bet teļu krišana palielinās par 2% no populācijas vidējā.

Līdz ar to perspektīva paliek tikai mēreni radnieciska pārošana augstvērtīgu ciltslīniju radišanai un audzēšanai. To vairākkārt apstiprināja Vissavienības Lauksaimniecības dzīvnieku audzēšanas un ģenētikas zinātniskās pētniecības institūta pētījumi ar melnraibo govju šķirnēm, kā arī Latvijas brūnās govju šķirnes izkopšanas pieredze.

Heteroze, krustojot dažādas govju šķirnes vai sugas, ir daudz plašāk izpētīta un lietota praksē nekā inbrīdings. Vairāki eksperimenti apstiprinājuši tās pozitīvo ietekmi uz dažādām pazīmēm (53. tabula).

Augstāka piena ražības heteroze F_1 paaudzē konstatēta kontrastaino šķirņu krustošana, it īpaši Frīzijas un Dzersejas šķirņu hibridiem. Turpretī, krustojot piena un gaļas šķirnes, konstatēta negatīvā heteroze, t. i., F_1 pēcnācēju vidējais izslaukums ir zemāks par vecāku šķirņu vidējo izslaukumu. Daudz efektīvāk krustošana izmantota jaunu šķirņu radišanai, krustojot 2 vai 3 šķirnes ar vēlamām īpašībām. Sajā procesā ir milzīga nozīme šķirņu un pārojamo vaislinieku izvēlei, ēdināšanas un turēšanas apstākļu uzlabošanai.

Genotipa un vides mijiedarbība ir statistiski analizēta daudzos pētījumos, izmantojot ciltsdarba uzskaites datus. Govju mākslīgā apsēklošana pavēra iespējas viena un tā paša bulļa spermu izmantot dažādos ganāmpulkos un pat dažādās klimatiskajās zonās. Apkopojot publicētos datus, var formulēt galvenās atziņas un praktiskus pasākumus selekcijā.

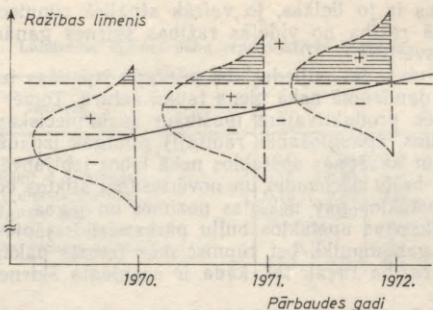
Līdz ar ēdināšanas un turēšanas apstākļu uzlabošanu palielinās vidējā ražība un tās ģenētiskā dispersija (91. att.). Rezultātā kļūst drošāka ciltsvērtības noteikšana, palielinās selekcijas diferenciālis un progress.

Vienu un to pašu bulļu novērtējums pēc pēcnācējiem atšķirīgos apstākļos nesakrīt, un mainās to rangi. Tādēļ nepietiek ar bulļu novērtēšanu vienā saimniecībā. Pārbaudot bulļus vienlaicīgi vairākos ganāmpulkos un palielinot efektīvo meitu skaitu, ievērojami palieli-

53. tabula

Heteroze piena govju šķirņu krustošanas eksperimentos

Pazīmes	Heteroze (%)		Pazīmes	Heteroze (%)	
	vidēji	svārstības		vidēji	svārstības
Teļu izdzīvotība	3,5	0...10	Pīrmpieņu izslaukums	7,8	1...13
Govju apaugļošanās	7,2	0...15	Otrpieņu izslaukums	5,6	2...18
Nedzīvi teļi	2,0	2...10	Tauku saturs (%)	0,8	-4...1
Govju neauglība	5,6	0...11	Laktācijas noturība	1,8	0...3
Dzīvmasa	3,4	2...18	Barības izmantošana	1,8	0...5

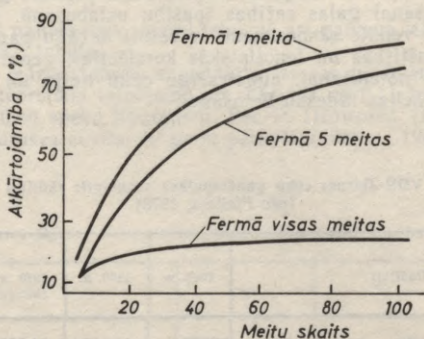


91. att. Ģenētiskās variācijas palielināšanās, pieaugot populācijas vidējai ražībai. Reizē palielinās plusa variantu vidējā vērtība.

nās bulļa ciltsvērtības noteikšanas precizitāte (atkārtojamība; 92. att.).

Modelešanas pētījumi apstiprināja, ka vaislas bulļu novērtēšana pēc meitu ražības vairākās saimniecībās ar nedaudz atšķirīgu izslaukumu līmeni palielina selekcijas efektu vidēji par 25% salīdzinājumā ar bulļu pārbaudi tikai vienā saimniecībā.

Ģenotipa un vides mijiedarbība izraisa gaidāmā ģenētiskā progressa samazināšanos, ja bulļu pārbaude notiek citādos apstākļos nekā rūpnieciskās fermās vai piena ražošanas kompleksos. Šis



92. att. Bulļa ciltsvērtības noteikšanas precizitāte (atkārtojamība) atkarībā no tā meitu izvietojuma vienā vai vairākās fermās.

samazinājums ir jo lielāks, jo vairāk atpaliek rūpnieciskās fermās iegūtā vidējā ražība no vidējās ražības šķirnes ganāmpulkos, kur noteikta ciltsvērtība.

Genotipa un vides mijiedarbība pilnīgāk izpaužas izslaukuma un piena tauku daudzumā nekā piena tauku saturā. Tomēr meitu grupu atšķirības pēc produktīvajām īpašībām (saimnieciskās dzimumgatavības vecums, apaugļošanās rādītāji) pilnīgāk izpaužas viduvējos ēdināšanas un turēšanas apstākļos nekā labos jeb labvēlīgos apstākļos. Beidzot, buļļu pārbaudei un novērtēšanai sliktos ēdināšanas un turēšanas apstākļos nav nekādas nozīmes un jēgas. Tādēļ lopkopības intensifikācijas apstākļos buļļu pārbaudei ir jāpiesaista labāko saimniecību ganāmpulki, bet rūpnieciskās fermās pakāpeniski jākāpina vidējā ražība tuvāk tai, kāda ir sasniegta šķirnes fermās un saimniecībās.

Perspektīvā govju selekcijā tāpat tiks izvirzīti daudzi mērķi, periodiski pārnesot selekcijas spiedienu uz noteiktu saimnieciski nozīmīgu pazīmi (izslaukumu, piena tauku daudzumu, spēju izmantot daudz tilpumainās barības u. c.), vadoties no klimatiskajiem un ekonomiskajiem apstākļiem. Buļļu māšu izlasi veiks augstražīgos govju ganāmpulkos labvēlīgos ēdināšanas un turēšanas apstākļos. Turpretī buļļu novērtēšanu pēc meitu labuma organizēs tajās rūpnieciska rakstura fermās un kompleksos, kur izslaukumi pārsniedz populācijas vidējo. Olšūnu pārstādīšanas tālāka pilnīgošana sekmēs selekciju. Līdztekus tradicionālām izlases pazīmēm papildus tiks ievērotas dažādas fizioloģiskās un bioķīmiskās īpašības.

16.2. CŪKU SELEKCIJAS ĢENĒTISKIE PAMATI

Cūku selekcijas sasniegumi ir spilgtākais piemērs ģenētisko metožu izmantošanai gaļas ražības īpašību uzlabošanā. Pēdējos trīsdesmit gados veiktie eksperimenti ir veltīti dažādu pazīmju iedzimstamības, ģenētiskās un fenotipiskās korelācijas, genotipa un vides mijiedarbības noteikšanai, augstražīgu cūku līniju un šķirņu radīšanai un selekcijas indeksu lietošanai.

54. tabula

VDR šķirnes cūku ganāmpulkos sasniegtie rādītāji
(pēc Pfeifera, 1978)

Rādītāji	1950. g.	1960. g.	1970. g.	Ģenētiskais progress gadā (%)
Metienu skaits	6057	12 793	14 555	—
Sivēnu skaits metienā dzimstot	10,0	10,3	10,6	0,1
Sivēnu skaits 21 dienas vecumā	8,4	8,8	9,8	0,2
Sivēnmāšu pienīgums (kg)	57,0	63,3	57,2	0,05

Landrases šķirnes cūku reprodūktīvās īpašības

Ipašības	h^2	s_p	$s\%$
Daudzauglība 1. metienā	0,0 ... 0,30	1,0 ... 2,5	20 ... 35
Daudzauglība vidēji 4 metienos	0,15 ... 0,25	1,0 ... 2,0	15 ... 30
Sivēnu skaits 21 dienas vecumā	0,15 ... 0,20	1,5 ... 2,5	15 ... 30
Sivēnmāšu pienīgums (kg)	0,15 ... 0,20	10 ... 20	20 ... 35
Starpatnešanās periods (dienās)	0,20	10 ... 20	8 ... 15
Pirmās atnešanās vecums (dienās)	0,15	20 ... 30	5 ... 10
Pupu skaits	0,30 ... 0,60	0,8 ... 1,0	4 ... 8

Sivēnmāšu izlasē parasti ievēro šādu pazīmju kompleksu:

- 1) daudzauglību jeb dzīvu dzimušo sivēnu skaitu metienā,
- 2) māšu pienīgumu, sivēnu skaitu un dzīvmasu 21 dienas vecumā,
- 3) atšķirto sivēnu skaitu un metiena dzīvmasu.

Papildus ņem vērā pirmās atnešanās vecumu, starpatnešanās intervālu, funkcionējošo pupu skaitu. Ar mērķtiecīgu, sistemātisku izlasi ir iespējams uzlabot cūku reprodūktīvās īpašības (54. tabula). Noskaidroti arī Landrases cūku šķirnes reprodūktīvo īpašību populācijas ģenētiskie parametri (55. tabula).

Kuīļu izlasi veic pēc ejakulāta apjoma, spermatozoīdu daudzuma ejakulātā, pēc apaugļošanas spējas (apaugļošanas procents un dzimušo sivēnu skaits pēc 100 pirmajiem apseklojumiem), meitu reprodūktīvām spējām. Taču uzkrātais datu daudzums par minētajām īpašībām vēl ir nepietiekams.

Daudz plašāk veikti selekcijas eksperimenti par cūku nobarošanās spēju un liemeņa īpašībām pēc kontroles nobarošanas datiem (56. tabula).

Selekcijas panākumus jūtami ietekmē arī galveno izlases pazīmju korēlācijas (57. tabula).

Realizētā iedzīnstamība minētajām izlases pazīmēm ir nedaudz zemāka par teorētiski iespējamo un svārstās no 0,11 barības izmantošanai līdz 0,40 speķa biežumam. Pēc P. Džonsona (1965) datiem, Dānijas Landrases cūkām 40 gadu periodā (1926 ... 1966) augšanas

56. tabula

Landrases šķirnes cūku nobarošanās spējas ģenētiskie parametri

Pazīmes	h^2	s_p	$s\%$
Diennakts pieaugums (g)	0,25 ... 0,40	50 ... 70	8 ... 12
Barības izmantošana (bar. vien./kg)	0,30 ... 0,50	0,3 ... 0,5	8 ... 12
Liemeņa garums (cm)	0,5 ... 0,6	3,0 ... 6,0	3 ... 16
Speķa biežums mugurā (cm)	0,4 ... 0,6	0,1 ... 0,3	5 ... 10
Muskuļacs laukums (cm ²)	0,3 ... 0,4	3 ... 5	10 ... 15

Cūku selekcijas pazīmju ģenētiskās korelācijas
(vairāku autoru datu apkopojums)

Pazīmes	Barības izmantošana	Liemeņa garums	Speķa biezums	Muskuļacs laukums
Diennakts pieaugums nobarošanā	-0,60	-0,10	0,26	-0,10
Barības izmantošana (bar. vien./kg)		-0,08	0,41	-0,15
Liemeņa garums (cm)			-0,20	-0,10
Speķa biezums (cm)				-0,35

intensitāte un barības izmantošana uzlabojušās attiecīgi par 10 un 15%, liemeņa garums — par 9%, bet speķa biezums samazinājies par 40%.

Izdarīti pirmie mēģinājumi izstrādāt un izmantot selekcijas indeksus kuiļu izlasē. Kā piemēru var minēt ASV cūku audzēšanas nacionālās federācijas ierosināto indeksu:

$$I = 300 + (25 \times \text{Diennakts pieaugums}) - (50 \times \text{Barības izmantošana}) - (50 \times \text{Muguras speķa biezums}).$$

Muguras speķa biezumu audzējamiem kuilīšiem nosaka ar stileta lineālu. Visām trijām indeksā ieslēgtajām pazīmēm ņem indivīda novirzi no populācijas vienaudžu vidējā lieluma attiecīgajā gadā.

Genotipa un vides mijiedarbības ģenētiskās analīzes rezultāti reizēm ir pretrunīgi. Taču daudzos pētījumos konstatēta būtiska mijiedarbība. Ja šāda mijiedarbība ir nozīmīga, tad vaislas dzīvnieku pārbaude un izlase jāveic tādos pašos vides apstākļos, kādos izmantos to pēcnācējus.

Inbrīdīngs cūku audzēšanā ir lietots ASV izmēģinājumu stacijās, lai izaudzētu inbredlinijas tālākai hibrīdo cūku ieguvei. Rezultāti apstiprināja spēcīgu depresiju cūku auglībā un jaundzimušo izdzīvotībā. Dažām līnijām pat parādījās hemofilija. Līdz ar to daudzas inbredlinijas tika likvidētas. Sivēnmātēm samazinājās auglība, pienīgums un sivēnu saglabāšanās. Inbredētajiem kuilīšiem bija aizkavēta dzimumgatavība, trūka dzimumtieksmes vai dzimumakts bija nepilnvērtīgs. Jo intensīvāks bija inbrīdīngs, jo sliktāki bija reprodūktīvo īpašību rādītāji. Savstarpēji krustojot inbredliniju (inbrīdīngs koeficients 25 līdz 30%) cūkas, neizdevās atgūt normālus reprodūktīvo īpašību rādītājus, lai gan salīdzinājumā ar inbredliniju vidējo heterozes efekts bija augsts (105...120%). Pētījumi par neradniecisko līniju un šķirņu krustošanu parādīja iespējas iegūt heterozī arī bez inbredliniju izveidošanas (58. tabula).

Reprodūktīvās īpašības uzrādīja lielāku heterozī nekā nobarošanas īpašības. Krustošana neizraisīja heterozī liemeņa kvalitatīvajām īpašībām. Tādēļ krustošanai jāizvēlas šķirnes, kurām nobarošanās spēja un liemeņa kvalitatīvās īpašības jau ir izkoptas.

Heterozes vidējā norma (%), krustojot neinbredētās cūku šķirnes
(pēc Dž. Leslija, 1978)

Pazīmes	Divu šķirņu hibrīdi	Trīs šķirņu hibrīdi
Sivēnu skaits metienā dzimstot	99	107
Sivēnu skaits metienā atšķirot	119	142
Atšķirtā sivēna dzīvmasa	107	107
Atšķirtā metiena dzīvmasa	128	151
Dzīvmasas pieaugums nobarošanā	107	107
Barības izmantošana	99	100

Kā rāda 58. tabulas dati, visefektīvākā ir trīs šķirņu rotācijas krustošana, kura ļauj efektīvi izmantot kā tiešo heterozi, tā arī hibrīdo cūku māšu efektu. Rezumējot var apskatīt dažādu īpašību ģenētiskās īpatnības, resp., to atsaucību uz dažādām pāru atlasēs metodēm (59. tabula).

Cūku šķirņu selekcijas programmas izstrādē vajadzīga atšķirīga pieeja tīršķirnes populāciju izkopšanai audzētavās un reproduktoros un barojamo hibrīdo cūku ieguvei rūpnieciskajās fermās. Taču lielos cūkkopības kompleksos mēdz būt abas minētās programmas. Šķirnes cūku populācijas un saimnieciski izmantojamo cūku populācijas skaitliskā attiecība no cūku kopskaita parasti ir attiecīgi ap 15...30% un 70...85%.

Selekcijas efekta noteikšanai vienā gadā nepieciešams pareizi aprēķināt paaudžu intervālus. Kuiļu tēviem un kuiļu mātēm to nosaka, ievērojot pārbaudi pēc pēcnācēju kontroles nobarošanas datiem. Turpretī jauno kuiļu un sivēnmāšu paaudžu intervāli būs īsāki sakarā ar izlasi pēc izcelsmes un paša ražības datiem (60. tabula).

Genotipa un pāru atlasēs ietekme uz cūku ekonomiski nozīmīgākām pazīmēm
(pēc Dž. Leslija, 1978)

Pazīmes	Iedzīstamība	Inbri- dīnga efekts	Krusto- šanas efekts	Ģenētiskās dispersijas komponentu daļa	
				neaditīvā	aditīvā
Metiena lielums atšķirot	Zema	Liels	Liels	Liela	Maza
Diennakts pieaugums no- barošanā	Vidēja	Vidējs	Vidējs	Vidēja	Vidēja
Barības ekonomija uz 1 kg pieauguma	Vidēja	Mazs	Mazs	Maza	Liela
Ķermeņa uzbūves tips	Augsta	Vidējs	Vidējs	Maza	Liela
Ķermeņa kvalitāte	Augsta	Neliels	Neliels	Maza	Liela

Paaudžu intervāla noteikšana pēc pēcnācēju pārbaudītiem kuļiem un sivēnmātēm un pēc paša ražības novērtētajiem dzīvniekiem

Pēc pēcnācēju kontroles nobarošanas pārbaudītie dzīvnieki	Dienas	Pēc paša ražības novērtētie dzīvnieki	Dienas
Vecums, uzsākot apsēklošanu pārbaudei	250	Pirmās atnešanās vecums	390
Pārbaudes apsēklošanas periods	120	4 metienu atšķiršanas periods (puslaiks no pārbaudes sākuma)	240
Grūsnības ilgums	115		
Pirmās atnešanās vecums	489		
Pēcnācēju ieguve un kontroles nobarošanas nobeigums	200		
Puslaiks no kuļļa pārbaudes sākuma līdz izbrāķēšanai	270		
Grūsnības ilgums	115		
K o p ā	1559		630

Izmantošanai vaislai no atšķirto sivēnu skaita attiecīgi var ņemt 10...20% cūciņu, 0,5...3% kuļiņu, kuļļu tēvus 0,1% un kuļļu mātēs 0,3%. Vadoties no šiem datiem, var noteikt izlases intensitāti (*i*) standartnovirzes vienībās vai selekcijas diferenciāli ($SD=i \cdot s$) dažādām vaislas dzīvnieku kategorijām analogiski kā govju populācijās. Dažādos pētījumos ir noskaidrots minēto dzīvnieku kategoriju ieguldījums kopējā selekcijas efektā: kuļļu tēvu — 30...39%, bet sivēnmāšu tēvu un māšu — 35...53%.

Selekcijas programmas īstenošanai jāveic šādi pasākumi: 1) vaislas cūku un kuļļu intensīva izaudzēšana, 2) sivēnmāšu un kuļļu brāķēšana pēc paša ražības, 3) kuļļu un sivēnmāšu pārbaude un izlase pēc pēcnācēju kontroles nobarošanas rezultātiem, 4) specializēto līniju (šķirņu) un sintētisko šķirņu (līniju) izveidošana, 5) šķirņu un līniju pārojumu saderības noteikšana, hibridizācija heterozes izmantošanai, 6) sistemātiska ciltsdarba uzskaites kārtošana.

Protams, lai šie pasākumi būtu sekmīgi, dzīvniekiem jārada labi ēdīšanās un turēšanas apstākļi un jāsaģatavo labi lopkopības kadri.

16.3. AITU SELEKCIJAS ĢENĒTISKIE PAMATI

Aitu daudzņēmķu selekcijā izvirzīts uzdevums vienlaicīgi uzlabot trīs kompleksās pazīmes — vilnas ražību, gaļas produktivitāti un aitu daudzauglību. Kā jau atzīmēts, vienkāršo morfoloģisko īpašību uzlabošana nesagādā grūtības. Tolums un ragainība, ragu lielums un forma ir atsevišķo šķirņu formālās pazīmes. Ragainības dominēšanas pakāpe ir atkarīga no dzimuma. Dzimuma ietekmēto pazīmju ģēni atrodas autosomās, bet to fenotipisko izpausmi ietekmē dzimumdziedzeru hormoni. Heterozigotām ragainība ir dominējošā tēviņiem, bet recesīvā — mātītēm (61. tabula).

Ragainības un toľuma iedzīmšana
smalkvilnas aitu šķirnēm

Genotipi	Fenotipi	
	teki	aitas
HH	Ragaini	Ragainas
Hh	Ragaini	Tolas
hh	Toli	Tolas

Arī vilnas matiņu krāsas iedzīmšana smalkvilnas aitām saskaņā ar Mendeļa atklātajiem likumiem: baltā vilnas krāsa ir dominanta, bet brūnā — recesīva. Taču saimnieciski nozīmīgākās īpašības — vilnas ražība, gaļas produktivitāte un daudzauglība ir poligēnas pazīmes ar aditīvu efektu, lai gan daudzauglību nosaka arī nealēlisko ģēnu mijiedarbība.

16.3.1. Vilnas ražības pazīmes

Aitu vilnas ražības pazīmes sāk veidoties jau agrīnā ontogēnēzē, attīstoties ādas folikuliem 2...3. mēnesī pēc apaugļošanās. Līdz ar to matiņu biežība un smalkums ir galvenokārt ģenētiski nosacīti. Pēc Austrālijas zinātnieku datiem, folikulu un matiņu daudzumam ādas 1 cm² laukumā ir augsta iedzīmstamība — 50...70%.

Tomēr pēcembrionālajā laikā vilnas matiņu augšanu un vilnas masu stipri ietekmē dažādi neģenētiskie faktori: ēdināšanas un turēšanas apstākļi, dažādi piesārņojumi, aitu dzimumdimorfisms un vecums, aitu grūsnības stāvoklis u. c.

Selekcionāri vilnas ražību uzskaita un novērtē pēc aitu cirpšanas reizi gadā (pavasari), ievērojot pazīmju

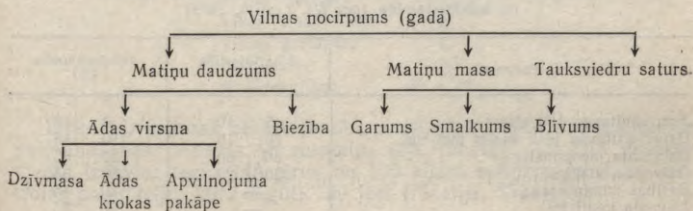
kvantitatīvo kompleksu:

vilnas nocirpumu (kg),
tūrvilnas iznākumu (%),
tūršķiedras masu (kg).

kvalitatīvo kompleksu:

matiņu smalkumu,
vilnas garumu,
matiņu biežību u. c.

Katru no minētajām pazīmēm savukārt var uzskatīt par saliktu, piemēram:



Merīnu aitu vilnas ražības pazīmju iedzimstamība un atkārtojamība
(vairāku autoru datu apkopojums)

Pazīmes	h^2 (%)	r_a (%)	Pazīmes	h^2 (%)	r_a (%)
Vilnsegas masa	20...60	40...70	Ādas krokas uz kakla	5...25	25...30
Tirvilnas iznākums	20...60	50...70	Ādas krokas uz vidukļa	15...30	35...40
Vilnas biežība	20...40	40...50	Vilnas garums	20...60	40...70
Vilnas smalkums	20...60	50...70	Dzīvmasa	10...60	50...70
Galvas apvilnojums	10...50	40...60			

Aitas bonitējot, selekcionāri ievēro visas šīs pazīmes, kas, savstarpēji cieši korelējot, pastiprina selekcijas efektu tīršķiedras masas kopieģuvē. Selekcijas panākumus sekmē arī tas, ka vilnas ražības pazīmēm ir augsta iedzimstamība un atkārtojamība (62. tabula). Tādēļ aitu viendabīga pārošana (labāko ar labāko) nodrošina vilnas ražības sekmīgu kāpināšanu ar selekciju, protams, labos ēdināšanas un turešanas apstākļos.

Dažādu aitu šķirņu krustošanas eksperimenti parādīja, ka vilnas ražības pazīmēm ir raksturīga intermediāra iedzimšana, t. i., hibridie pēcnācēji ieņem vidēju stāvokli starp vecāku formām. Tas izskaidrojams ar šo īpašību poligēno dabu un gēnu aditīvo darbību.

16.3.2. Gaļas produktivitāte un reprodūktīvās pazīmes

No aītām iegūst gan vilnu, gan arī gaļas produkciju, kas ir atkarīga no aitu auglības. Taču šīm pazīmēm ir atšķirīga iedzimstamība un atkārtojamība (63. tabula). Tātad līdztekus vilnas ražības uzlabošanai var panākt arī gaļas produktivitātes uzlabošanu. To apstiprina dažādu pazīmju fenotipiskās un ģenētiskās korelācijas koeficienti (64. tabula). Aitas ar mazāk apvilnotu galvu dod vairāk jēru atšķirot.

Vieni un tie paši aditīvie gēni nosaka augšanas intensitāti dažādos ontogēnēzes periodos. Līdz ar to jēru izlase pēc dzīvmasas

63. tabula

Aitu gaļas produktivitātes un auglības pazīmju atkārtojamība un iedzimstamība (pēc Dž. Leslija, 1978)

Pazīmes	Atkārtojamība (%)	Iedzimstamība (%)
Jēru skaits no 100 aītām	5...10	0...10
Dzīvu dzimušo jēru skaits metienā	10...15	10...15
Dzīvmasa piedzimstot	30...35	30...35
Dzīvmasa atšķirot	20...25	30...35
Barības izmantošana	—	40...45
Liemeņa kvalitāte	—	20...25

Aitu izlases pazīmju ģenētiskās un fenotipiskās korelācijas koeficienti
(vairāku autoru datu apkopojums)

Korelējošās pazīmes	r_g	r_p
Dzīvmasa piedzimstot un		
1) dzīvmasa atšķirot	0,34	0,29
2) diennakts pieaugums līdz atšķiršanai	0,30	0,30
3) dzīvmasa 120 dienu vecumā	0,33	0,45
Dzīvmasa atšķirot un		
1) diennakts pieaugums kontroles audzēšanā	0,53	0,30
2) barības izmantošana	0,55	-0,15
3) vilnas nocirpums	0,06	0,30
4) vilnas garums	-0,15	0,01
Diennakts pieaugums kontroles audzēšanā un		
1) barības izlietojums 1 kg dzīvmasas pieaugumam	-0,73	-0,60
2) vilnas nocirpums	0,17	0,32
3) vilnas garums	-0,20	-0,01
Vilnas nocirpums un		
1) tīršķiedras daudzums	0,74	0,82
2) dzīvmasa	0,10	0,30
3) vilnas biežība	0,20	0,11
4) vilnas smalkums	0,15	0,13
5) vilnas garums	0,55	0,30
6) daudzauglība	-0,50	-0,14
Vilnas smalkums un		
1) vilnas nocirpums	0,16	0,13
2) dzīvmasa	0,20	0,14
3) vilnas biežība	-0,63	-0,60
4) vilnas garums	-0,10	-0,11

veicinās šīs pazīmes uzlabošanu arī nobriedušiem dzīvniekiem. Liela augšanas intensitāte pēc atšķiršanas samazina barības patēriņu 1 kg dzīvmasas pieaugumam. Taču pastāv arī antagonistiskās korelācijas starp vēlamām pazīmēm (vilnas garumu un smalkumu), lai gan ģenētiskās korelācijas starp tām ir vājas.

Selekcijā izmantojamo pazīmju lielais skaits un noskaidrotie ģenētiskie parametri rosina arī aitikopībā lietot selekcijas indeksus. Danlops un Jangs (1960) ieteica šādus ekonomiskos koeficientus indeksā ietvertām pazīmēm:

tīršķiedras daudzumam	4,
vilnas biežībai	1,
vilnas smalkumam	2,
vilnas garumam	1,
dzīvmasai	0,5,
daudzauglībai	20...40.

Dviņu dzimšanas atkārtotamība apstiprināja aitu daudzauglības palielināšanas iespējas ar selekciju (65. tabula). Arī citā eksperimentā izdevies iegūt 148 jērus no 100 aitām salīdzinājumā ar kontroles populāciju, kurā iegūti 120 jēri (Morlijs, 1954).

Dzimušo jēru skaits vēlākos metienos atkarībā no jēru skaita
1. atnešanās reizē (pēc Roepera, 1960)

Aitu vecums (gados)	Aitas, kuras dzemdēja vienu jēru		Aitas, kuras dzemdēja divus		Starpība
	n	\bar{x}	n	\bar{x}	
1	226	1,00	158	2,00	
2	226	1,78	158	1,92	+0,14
3	226	1,87	158	2,01	+0,14
4	123	1,98	105	2,04	+0,06
5	61	1,85	61	1,97	+0,12

Genotipa un vides mijiedarbība aitū audzēšanā pēc literatūras datu analīzes parādīja, ka tai ir maza nozīme aitkopībā (Pani, 1970).

Inbrīdīngā eksperimenti apstiprināja, ka, pieaugot inbrīdīngā koeficientam, jūtami pasliktinās aitū reprodūktīvās īpašības. Uz katru inbrīdīngā pieauguma procentu samazinās atšķirto jēru dzīvmasa un skaits (attiecīgi $-0,120$ un $-0,06$), bet vilnas daudzums un kvalitāte praktiski neizmainās.

Krustošanas eksperimentos konstatēta reprodūktīvo īpašību ievērojama uzlabošanās salīdzinājumā ar tīršķirņu audzēšanu (heterozes norma, %):

Dzimušo jēru skaits	103,2	Dzīvmasa atšķirot	106,6
Atšķirto jēru skaits	114,6	Vilnas nocirpums gadā	114,6
Dviņu procents	103,2	Vilnas garums	130,1

Analoģiski citām dzīvnieku sugām labākus rezultātus iegūst ar trīs šķirņu rotācijas krūstošanu nekā ar parasto divu šķirņu rūpniecisko krūstošanu.

Selekcijas programmas šķirņu izkopšanai pamatvilcienos maz atšķiras no govju un cūku selekcijas programmām un veicamiem pasākumiem.

16.4. ZIRGU SELEKCIJAS ĢENĒTISKIE PAMATI

Mūsu apstākļos zirgkopībā par vadošajām selekcijas pazīmēm uzskata auglību, darba spējas, bet citos apstākļos — reprodūktīvajā zirgkopībā — piena un gaļas reprodūktivitāti. Bez tam arī dzīvnieku lielums un skaistas eksterjera formas vai tips vienmēr atrodas audzētāja redzeslokā.

Ķevju auglība ir ļoti nozīmīga salikta pazīme. Parasti no 100 aplecinātām ķevēm iegūst 60...70 kumeļu. Domājams, ka šī atšķirība saistīta ar 5...7 dienas ilgo meklēšanu un grūtībām precīzi noteikt ovulācijas un lecināšanas momentu. Ja ķēvi aplecina pārāgrī vai ar novēlošanu, tad spermatozoīdi un olšūna pirms satikšanās zaudē apaugļošanās biopotenciālu. Visumā ķevju auglībai ir

Zirgu izlases pazīmju iedzimstamības koeficienti
(vairāku autoru datu apkopojums)

Pazīmes	h^2 (%)
Ķevju auglība	5
Grūsnības ilgums (Arābu šķirnei)	49
Tirasiņu jājamzirgu ātrums	35
Rikšotāju ātrums	37
Rikšotāju soļa garums	56
Auļošanas stils	55
Auļošanas leciena garums	56
Sķēršļu pārvarēšanas stils	71
Eksterjera izmēri:	
1) skausta augstums	81
2) krūšu apkārtmērs	20
3) kājvidus apkārtmērs	20
4) vidukļa slīpais garums	39
Dzīvmasa	27

zema iedzimstamība — ap 5%, kas norāda uz grūtībām to uzlabot ar selekciju. Auglību var palielināt, uzlabojot lecināšanas organizāciju, ķevju ēdināšanas un ekspluatācijas apstākļus.

Pēc izmantošanas un ķermeņa uzbūves pastāv atšķirīgi zirgu tipi (jājamzirgi, rikšotāji, braucamie zirgi un smagie vezumnieki). To darba spēju noteikšanā lieto dažādus kritērijus, galvenokārt kustības veidu un ātrumu, vilkmes spēku un izturību. Taču ir zināms, ka darba spējas ir atkarīgas gan no anatomiski morfoloģiskām un fizioloģiskām īpašībām, kuras determinē poligēnas sistēmas, gan arī no ēdināšanas un turēšanas, treniņa, vecuma, kārtas un citiem faktoriem.

Darba spēju raksturošanā papildus ņem vērā kustības stilu, soļa garumu. Darba spēju rādītājiem ir samērā augsta iedzimstamība (66. tabula).

Ķermeņa daļu samērība, eksterjera izmēri un indeksi ir vairāk vai mazāk saistīti ar zirga darba spējām. Ipašu vērību pelna ekstremitāšu attīstība un locītavu izteiktība, zirga tipa izteiktība, harmoniska ķermeņa uzbūve un enerģisks temperaments. Lai gan ne vienmēr pareizai ķermeņa uzbūvei atbilst labas darba spējas, taču nevar sagaidīt labas darba spējas bez spēcīgas konstitūcijas un visu ķermeņa daļu harmoniskas attīstības. Zirgu tipa izteiktībai ir augsta iedzimstamība — ap 30...40%.

Pazīmju kompleksa vienlaicīgas uzlabošanas iespējas ar selekciju ir atkarīgas no savstarpējām korelācijām. 67. tabulas dati liecina, ka ciešākas savstarpējas korelācijas ir četriem nozīmīgākiem izmēriem — 1., 4., 5., 6., tādēļ tos biežāk izmanto dažāda vecuma un dzimuma dzīvnieku raksturošanā, aprēķinot eksterjera indeksu (izmēru attiecības; %). Dažiem izmēriem ir sakarība ar darba spējām (68. tabula).

Eksterjera izmēru fenotipiskās korelācijas (Svarks, 1978)

Izmēri	1.	2.	3.	4.	5.	6.
1. Skausta augstums	—	0,70	.021	0,56	0,55	0,40
2. Krūšu dziļums			-0,09	0,07	0,37	0,16
3. Krūšu platums				0,51	0,29	0,55
4. Krūšu apkārtmērs					0,37	0,55
5. Vidukļa garums						0,53
6. Kājvidus apkārtmērs						—

Eksterjera izmēru un sporta zirgu darba spēju korelācijas (Birgers, 1956)

Izmēri	Rikšotāju ātrums	Aulekšotāju ātrums (laiks)	Punktu summa šķēršļu pārvarešanai
Skausta augstums	-0,357	0,247	0,262
Krustu augstums	-0,161	—	-0,165
Krūšu platums priekšpusē	—	-0,767	0,227
Vidukļa garums	—	—	-0,168
Kāju garums līdz elkonim	—	—	0,273

Zirgu kustības ātrums cieši korelē ar soļu vai lēcieni biežumu (skaitu):

	Soļos	Aujojot
Fenotipiskās korelācijas	0,31 ... 0,50	0,47 ... 0,64

Zirgu ķermeņa uzbūves tipa un darba spēju uzlabošanai audzētāji lieto attiecīgas pāru atlases un krustošanas metodes.

Inbrīdingu zirgkopībā lieto ļoti piesardzīgi, galvenokārt mēreni radniecisku pārošanu līniju audzēšanā. Ļoti tuvradnieciska pārošana jūtami samazina auglību, vitalitāti un pavājina konstitucionālo izturību, tādēļ, plānojot pāru atlasī, no tās izvairās.

Krustošanas eksperimentu zirgkopībā ir ievērojami mazāk nekā produktīvo lopu audzēšanā. Acīmredzot tas izskaidrojams ar nepieciešamību saglabāt zirgu tipa specifiku un darba spējas. Taču sportisko īpašību uzlabošanai periodiski izmanto šķirņu krustošanu viena tipa robežās, piemēram, krustojot Donas šķirnes vai citu jājamzirgu šķirņu ķēves ar Tirasīņu jājamzirgu ērzējiem. Arī Krievijas rikšotājus ātruma uzlabošanai periodiski krusto ar Amerikas rikšotājiem. Krustojumu ātrumā daļēji izpaužas heteroze (103...105%), kas norāda uz komplementāru neaditīvo gēnu darbību.

Zirgu selekcijas programmu izstrāde pamatvilcienos ir līdzīga citu lauksaimniecības dzīvnieku sugu selekcijas programmu izstrādei.

Erzeļu selekciju paredzēts veikt pakāpeniski trijos etapos:

- 1) ērzelišu izlase un centralizēta izaudzēšana, 20% brāķēšana sakarā ar attīstības kavējumiem;
- 2) pārbaude pēc darba spējām un fenotipa, izbrāķējot pusi;
- 3) pārbaude pēc pācnācējiem, izvēloties ērzeļu tēvus.

Ķēvju brāķēšana ir piesardzīgāka, ar nolūku nodrošināt ataudzēšanu. Darba spēju pārbaudei audzētavās ir vajadzīgi apmācības hipodromi un treneri.

Perspektīvā paredzēts uzlabot gan darba spējas, gan zirgu izmantošanu, pievēršot uzmanību kā saimnieciskam efektam, tā arī cilvēka estētisko vajadzību apmierināšanai.

16.5. PUTNU SELEKCIJAS ĢENĒTISKIE PAMATI

Vistkopība ir vadošā putnkopības nozare mūsu zemē un visā pasaulē, tādēļ šajā nodaļā apskatām galvenokārt vistu ģenētiskās īpatnības un populāciju parametrus.

Padomju Savienībā paredzēta specializēta olu virziena un gaļas virziena vistu šķirņu audzēšana, panākot augstāku dējību — 250 ... 270 olu gadā un gaļas jaunputnu lielāku ātraudzību, t. i., sasniedzot 1,6 ... 1,7 kg dzīvmasu līdz 56 dienu vecumam. Tajā pašā laikā paredzēts 10 olu ražošanai kombinētās spēkbarības izlietojumu samazināt līdz 1,8 kg un mazāk, bet 1 kg dzīvmasas pieaugumam — līdz 2,2 ... 2,5 kg.

Vistu liela vairošanās intensitāte, īss paaudžu intervāls un samērā vienkārša pazīmju mērīšana un novērtēšana pamudināja zinātniekus visai plaši izmantot vistas dažādos ģenētiskos pētījumos, to skaitā arī ģenētikas teorijas un selekcijas indeksu efektivitātes eksperimentālai pārbaudei.

16.5.1. Vistu dējība kā salikta pazīme

Dējība ir vienīgā reproduktīvā īpašība, kuru pakļauj intensīvai selekcijai, kā arī ģenētiskajai un fizioloģiski bioķīmiskai izpētei dažādos eksperimentos. Vistas uzsāk dēt, kad tās sasniegušas vaislas gatavību. Olu ražošana ir ģenētiski determinēts un sarežģīts fizioloģisks process, ko kontrolē neurohormonālā sistēma.

Kā jau zināms, dējībai ir samērā zema iedzimstamība, kas norāda uz aditīvo un neaditīvo gēnu iedarbību un reizē uz lielu paratipisko mainību dažādu neģenētisku faktoru ietekmē. Lielas svārstības dējībā izraisa ēdināšanas un turēšanas, apgaismošanas un apkārtējās temperatūras režīma pārmaiņas.

Efektīvai selekcijai dējības kāpināšanā selekcionāri ievēro dažus fizioloģiskus faktorus (69. tabula), kuri stipri ietekmē gada dējību.

Dažu fizioloģisko faktoru ietekme uz vistu gada ražību
(365 dienās, skaitot no pirmās olas izdēšanas)

Ietekmētājfaktori	Faktora nepilnības	Olu skaits gadā	Par cik olām mazāk faktora nepilnības dēļ
Novēlota vaislas gatavība	Pirmā ola pēc 215. dienas	244,7	- 6,9
Dējības intensitāte	Vienā ciklā 1...2 olas	220,2	-31,4
Ziemas pauze	Ilgāk par 7 dienām	227,4	-24,2
Perēšanas instinkts	Parādās 1. gadā	234,8	-16,8
Dēšanas ilgums gadā	<280 dienām	196,4	-55,2
Ja visi 5 faktori optimāli		251,6	—

Eksperimentos ir noskaidrotas šo faktoru korelācijas ar vistu dējību: dējības ilgums bioloģiskajā gadā 0,73,
dējības cikla garums 0,46.

Bez 69. tabulā minētajiem faktoriem vistu dējību jūtami ietekmē arī spalvu mešanas intensitāte to maiņas periodā. Jo ilgāks spalvu maiņas periods, jo mazāk iegūst olu. Lai sāsinātu spalvu maiņas periodu, ražošanā izmanto vistu īslaicīgu badināšanu vai barībai papildus pievieno jodēta kazeīna preparātu.

Dējējvistu izlases pazīmju iedzimstamības koeficienti ir atšķirīgi (70. tabula). Lai gan fizioloģiskajiem parametriem ir samērā zema iedzimstamība, to savstarpējās korelācijas uzlabo gada dējību.

Izlasot vaislai, selekcijas efekta palielināšanas nolūkā līdztekus īpatnā paša ražībai ievēro arī ģimenes vidējo un veic pārbaudi pēc pēcnācēju labuma.

Perēšanas instinkts, kā noskaidrojies, ir ar dzimumu saistīta recesīva pazīme, resp., tas iedzimst no tēva puses, jo vīrišķais dzimums ir homogametisks. Uz tā pamata Jamašina (1958) Japānā veica oriģinālu izlasi: gaiļiem injicēja hormonu prolaktīnu un pēc tam brāķēja visus gaiļus, kuriem parādījās perēšanas instinkts. Vaislai izmantoja tikai tos gaiļus, kam šis instinkts neparādījās. Rezul-

Dējējvistu izlases pazīmju iedzimstamības koeficienti

Pazīmes	$h^2(\%)$	Pazīmes	$h^2(\%)$
Vaislas gatavība	30	Olas masas / vistas dzīvmasas in-	51
Dējības intensitāte	22	dekss	
Perēšanas instinkts	20	Dzīvmasa 6 mēn. vecumā	50
Gada dējība	34	Dzīvmasa pieaugušām vistām	55
Sķilšanās	12	Vidējā olas masa	60
		Vistu saglabāšana 1. gadā	10

Olu kvalitātes raksturīgo pazīmju iedzimstamība

Pazīmes	$h^2(\%)$	Pazīmes	$h^2(\%)$
Olu forma	27	Baltuma indekss	59
Čaumalas stiprums	57	Baltuma augstums (Hau vienības)	50
Čaumalas krāsa	30	Baltuma dziļums	40
Čaumalas blīvums	45	Čaumalas deformācijas	37

tātā pēc trim paaudzēm pārējo vīstu daudzums samazinājās no 83% līdz 3,8%.

Pazīmju atkārtojamība zināmā mērā atvieglo selekcionāru darbu. Vīstu dējība pirmajos trīs mēnešos cieši korelē ar gada dējību (0,8...0,9). Tādēļ jau pēc trīs mēnešu dējības var veikt agrīno izlasi un prognozēt putnu ražotspēju. Augsta atkārtojamība piemīt arī citām izlases pazīmēm. Olu masai, olu formai (platuma / garuma indekss), baltuma masai atkārtojamība $>0,8$, bet čaumalas masai un biežumam tā svārstās no 0,6 līdz 0,8. Tas nozīmē, ka šīm pazīmēm selekcionāri var izdarīt vairākus atkārtotus mērījumus īsā laika posmā un aprēķināt vidējos parametrus kā izlases kritēriju.

Mūsdienų putnkopībā arvien lielāku uzmanību pievērš olu kvalitātes uzlabošanai. Visām kvalitatīvajām īpašībām ir augsta iedzimstamība (71. tabula), kas veicina to ātru uzlabošanu ar selekciju. Lai gan čaumalas krāsa neietekmē olu barotārvērtību, tomēr patērētāji izvēlas vai nu brūnās, vai baltās olas.

Kā jau teikts, daudzmerķu selekcijā liela nozīme ir pazīmju savstarpējai korelācijai (72. tabula). Negatīvas korelācijas norāda uz to, ka, palielinot vīstu dējību, var sagaidīt olu kvalitātes daļēju pasliktināšanos. Ciešas pozitīvas korelācijas rāda iespējas vienlaicīgi uzlabot vairākas pazīmes.

Dudzmerķu selekcija ir atkarīga galvenokārt no pazīmju ģenētiskajām korelācijām (73. tabula).

72. tabula

Dējējvīstu pazīmju fenotipiskās korelācijas

Korelējošās pazīmes	$r_p(\%)$	Korelējošās pazīmes	$r_p(\%)$
Gada dējība un		Vidējā olas masa un	
1) čaumalas biežums	-0,02	1) vaišļas gatavības vecums	-0,47
2) sauses saturs baltumā	-0,15	2) čaumalas krāsa	-0,50
3) baltuma indekss	0,38	3) čaumalas biežums	0,14
4) olbaltumvielu saturs asinīs	0,54	4) vīstas dzīvmasa	0,50
Čaumalas biežums un		5) baltuma indekss	0,02
1) olu blīvums	0,90	Olu blīvums un olu deformācijas	0,80
2) olu deformācijas	0,60		

Vistu izlases pazīmju
ģenētiskās korelācijas koeficienti

Korelējošās pazīmes	r_g (%)
Gada dējība un	
1) vidējā olas masa	-25 ... -50
2) vistas dzīvmasa	-20 ... -60
3) vaislas gatavības vecums	-15 ... -50
4) šķilšanās	-20 ... -30
5) barības izlietojums	-50 ... -100
Vidējā olas masa un	
1) dzīvmasa	20 ... 60
2) čaumalas plaisas	10 ... -40
3) barības izlietojums	60 ... 20
4) šķilšanās	-20 ... -40

Daudzos gadījumos pastāv negatīvas korelācijas, piemēram, starp gada dējību un vidējo olas masu, dējību un dzīvmasu. Šādas antagoniskās korelācijas var apgrūtināt daudzmerķu selekciju, tādēļ jāizmanto selekcijas indeksi.

16.5.2. Vistu gaļas produktivitātes pazīmes

Vistu gaļas produktivitāte ir pazīmju komplekss, kura komponentiem ir nevienādi iedzimstamības koeficienti (74. tabula).

74. tabulā minēto raksturīgo pazīmju augsta iedzimstamība apstiprina iespēju jau jaunputniem veikt fenotipisku izlasi, panākot vēlamo īpašību uzlabojumu tuvākajās paaudzēs. Izlases darbu sekmē arī šo pazīmju ciešas korelācijas (75. tabula).

Īpašu interesi izraisa iespējas izmantot pundurainības ģēnu (dw), lai samazinātu pieaugušo vaislas putnu dzīvmasu un ražotu labus broilerus. Pundurvistām nepieciešams par 25...30% mazāk barības, kā arī mazāk telpu mātišu ganāmpulka uzturēšanai, tādē-

74. tabula

Vistu gaļas produktivitātes raksturīgo pazīmju iedzimstamības koeficienti
(vairāku autoru datu apkopojums)

Pazīmes	h^2 (%)	Pazīmes	h^2 (%)
Dzīvmasa 56 dienās	50	Krūšu leņķis liemenim	55
Kautmasa	45	Krūšu kaula garums	35
Kautiznākums (%)	37	Krūšu muskuļa biezums	60
Krūšu leņķis jaunputniem	38	Krūšu platums	46

Vaislas jaunputnu pazīmju savstarpējās korelācijas (%)
(Steinars, 1973)

Korelējošās pazīmes	r_g	r_p	Korelējošās pazīmes	r_g	r_p
Dzīvmasa un			Kautmasa un		
1) kautmasa	78	91	1) krūšu platums	67	53
2) krūšu leņķis	38	39	2) krūšu muskuļa biezums	76	61
3) krūšu muskuļa biezums	65	55	3) krūšu kaula garums	74	67
4) krūšu kaula garums	69	65	4) krūšu platums	72	63
5) krūšu platums	64	59	Krūšu leņķis liemenim un		
Jaunputnu krūšu leņķis un			1) krūšu muskuļa biezums	75	66
liemeņa			2) krūšu kaula garums	62	38
1) krūšu leņķis	40	50	3) krūšu platums	48	43
2) krūšu muskuļa biezums	46	43	Krūšu kaula garums un krūšu	65	59
3) krūšu kaula garums	12	25	platums		
4) krūšu platums	16	28			

jādi iespējams samazināt broileru ražošanas izmaksas par 10%. Pundurainība ir recesīva, ar dzimumu saistīta īpašība, kas iedzimst pēc Mendēļa likumiem. Taču, pundurvistas (*dw*) audzējot, ir grūti sasniegt augstu dējību, jo *dw* gēns to pazemina par 8...13% un gada dējība ir 150...180 olas.

Lai atvieglotu cāļu šķirošanu pēc dzimuma, ģenētiķi ierosināja autosekso krosu audzēšanu, kad dažāda dzimuma cāļi atšķiras pēc apspalvojuma krāsas. Piemēram, ja zeltainas spalvas krāsa ir recesīva (*s*), bet sudrabaina ir dominanta (*S*) pazīme, tad šķirņu krustojšanās rezultātā iegūst attiecīgus krosus:

Zeltainās (<i>ss</i>)	Sudrabainās (<i>SS</i>)	Krosi (<i>Ss</i>) ar zeltainām spalvām
Rodailendas	×	Baltais Susekss → Legbara,
Ņūhempšīras	×	Baltais Susekss → Kembara,
Brūnās Leghornas	×	Baltais Susekss → Redbara.

Vistiņām jau pēc šķilšanās mugura ir tumšākā krāsā. Analogiski var iegūt autosekso krosus, krustojot pigmentētas spalvas krāsas (*b*) šķirnes ar svitrainā dominantā tipa (*B*) šķirnēm:

Brūnās Leghornas	×	Svitrainās Plimutrokas	→	Flaura,
Melnās Leghornas	×	Svitrainās Plimutrokas	→	Jarhoma.

Autosekso jeb dzimumiezīmēto vistiņu atdališana no gailiņiem pēc spalvas krāsas dod iespēju iegūt izlīdzinātākas broileru liemeņu partijas un realizēt tos jau 52 dienu vecumā. Taču broileru rūpniecībā šādu autosekso līniju nav sakarā ar tumšiem spalvu kātiem ādā, kas bojā liemeņu izskatu.

Vistu audzēšanā ļoti plaši lieto dažādas **krustojšanas metodes heterozes izraisīšanai**. Atsevišķās zemēs vaislas putni sastāda tikai 10...20%, bet dažāda tipa hibrīdi 80...90%. Par heterozes efektu

Ģenētiskā determinācija un heterozes efekts

Izslases pazīmes	Determinācijas loma		Iedzīstamība	Izraisītā	
	aditīvā	neaditīvā		inbred-depresija	heteroze
Dējība	Maza	Liela	Zema	Liela	Liela
Putnu izdzīvotība	Maza	Liela	Zema	Liela	Liela
Dzīvmasa	Liela	Maza	Augsta	Maza	Maza
Olu masa un kvalitāte	Liela	Maza	Augsta	Maza	Maza

77. tabula

Dažādu pazīmju heterozes efekts (%) (Kolstads, 1973)

Vistu pazīmes	Autbredlīniju krosi	Inbredlīniju krosi	Topkrosi (inbredtēviņi × autbredās mātītes)
Šķilšanās	107,6	112,7	101,6
Krišanas samazināšanās	151,8	136,4	138,2
Dzīvmasa 8 mēn. vecumā	106,3	106,3	106,5
Dējības intensitāte	107,6	110,1	111,3
Dējība pēc sākotnējās vistas	115,0	111,8	114,2
Vidējā olas masa	101,7	101,1	101,0
Baltuma augstums	100,5	100,4	100,7

dažādu šķirņu krustošanas rezultātā liecina atšķirīgi dati, kuri iegūti, lietojot topkrosu, periodisku selekciju vai reciproku periodisku selekciju. Ar šādu krustošānu noskaidro arī vispārīgo un specifisko kombinatīvo spēju.

Dažādu pazīmju reakciju uz inbrīdingu un hibridizāciju atspoguļo 76. tabulas dati.

Ilustrācijai 77. tabulā apkopoti eksperimentu dati par heterozes vidējo lielumu dažādām pazīmēm.

Taču arī vistām, līdzīgi kā cūkām, inbredlīniju hibrīdi uzrādījuši sliktāku produktivitāti nekā autbredlīniju hibrīdi (78. tabula).

Kā rāda 78. tabulas dati, reprodktīvās īpašības inbredlīniju hibrīdiem ir sliktākas nekā autbredlīniju hibrīdiem. Dotajā eksperimentā topkrosa rezultāti izrādījušies vissliktākie, un acīmredzot putnkopībā tiem nav perspektīvas.

Specifiskā kombinatīvā spēja spilgtāk parādās vaislas gatavības vecumā nekā dējības intensitātē un dzīvmasā (79. tabula). Vispār efektīvākai krustošānai ir vajadzīga reciprokā periodiskā selekcija.

Broileru ražošanas pilnīgi balstās uz dažādu šķirņu un līniju hibridu audzēšanu. Plaši par tēvu līnijām izmanto Korniša šķirni, bet par māšu līnijām — Balto Plimutrokas šķirni. Lai paaugstinātu heterozes efektivitāti, lielāka uzmanība jāvelta tēvu un māšu līniju spilgti diferencēto īpašību izveidošanai ar selekciju. Māšu līnijām

Neradniecisko liniju un inbredliniju hibrīdu salīdzinājums

Pazīmes	Autbredliniju krosi	Inbredliniju hibrīdi	Starpība
Šķilšanās (%)	76,6±3,6	67,5±2,6	-9,1
Krišana 1...20 ned. vecumā (%)	4,0±0,8	9,6±1,5	+5,6
Krišana 21...72 ned. vecumā (%)	16,1±2,7	17,6±4,1	+1,5
Dzimumbriedums (dienās)	179,3±1,7	182,5±2,4	+3,2
Dzīvmasa (kg)	2,03±0,03	1,87±0,02	-0,16
Dējības intensitāte (%)	74,9±1,2	75,0±0,9	+0,1
Dējība pēc sākotnējās vistas	251,9±3,7	250,9±4,0	-1
Vidējā olas masa (g)	60,0±0,5	57,2±0,3	-2,8
Baltuma augstums (Hau vien.)	84,2±0,6	83,9±0,6	+0,3

79. tabula

Liniju saderībai raksturīgie dispersijas komponenti (%)

Variēšanas avoti	Vaislas gatavība	Dzīvmasa	Dējības intensitāte
Vispārīgā kombinatīvā spēja	13,11	19,92	7,13
Specifiskā kombinatīvā spēja	9,91	7,02	3,44
Hibrīdu grupām	76,98	73,06	89,43

jāizkopj augstāka dējība, šķilšanās, dējības ilgums, vitalitāte, bet tēvu linijām — cāļu ātraudzība, labi izteiktas gaļas formas, gaļas kvalitāte un barības izmantošana, kā arī gaiļu dzimumaktivitāte un apaugļošanas spēja.

Mūsu republikā broileru ieguvei audzē krosu Broiler 6, kura cāļiem — vīstiņām un gailīšiem — spārni apspalvojas atšķirīgi. Tā ir ar dzimumu saistītā pazīme. Ja gailus no agrinās apspalvošanās linijas, kuras genotips ir *kk*, krusto ar vēlas apspalvošanās vistām (*K*), tad no autoseksajiem pēcnācējiem gailīšiem (*Kk*) spārni apspalvojas vēlāk, bet vīstiņām (*k*) — jau vienas diennakts vecumā.

Tieši vistkopībā izdevies pilnīgāk noskaidrot un pierādīt iedzimstošo rezistenci pret slimībām (80. tabula).

No Čempiona datiem var secināt, ka rezistencei ir poligēna daba un intermediāra iedzimšana. Arī Kritendens publicējis analogiskus pārliecinošus datus par vistu rezistenci pret limfocīdo leikozi un Mareka slimību.

Izrādās, ka dažos gadījumos vistām labi izpaužas māšu jeb citoplazmatiskā iedzimtība, kad pa mātes liniju putniem iedzimst vispārīgā vitalitāte, labāka šķilšanās, jaunputnu un pieaugušo putnu dzīvotspēja līdzīgos ēdināšanas un turešanas apstākļos. Dzīvotspējīgāki putni reizē ir arī produktīvāki, ar augstāku dējību. Dikersons (1968) ierosināja šo īpašību uzlabošanai izmantot ģimeņu izlasi jeb sibu selekciju.

Vistu iedzimstošā rezistence pret kokcidiozi
(Cempions, 1954)

Cāļu vecāku formas	Izdzīvotība līdz 10. dienai pēc inficēšanas (%)
Rezistentā linija (R)	60,0
Uzņēmīgā linija (S)	12,1
F_1 hibridi (R×S)	33,3
F_B pēcnācēji (F_1 ×R)	48,5
F_B pēcnācēji (F_1 ×S)	25,2
Kontroles ganāmpulks	32,5

Daudzos eksperimentos ir pierādīta genotipa un vides mijiedarbības loma, novērtējot līdzīga genotipa putnu ciltsvērtību dažādos vides apstākļos. Pazīmēm ar augstu iedzimstamību putnu rangi dažādos apstākļos praktiski nemainījās. Turpreti zemas iedzimstamības pazīmēm parasti novēro lielāku putnu rangu maiņu (pēc šķilšanās, dējības u. c.). Tas nozīmē, ka gaiļi pēc pēcnācējiem jāpārbauda un jānovērtē vairākās saimniecībās (fermās) vienlaicīgi. Vēlams vecāku izlasi veikt tādos pašos apstākļos, kādos izmantos to pēcnācējus.

Dikersons (1962), apkopojot selekcijas teorijas atzinumu pareizības pārbaudes rezultātus, secināja, ka ilgstošā izlasē, kuras nolūks sasniegt vairākus mērķus, faktiski iegūtie rezultāti ir zemāki par teorētiski sagaidāmiem. To viņš izskaidro ar homeostāzes traucējumiem un negatīvas korelācijas rašanos starp dažādiem produktivitātes komponentiem.

Noslēgumā var teikt, ka putni ir ļoti labs objekts populāciju ģenētikas teorijas eksperimentālai pārbaudei. Līdzās populāciju ģenētiski statistiskajai analīzei turpmāk ir nepieciešams paplašināt pētījumus par produktīvo un reproduktīvo īpašību fizioloģiski bioķīmisko dabu, resp., dažādu hormonu, fermentu un olbaltumvielu polimorfo sistēmu sakarību ar vistu saimnieciski nozīmīgākām īpašībām. Tas palīdzēs dziļāk izprast dažādu šķirņu un liniju saderību, inbredpresijas un heterozes dabu un tās prognozēšanas iespējas.

17. Evolūcijas ģenētiskie pamati

Evolūcija ir organiskās pasaules vēsturiskās attīstības process, resp., organismu formu un eksistences veidu izmaiņas, kuru rezultātā pēcteču paaudzes atšķiras no senčiem.

C. Darvins savā darbā «Sugu izcelšanās» par nozīmīgākiem evolūcijas faktoriem uzskatīja iedzimtību, mainību un izlasi. Ģenētiskajiem procesiem viņš piešķīra galveno lomu, tomēr nespēja to nopamatot detalizēti. Vēlāk to noskaidroja un pamatoja ģenētiķi. Taču Darvina mācība deva pamatu organiskās pasaules evolūcijas teorijas tālākai attīstībai.

Mūsdienu bioloģijā izšķir sugu (populāciju) evolūcijas procesus jeb mikroevolūciju un augstāko taksonu (ģinšu, dzimtu utt.) evolūciju — makroevolūciju. Evolūcijas procesus pēta molekulārajā, ontogēnētiskajā, populāciju (sugu) un pat biocenožu līmenī. Šajā nodaļā galvenā uzmanība ir veltīta ģenētisko mehānismu (sistēmu) un sugu evolūcijai.

Populāciju evolūcijas ģenētisko pamatojumu izstrādē lielu ieguldījumu ir devuši mūsu zemes zinātnieki S. Cetverikovs, N. Timofejevs-Resovskis, I. Šmalhauzens, kā arī ārzemju zinātnieki R. Fišers, S. Raits, T. Dobžanskis, Dž. Holdeins u. c. Pierādīts, ka mainības pirmavots ir mutācijas, kas ilgstoši saglabājas aplēptā stāvoklī diploidālos organismos un veido ģenētiskās mainības rezervi. Ģenētiskās rekombinācijas mežozē nodrošina jaunas gēnu kombinācijas un indivīdu daudzveidību populācijās. To papildina starppopulāciju gēnu plūsmas jeb migrācijas un daļēji arī gēnu dreifs. Kopumā tas viss dod materiālu dabiskajai izlasei.

Evolūcijas ģenētika pēta galvenokārt iedzimtības un mainības materiālo struktūru pārmaiņas, kā arī ģenētisko procesu lomu populācijās.

17.1. ĢENĒTISKO MEHĀNISMU EVOLŪCIJA

Shematiski ģenētisko mehānismu struktūras pārmaiņas (93. att.) var iedalīt vairākos posmos: prokariotu DNS un RNS izveidošanās, hromosomu izveidošanās un nodalīšanās kodolā, šūnu pašregulēšanās sistēmu izveidošanās, gametiskā vairošanās, kas saglabā diploidālo organismu relatīvo pastāvību un mainību. Pakāpeniski sugām izveidojās specifiskas ģenētiskās sistēmas jeb ģenētiskā materiāla organizācijas un iedzimšanas veidi prokariotiem un eikariotiem organismiem, kas determinē līdzsvaru starp gēnu pārmaiņām un rekombinācijām, gēnu kombināciju daudzumu un tipus (Darlington, 1939). Šo sistēmu evolūcija pilnveidoja ģenētisko mainību.

Ģenētisko sistēmu raksturo vairāki faktori: reproducēšanās veids, hromosomu struktūras organizācija (saistības grupas un hromosomu specializācija), hromosomu cikli mejozē, rekombinācijas indekss un hromosomu polimorfisma izveidošanās, populāciju dinamikas tips (skaitliskais lielums, dzimumu skaitliskās attiecības, panmiksijas pakāpe). Ģenētiskās sistēmas un tās komponenti nosaka populācijas eksistences un evolūcijas iespējas. Jebkura ģenētiska sistēma ir ģenētiski nosacīta. Ģenētiskās sistēmas attīstījās pakāpeniski, un dažādos organiskās pasaules evolūcijas posmos tās bija būtiski atšķirīgas.



93. att. Ģenētisko mehānismu attīstība evolūcijas gaitā.

Attīstoties molekulārajai ģenētikai, kļuva skaidrs, ka ģenētiskais kods, kas nosaka aminoskābju secību olbaltumvielu molekulā, visiem organismiem — no zemākajiem līdz augstākajiem — ir universāls un nodrošina dzīvās dabas vienotību. Šāda vienotība izpaužas nukleīnskābju līdzīgā lineārā struktūrā, analogiskā replikācijā transkripcijā, gēnu mutācijās. Evolūcijas gaitā tomēr notikušas kvantitatīvas izmaiņas. Augstākajiem organismiem ir apmēram desmitreiz lielāks DNS daudzums, resp., gēnu skaits, galvenokārt uz atkārtotumu pamata, kas garantē gēnu sistēmu darbības drošumu. Piemēram, zarnu nūjiņas šūnā ir $4 \cdot 10^6$ nukleotīdu pāru, bet zīdītāju šūnā $4,7 \cdot 10^9 \dots 5,6 \cdot 10^9$ nukleotīdu pāru.

Minētā ģenētisko struktūru līdzība izskaidrojama ar visu organismu kopīgo izcelšanos un to radniecību, kā arī ar dažādu orgānu analogiskām funkcijām. Piemēram, visiem mugurkaulniekiem ir līdzīgas kustību orgānu funkcijas, un tās parādās jau ontogēnēzē.

Evolūcijas pirmsākumu devusi tādu organisko makromolekulu izveidošanās, kuras spēj pašreproducēties un regulēt dzīvības funkcijas.

Prokariotiem šūnās atrodas DNS un RNS molekulas, kuras vēl nav saistītas ar histoniem. Nukleīnskābju pavedienos lineāri novie-

totiem iecirkņiem — gēniem — ir optimāli apstākļi bioloģisko procesu (sintēzes, noārdīšanas) intensīvas norises regulēšanai.

Eikariotiem organismiem (kuriem ir īstais kodols) DNS, saistīties ar histoniem, izveido hromosomas kā saistīto gēnu stabili sistēmu. Tām ir liela priekšrocība, jo, reproducējoties hromosomām, ģenētiskā materiāla (informācijas) zuduma risks ir minimāls.

Darlingtona (1958) grāmatā «Ģenētisko sistēmu evolūcija» īpaši pasvītro, ka katrā organismu grupā iedzimtība, mainība, vairošanās veidi un krustošanās regulēšana atrodas savstarpējā sakarībā. Tās veido ģenētiskās sistēmas, kas ievērojami atšķiras dažādu grupu organismiem. Ģenētiskā materiāla organizācija ir nesaraucjami saistīta ar organismu vairošanās veidu. Dzimumprocesa izveidošanos uzskata par revolucionāru soli ģenētisko sistēmu attīstībā.

Konstatēts, ka kodola jeb hromosomālajai iedzimtībai ir vadošā nozīme evolūcijā, bet citoplazmatiskajai — tikai pakārtota. Augstākajiem organismiem zināms pavisam maz pazīmju, kuras determinē citoplazmatiskie gēni. Citoplazmatiskajai iedzimtībai raksturīgs arī tas, ka šūnu attīstība un iedzimtības materiāla reproducēšana notiek vienā laikā, tādēļ pastāv iespējas zaudēt dažas ģenētiskās struktūras, šūnām daloties. Turpretī hromosomu izveidošanās un mitoze nodrošināja šūnu attīstības un ģenētiskā materiāla reproducēšanas tempu sinhronizāciju, kā arī tā pareizu sadalīšanos meitšūnās bez zudumiem. Gēnu lineārais izvietojums nodrošināja daudzu bioloģisko reakciju vienlaicīgu norisi, it īpaši to, kas saistītas ar DNS un RNS precīzu un ātru sintēzi. Vienlaicīgi notika arī hromosomu diferenciēšanās un specializācija.

Dzimumprocess, pateicoties hromosomu rekombinācijām mejozē un to gadījuma sadalei gametās, radija indivīdu daudzveidību populācijās. Turpretī baktēriju konjugācijas procesā ir iespējama tikai daļēja un samērā lēna ģenētiskā materiāla nomaiņa. Baktēriju haploīdija ļauj ātri konstatēt radušās mutācijas. Haploīdiem ir ierobežotas iespējas mutāto gēnu uzkrāšanai, resp., iedzimstošās mainības rezervju izveidošanai.

Augstākajos organismos, kā zināms, mejoze izpilda divējādu funkciju: alēlo gēnu sadali dažādās gametās (gametu tīrība) un krustmiju jeb homologisko hromosomu iecirkņu savstarpēju apmaiņu. Organismu diplofāzi arī var uzskatīt par nozīmīgu ģenētisko sistēmu evolūcijas posmu. Ilgstošajā diplofāzē var uzkrāties recesīvie gēni, kuri, fenotipiski neizpaužoties, izveido ģenētiskās mainības rezervi — sugu evolūcijas pamatu.

Diploīdija izveidojās evolūcijas gaitā un kā progresīvākā forma kļuva par normu augstākajiem augiem un dzīvniekiem. Pēc apaugļošanās izveidotajai zīgotai ar diploīdālo hromosomu skaitu ($2n$) ir vairākas priekšrocības salīdzinājumā ar haploīdālajiem organismiem. Haploīdi ir ļoti atkarīgi no kaitīgām mutācijām, bet diploīdālajiem organismiem saglabājas stabils stāvoklis. Tiem var rasties jaunas gēnu kombinācijas un indivīdu dažādība, heterozigotām palielinās izdzīvotība un vitalitāte. Homozigotām šūnās ir divas alēles, un to aditīvā darbība ir spēcīgāka nekā vienai alēlei. Diploīdiem arī

ģenētiskais potenciāls izmantojas efektīvāk un pastāv iespējas somatisko šūnu diferencēšanās procesiem.

Poliploīdijai ir liela nozīme augu evolūcijā. Poliploīdi ir izturīgāki pret jonizējošo starojumu, tādēļ mazāk rodas hromosomu aberāciju un DNS sintēzes kļūdu. Hromosomu diferencēšanās eihromatīna un heterohromatīna zonās, to despiralizācija un spiralizācija mitotiskajā šūnu ciklā savukārt nodrošina ģenētisko sistēmu stabilitāti un aktīvu darbību atsevišķos audos dažādos ontogēnēzes periodos.

Ģenētiskais polimorfisms, kas pakāpeniski izveidojās evolūcijas gaitā, ir saistīts ar multiplo alēlismu un hromosomu polimorfismu, resp., to struktūras un skaita mainību. Ģenētiskais polimorfisms paplašināja populāciju genofondu un to indivīdu mainību kā pamatu evolūcijai.

Arī gēna jēdziens vēsturiski mainījās. Sākumā runāja par ģenētisko faktoru diskrēto stāvokli. Tad pierādīja gēnu lokalizāciju hromosomās lineārā kārtībā. Vēlāk noskaidroja gēnu ķīmisko dabu un darbību. Tagad pēta gēnu izdalīšanu, sintēzi un ģenētisko inženieriju.

Jāpasvītro, ka evolūcijas pamatu veido mutācijas kā ģenētiskās mainības pirmavots. Visas mutācijas ir saistītas ar ģenētisko sistēmu pārkārtojumiem un indivīdu genotipu pārmaiņām. Evolūciju var uzskatīt par vienu genotipu nepārtrauktu nomaīņu ar citiem genotipiem. Genotipu skaitliskās attiecības maiņa nosaka populāciju ģenētiskās struktūras dinamiku.

Genotipu pārmaiņas rezultātā mainās ontogēnēze jeb individuālā attīstība. Dabiskā izlase saglabā dotajai videi piemērotākos genotipus (fenotipus), un tādējādi paaudžu mijā pakāpeniski notiek populāciju evolūcija.

Evolūcijas procesu izpratne palīdz mērķtiecīgi vadīt lauksaimniecības dzīvnieku un augu šķirņu mainību vēlamā virzienā. Balstoties uz evolūcijas teoriju, var regulēt biocenozes un ekoloģiskās vides attīstību, lai palielinātu mūsu planētas Zemes produktivitāti. Bez šaubām, ģenētisko mehānismu evolūcija reizē ir visas dzīvās dabas evolūcijas elementārais pamats.

Ģenētiskās informācijas realizēšana notiek indivīda attīstības procesā. Sejt darbojas pašregulējamās gēnu hierarhiskās sistēmas, nodrošinot īpašību un pazīmju saskanīgu veidošanos laikā un telpā. Rezultātā rodas organisma adaptīvās pārmaiņas. Taču šīs pārmaiņas ne vienmēr ir progresīvas. Piemērojoties mainīgajiem vides apstākļiem, progresīvās pārmaiņas dažkārt reducējas, pakāpeniski izzūd nevajadzīgās morfoloģiskās īpašības un paliek rudimenti. Veidojas jaunas organismu formas. Evolūcijas gaitā arvien sarežģītāks un stabilāks kļūst ceļš no gēna uz pazīmi, no genotipa uz fenotipu.

Dabiskā izlase iedarbojas uz fenotipiem dažādos ontogēnēzes posmos gan embrionālajā, gan pēcembrionālajā laikā. Radušās indivīdu reakcijas normas uz dotajiem vides apstākļiem kļūst par populācijas adaptīvajām formām.

17.2. POPULĀCIJU ĢENĒTISKĀ SASTĀVA DINAMIKAS FAKTORI

Mutācijas ir ģenētiskās mainības pirmavots. Domājams, ka gēnu regulator sistēmas ir vairāk pakļautas dabiskās izlases virzītājspēkam nekā struktūrgēnu sistēmas. Tādēļ morfoloģiskās evolūcijas tempus saista ar gēnu regulator sistēmu izmaiņām. Mainoties gēnu ekspresijas laikam un sintezēto vienādo olbaltumvielu daudzumam, varēja rasties liela organismu daudzveidība pēc dažādām pazīmēm. Šādā daudzveidībā vieni organismi bija piemērotāki par citiem, un tas pavēra plašas iespējas dabiskajai izlasei.

Regulatorgēnu mutācijas var rasties, vai nu mainoties nukleotīdu secībai hromosomas pavedienā, vai starphromosomālas pārveides rezultātā, vai pārkārtojoties struktūrgēniem (cistroniem) no vienas regulācijas grupas citā grupā. Dažādu mutāciju tipu nozīme evolūcijā ir atšķirīga. Struktūrgēnos visbiežāk rodas nukleotīdu maiņa (transversijas, tranzīcijas) un duplikācijas, bet iestarpinājumiem un delecijām ir mazāka nozīme evolūcijā. Turpretī regulatorgēnos evolūcijas gaitā, iespējams, notikušas galvenokārt hromosomu un starphromosomu pārveides.

Gēnu plūsmas starp blakuspopulācijām var ievērojami paplašināt to genofondus un izraisīt indivīdu lielāku dažādību, dodot materiālu dabiskajai izlasei vai nodrošinot populācijai iespējas piemēroties atšķirīgajiem vides apstākļiem. Mutāciju un gēnu plūsmas līdzsvaršanas rezultātā var ilgstoši saglabāties ģenētiskais polimorfisms, kas arī paplašina populācijas piemērošanās spējas.

Kaut gan atsevišķo gēnu mutācijas rodas samērā reti, kopējais dažādu mutāciju daudzums var būt pietiekami liels, atrodoties apslēptā stāvoklī heterozigotām. Katrā paaudzē genofonds var papildināties ar divām jaunām mutācijām.

Tomēr jaunas mutācijas izplatība populācijas genofondā atkarīga ne tikai no atsevišķo lokusu mutāciju biežuma, bet arī no tās ietekmes uz īpatņa dzīvotspēju un auglību. Jebkura no jauna radusies mutācija izraisa pārmaiņas visā genotipa sistēmā, vairāk vai mazāk traucējot ontogēneses normālu norisi un pārveidojot fenotipu. Tāpēc sākumā šīs mutācijas gandrīz vienmēr izrādās kaitīgas. Tikai retos gadījumos rodas lietderīgas pārmaiņas un tās kļūst derīgas sugai.

Palielinoties mutāciju biežumam populācijā, tās var izskaldīties homozigotiskā stāvoklī. Jo mazāka populācija, jo lielāka ir heterozigotisko īpatņu krustošanās varbūtība.

Lielā populācijā ir nepieciešams ilgāks laiks attiecīgā mutāciju biežuma sasniegšanai, un mutantie fenotipi parādās vēlāk. Mutantās formas vienmēr ir pakļautas dabiskajai izlasei. Dažas recesīvas mutācijas var būt pakļautas izlasei jau heterozigotiskā stāvoklī.

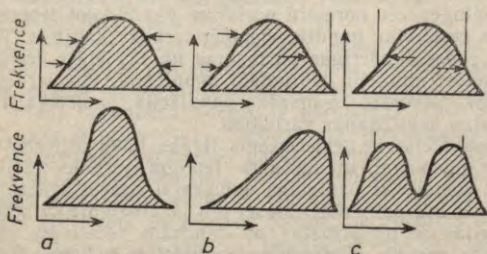
Populācijas ir piesātinātas ar daudzām recesīvām mutācijām, kuru biežums mainās atkarībā no populācijas lieluma, ārējās vides apstākļiem un mutāciju procesa tempa.

Pētot dabiskas drozofilu populācijas, S. Četverikovs konstatēja to augsto piesātinātību ar dažādām mutācijām heterozigotiskā

stāvoklī. Reizē ar to panmiktiskajā populācijā starp populācijas locekļiem pastāvīgi notiek brīvā krustošanās un ģenētiskās informācijas apmaiņa, kas nodrošina tai stabilu eksistenci. Jau 1926. gadā S. Četverikovs rakstīja: «Sugas īpatņu kopa brīvas krustošanās apstākļos ir stabils agregāts, kurā tieši šie brīvās krustošanās apstākļi ir aparāts, kas stabilizē tā sastāvā ietilpstošo alēlomorfo pāru attiecības (Hārdija un Pirsona likumi).» Vēlāk procesus, kas populācijai nodrošina spēju saglabāt savu struktūru, reaģējot uz vides faktoru iedarbību, nosauca par ģenētisko homeostāzi (I. Lernalers, 1950). Heterozigotība ir viens no galvenajiem homeostāzes mehānismiem. To nosaka arī populāciju ģenētiskais polimorfisms jeb formu dažādība, kas atvieglo pielāgošanos videi.

Dabiskā izlase ir to īpatņu izdzīvotība, kuru genotipi nodrošina tiem vislielāko piemērotību vides apstākļiem. Dabiskā izlase saglabā un uzkrāj organismam derīgās iedzimstošās pārmaiņas, radot jaunas, pilnīgākas formas, kas pielāgotas videi labāk par citām. Dabiskās izlases darbība attiecināma uz jebkura dzimuma organismiem jebkurā vecumā. Dabiskā izlase notiek sekmīgāk plaši izplatītām sugām, kurām daudz īpatņu. Protams, organisma pielāgotībai ir relatīvs raksturs, t. i., organisms pielāgojas dzīvei noteiktā vidē. Organisms, kas neatbilst dotajiem apstākļiem vai atbilst mazāk nekā citi, iet bojā, neatstājot pēcnācējus.

Pastāv trīs izlases veidi: stabilizējošā, virzošā un disruptīvā izlase (94. att.). Stabilizējošā izlase pēc noteiktas pazīmes vai pazīmju kompleksa ir populāciju modālajam tipam tuvu īpatņu izdzīvošana un savairošanās noturīgos vides apstākļos. No modālā tipa krasi atšķirīgie īpatņi eliminējas. Rezultātā stabilizējošā izlase sekmē populācijas vientipiskuma saglabāšanos paaudžu virknē. Virzošā izlase sekmē tādu formu savairošanos, kurām labāk izteikta kādas kvantitatīvās pazīmes attīstība, daļēji eliminējot vidējo tipu. Rezultātā notiek populācijas vidējā pārmaiņa, neizraisot diverģenci. Disruptīvā izlase notiek tad, kad diviem pretējiem organismu tipiem vienlaicīgi ir labvēlīgi apstākļi. Disruptīvās izlases sekas ir



94. att. Izlases veidi populācijās:

2 — stabilizējošā, b — virzošā, c — disruptīvā; augšā — izlases virzieni, apakšā — izlases rezultāti.

divergence — populāciju sašķelšanās dēļ veidojas divas jaunas populācijas. Dabiskos apstākļos disruptīvā izlase notiek galvenokārt izolācijas rezultātā. Kopumā stabilizējoša, virzoša un disruptīvā izlase raksturo trīs atšķirīgus populācijas stāvokļus: pastāvību un mainību vienā virzienā vai dažādos virzienos.

Izolācijas faktoriem ir liela nozīme sugu evolūcijā. Suga sastāv no populācijām. Ja vienas populācijas īpatņi dažādu iemeslu dēļ pilnīgi vai daļēji pārtrauc gēnu apmaiņu (plūsmu) ar citu populāciju, tad iestājas izolācija. Ja sakaru trūkums turpinās vairākās paaudzēs, bet izlases faktori dažādās populācijās darbojas dažādos virzienos, tad populācija diferencējas. Turpmāk šāda populācija var būt jaunas pasugas sākums, bet izteiktākas diverģences gadījumā — arī jaunas sugas sākums.

Sugas robežas ģenētisko izolāciju var nodrošināt ģeogrāfiski, ekoloģiski un bioloģiski faktori. Ģeogrāfisku izolāciju var radīt kalnu, upju un ūdenstilpju rašanās. Ekoloģiskie faktori — teritoriāli klimatiskie, sezonas klimatiskie u. c. — ir kavējoši šķēršļi brīvai krustošanai. Pie bioloģiskajiem faktoriem, kas kavē brīvu krustošanos, pieder *ģenētiskie* un *fizioloģiskie faktori*. Ģenētiskie šķēršļi biežāk ir tie, kuri traucē mezozes normālu norisi, t. i., poliploidija, hromosomālās pārveides, kodola un citoplazmas nesavienojamība. Katra no minētajām parādībām var ierobežot īpatņu brīvu krustošanos un būt par cēloni hibridu neauglībai. Šīs parādības var ierobežot gēnu brīvu kombinēšanos, t. i., var ierobežot dažādas formas, kuru ietvaros rodas auglīgi pēcnācēji. Populāciju izolācija var notikt etoloģisko faktoru ietekmē, piemēram, jūras zivju nārsts upēs, kurās tās piedzimušas, vaislinieku nosacījuma refleksi — sezonālā dzimumaktivitāte, pārošanās izvēlīgums u. c. Daži gaiļi biežāk pārojas ar noteiktas krāsas vistām, analogiska parādība sastopama arī kukaiņiem.

Organismu grupai norobežojoties no populācijas, palielinās radnieciskas pārošanas un inbredpresijas varbūtība.

Ģenētiskais polimorfisms arī ir adaptācijas mehānisms, kas palīdz saglabāt populāciju kā vienotu sistēmu. Ja heterozigotām ir adaptīvas priekšrocības, tad populācijā rodas līdzsvarots polimorfisms. Klasiskais polimorfisma piemērs ir funkciju sadale starp dažādām sabiedrisko kukaiņu (bišu, skudru, termītu) formām. Tas ir saistīts ar dzimumprocesa un mezozes īpatnībām, un to regulē arī ontogēneses mehānismi. Pēdējos gados atklāts ģenētiskais polimorfisms izofermentos, dažādās olbaltumvielās u. c. Polimorfisma pastāvēšana nepieciešama populācijas eksistencei. Par līdzsvarotu polimorfismu sauc parādību, kad populācijā no paaudzes uz paaudzi reproducējas genotipiski un fenotipiski atšķirīgas īpatņu klases. Dabiskās izlases rezultātā iestājas ģenētiska homeostāze jeb gēna alēļu frekvences pastāvība populācijās. Homeostāzi nodrošina populācijas īpatņu heterozigotība, polimorfisms, kā arī mutatīvās mainības temps un virziens. Tā rezultātā gēnu frekvence atbilst Hārdija—Veinberga vienādojumam.

Evolūcijas procesā izšķir

1) pazīmju attālināšanos jeb diverģenci, kad starp sugām un to kopējiem senčiem pazīmju atšķirības pastiprinās;

2) pazīmju satuvināšanos jeb konverģenci, kad līdzīgos eksistences apstākļos dažādu sistemātisku grupu dzīvnieki neatkarīgi cits no cita iegūst līdzīgus pielāgojumus videi.

17.3. DIVERĢENCE SUGAS ROBEŽĀS

Sugu veidošanās procesu, kas saistīts ar populāciju telpisku nošķirtību, sauc par sugu alopātisko veidošanos. To uzskata pat par sugu rašanās galveno ceļu. Tā, piemēram, no 1200 zivju sugām, kuras dzīvo uz austrumiem un rietumiem no Panamas zemesšauruma, kas izveidojies nesēn, tikai 6% sugu ir kopējas Atlantijas un Klusā okeāna faunai, bet daudzas citas sugas sastāv no ģeogrāfiski izolētām un sen diverģējušām formām. Līdzīga aina vērojama arī citu klašu sugām — gliemežiem, jūrasežiem, tārpiem, vēžiem utt. Diverģencei raksturīgs tas, ka no vienas pamatformas sākas vesels formu vēdekļis vai zari no kopējas saknes. Ne visi no tiem attīstās tālāk, daļa formu izmirst.

Sākumā veidojas ģeogrāfiskās rases vai pasugas, kas samērā maz atšķiras no sākotnējās sugas. Piemēram, lāčiem, zaķiem, lapsām, vāverēm ir ļoti daudz pasugu. Līdz ar labi izteiktu pazīmju izveidošanos šīs pasugas kļūst par atsevišķām sugām, kurām raksturīga nesakrustojamība, reproduktīva izolācija un atšķirīgi adaptācijas mehānismi.

Sugu simpātiskās veidošanās gadījumos populāciju telpiska izolācija nav nepieciešama. Tās ģenētiskos pamatus veido dzīvnieku populāciju fenotipiskais polimorfisms, bet augiem — poliploidija un mutācijas, kas nosaka genomu un citoplazmas nesavienojamību. Šo procesu apstiprina fakts, ka vienā ģeogrāfiskā rajonā blakus eksistē tuvu sugu tauriņi, laputis un citas sugas, pie tam katra šī suga ir monofāgs, t. i., barojas uz noteikta saimniekauga. Simpātiskās sugu veidošanās procesā nozīmīgi var būt lielas dzīvnieku grupas adaptācijas un individuālās pieredzes ontogēnētiskie mehānismi, kas pamatojas uz dažādiem dzīves laikā iegūtiem nosacījuma refleksiem, kurus vēlāk pārmanto pēcnācēji (signālpārmantošana). Piemēram, vieni un tie paši putni katru reizi atgriežas ligzdot vienā un tai pašā vietā.

Organiskās dabas daudzveidība ir evolūcijas produkts. Uz Zemes sastopami vairāk nekā 1,5 miljoni dzīvnieku sugu un 0,5 miljoni augu sugu. Par mājdzīvniekiem kļuvušas 15 sugas, bet par lauksaimniecības dzīvniekiem — 7 sugas. Taču visur dabā zemākās formas vienlaikus eksistē blakus augstākajām, sākot no mikroorganismiem un beidzot ar zīdītājiem. Dabiskās izlases rezultātā organismu organizācija ne vienmēr kļūst komplicētāka, daudzos gadījumos tā vienkāršojas.

Acīmredzot evolūcijas faktorus — iedzimtību, mainību un izlasi — nedrīkst uzskatīt par neatkarīgiem procesiem. Tie ir cieši saistīti un

savstarpēji atkarīgi. Starp izlases un iedzimstošās mainības faktoriem pastāv tieša sakarība: ja krasi mainās ārējās vides apstākļi, tad suga tiem var pielāgoties, izmantojot esošās mutāciju rezerves vai radot jaunas mutācijas. Darvina mācība par izlasi ir viens no svarīgākajiem pamatojumiem jaunu šķirņu izveidošanai un esošo šķirņu izkopšanai arī mūsu dienās.

Populācijas evolūcija (mikroevolūcija) pašlaik ir izpētīta labāk nekā filoģenēzes likumsakarības (makroevolūcija) un biogeocenozes evolūcija.

18. Ģenētiskā inženierija

Ģenētiskā inženierija ir jauna ģenētikas nozare par gēnu vai organisma genoma konstruēšanas un savairošanas metodēm. Tajā var izdalīt divas metožu sistēmas: 1) gēnu inženieriju un 2) genomu konstruēšanu ar tradicionālajām ģenētiskajām metodēm.

Gēnu inženierijā ietilpst gēnu vai veselo ģenētisko struktūru izdalīšana no šūnas, gēnu sintēze ārpus organisma šūnām, izdalīto vai sintezēto gēnu (ģenētisko struktūru) kopēšana un savairošana, iegūto gēnu vai struktūru iestarpināšana citā genomā, šūnu hibridizācija jeb atšķirīgo genomu apvienošana vienā šūnā.

Pētījumos ir noskaidrotas svarīgas atziņas genomu struktūrā, gēnu un hromosomu replikācijā, hromosomu pārveišu mehānismos, kā arī ģenētiskās informācijas pārvešanā. Uz tām bāzējas prognozes gēnu inženierijas perspektīvā. Acīmredzot šie darbi palīdzēs daudz kārt palielināt mikrobioloģiskās rūpniecības efektivitāti, sintezējot antibiotikas, aminoskābes, fermentus, vitamīnus un olbaltumvielas. Radīsies iespējas radikāli ārstēt iedzimstošās slimības un vielmaiņas traucējumus. Dažus no šiem mērķiem varēs sasniegt ātrāk, citus — vēlāk. To realitāte izriet no esošajiem sasniegumiem dotajā jomā. Taču pastāv arī iespējas izveidot DNS molekulas ar neparedzētām un bīstamām īpašībām. Īpaši bīstami ir pētījumi, kas var radīt ļaundabīgu audzēju vīrusus vai agresīvas baktēriju formas, kurām ir rezistence pret antibiotikām un citiem medikamentiem. Šādos pētījumos ir vajadzīga liela piesardzība, lai ārējā vidē neizplatītu kaitīgos mikroorganismus.

Gēnu vai ģenētisko struktūru pārvešana notiek vairākās pakāpēs. Sākumā izdala no šūnas vai sintezē pārvešanai vajadzīgos gēnus. Pēc tam tos ieslēdz plazmidā, kuru iespējams savairot un pārnest recipienta šūnā. Beidzot rada nepieciešamos apstākļus, lai plazmīda kā vektors varētu iekļūt šūnā un saistīties ar šūnas hromosomu.

Gēnus sintezē gan ar bioķīmiskām metodēm, gan fermentatīvi. Gēna fermentatīvai sintēzei izmanto fermentu transkriptāzi. Šī

metode ir perspektīvāka, jo iegūst pilnīgi aktīvus gēnus. Gēnu izdalīšana un iestarpināšana ir ļoti sarežģīta operācija, kuru pilnveidojot izdosies gūt tālākus panākumus.

Pēdējos gados strauji attīstās somatisko šūnu hibridizācija. Šūnu saplūšanas veicināšanai dzīvnieku šūnas apstrādā ar vīrusu. Augu šūnas apstrādā ar pektināzi un celulāzi, kas noārda šūnapvalkus, tādējādi atvieglotot kodolu saplūšanu. Rezultātā apvienojas ļoti atšķirīgi genomi no dažādām sugām un pat dažādām klasēm. Pagaidām ar šo metodi noskaidrots gēnu izvietojums hromosomās un sastādītas hromosomu ģenētiskās kartes. Pirmām kārtām izpētītas cilvēka hromosomas. Daļēji izdevies precīzāk izpētīt hromosomu un citoplazmas mijiedarbības mehānismus.

Tādējādi jauna ģenētikas nozare — gēnu inženierija — devusi pozitīvus rezultātus teorētisko jautājumu risināšanā. Tomēr piesardzīgi ir jāvērtē presē publicētie solījumi jau tuvākā laikā gūt lielus praktiskus sasniegumus lauksaimniecībā un medicīnā. Tos daļēji var attiecināt tikai uz mikrobioloģisko rūpniecību un biotehnoloģiju.

Lauksaimniecības dzīvnieku selekcijā drošus panākumus var sasniegt, lietojot gan tradicionālās, gan arī jaunas metodes genomu konstruēšanā un reproducēšanā ar dzimumvairošanos. Arvien lielāku uzmanību saista apaugļoto olšūnu iegūšana no augstvērtīgām vaisliniecēm, to glabāšana sasaldētā stāvoklī un pārstādīšana ģenētiski mazvērtīgām mātītēm. Šajā virzienā jau ir gūti atzīstami panākumi.

Dienas kārtībā izvirzīts jautājums par dzīvnieku klonēšanu no drostalojošās zigotas un atdalītām šūnām vai arī somatisko šūnu kodola pārstādīšana olšūnā, no kuras izņemts pronukleuss. Pirmie eksperimentālie rezultāti iegūti laboratorijas pelēm.

Putnkopībā, zīdkopībā iespējams izmantot partenogēnēzi jeb sievišķo pēcnācēju savairošanos no neapaugļotām olšūnām, izraisot to drostalošanos un ontogēnēzi. Dzimuma skaitliskās attiecības regulēšanai reizē ar olšūnu pārstādīšanu var iepriekš noteikt ģenētisko dzimumu un iegūt noteiktā dzimuma pēcnācēju pārsvaru govīm, aitām un citām sugām. Turpinās intensīvi pētījumi spermatozoīdu sadalē X hromosomu un Y hromosomu nesējos, kuru izmantošana apaugļošanai dos sievišķus vai vīrišķus pēcnācējus. Mūsdienās tomēr par efektīvāko līdzekli lauksaimniecības dzīvnieku populāciju masveida uzlabošanā paliek dzīvnieku mākslīgā apsēklošana, lietojot attiecīgo pāru atlasī un audzēšanas metodes.

Medicīniskā ģenētikā turpinās meklējumi ekspresmetožu izstrādē, lai jaundzimušajam tūlīt diagnosticētu enzīmapātības. To ārstēšanai vai profilaksei tālāk izmanto trīs paņēmienus: 1) trūkstošā fermenta regulāras injekcijas, 2) barības devu sastāva ierobežojumus, samazinot dažu aminoskābju vai cukura saturu, un 3) orgānu vai endokrīno dziedzeru pārstādīšanu. Laboratorijas dzīvniekiem plaši eksperimentēta gēnu terapija, t. i., gēnu iestarpināšana transdukcijā un konjugācijā ar plazmidu starpniecību.

LITERATŪRA

- Auerbaha S. Ģenētika. — R.: Zinātne, 1971. — 268 lpp.
- Ģenētiskas terminu skaidrojošā vārdnīca. — R.: Galv. encikl. red., 1981. — 160 lpp.
- Liepa I. Biometrija. — R.: Zvaigzne, 1974. — 336 lpp.
- Lobašovs M. Ģenētika. — R.: Zvaigzne, 1969. — 775 lpp.
- Medicīniskā ģenētika / J. Lejas red. — R.: Zvaigzne, 1979. — 237 lpp.
- Mendelis G. Pētījumi par augu hibrīdiem. — R.: Zvaigzne, 1979. — 108 lpp.
- Raipulis J. Cilvēka ģenētika. — R.: Zvaigzne, 1977. — 283 lpp.
- Актуальные вопросы современной генетики / Под ред. С. И. Алиханяна. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1966. — 602 с.
- Бердышев Т. Д., Дуброва Ю. Е., Карпенчук К. Т. Строение, функции и эволюция генов. — Киев: Наукова думка, 1980. — 215 с.
- Визнер Э., Виллер З. Ветеринарная патогенетика. — М.: Колос, 1979. — 288 с.
- Генетические основы селекции животных / Под ред. Н. П. Дубинина. — М.: Наука, 1969. — 448 с.
- Гершкович И. Генетика. — М.: Наука, 1968. — 702 с.
- Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л. Генетика популяций и селекция. — М.: Наука, 1967. — 591 с.
- Захаров И. А. Курс генетики микроорганизмов. — Минск: Вышэйшая школа, 1978. — 278 с.
- Иванова О. А. Генетика. — М.: Колос, 1974. — 430 с.
- Иогансон И., Рендель Я., Граверт Х. Генетика и разведение домашних животных. — М.: Колос, 1968. — 351 с.
- Мюнтцинг А. Генетика. — М.: Мир, 1967. — 610 с.
- Основы общей биологии: Пер. с нем. / Под общ. ред. Э. Либберта. — М.: Мир, 1982. — 440 с.
- Петров Р. В. Иммунология и иммуногенетика. — М.: Медицина, 1976. — 336 с.
- Популяционная генетика для животноводов-селекционеров / В. Шталь, Д. Раш, Р. Шилер, Я. Вахал. — М.: Колос, 1973. — 439 с.
- Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. — Минск: Вышэйшая школа, 1967. — 328 с.
- Рокицкий П. Ф. Введение в количественную генетику. — Минск: Вышэйшая школа, 1974. — 448 с.
- Руководство по разведению животных: Генетические основы продуктивности и селекции / Под ред. И. Иоганссона. — М.: Изд-во с.-х. 1963. — Т. 2. 552 с.
- Теоретические основы селекции животных / Э. С. Никоро, Т. А. Стакан, Э. Н. Харитонова и др. — М.: Наука, 1968. — 440 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Г. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. — М.: Наука, 1977. — 297 с.
- Физиологическая генетика и генетика поведения: Сборник. — Л.: Наука, 1981. — 359 с.
- Хатт Ф. Генетика животных. — М.: Колос, 1969. — 445 с.

ALFABĒTISKAIS RĀDĪTĀJS

- Adaptācijas mehānismi 266
 Adaptīvās formas 262
 Adenīns 38
 Aditīvie gēni 172, 175
 Agammaglobulinēmija 151
 Aglutinācija 133
 Agrinā izlase 253
 Aklimatizācija 162
 Albinisms 73
 Alēles 30
 — dominantās 124
 — multiplās 136
 — recesīvās 124
 Alēļu frekvence 124
 Alkaptonūrija 163
 Alternatīvās pazīmes 86
 Aminoskābes 44...54
 Anafāze 33
 Analizējošā krustošana 90
 Anēmija 145
 Anomālijas 165
 Antigēni 132...134
 Antiviela 132, 150
 Apauglošanās 75, 233, 241
 — gadījuma raksturs 35
 — izvēlīgums 36
 Asins grupas 136...141
 Ataksija 170
 Atkārtamības koeficients 182
 Atlase 39, 217
 — heterogēnā 217
 — homogēnā 217
 Ātraudzība 251
 Attīstība 112
 Attīstības defekti 165
 Audu saderība 151
 Audzēšanas metodes 217
 Auglība 232
 Augšana 112, 241
 Autbredās populācijas 150, 126
 Autbridings 217
 Autoseksi krosi 255
 Autosomas 30
- Baktērijas 77**
 Baktēriju konjugācija 79, 261
 — litiskais cikls 78
 — lizogēnija 78
 — pili 78
 — rekombinācija 80
 — transdukcija 79, 81
 — transformācija 80
 Bakteriofāgi 78
 Barības izmantošana 233, 241
 Barra ķermenītis 109
 Bāzes 39
 Bioķīmiskā ģenētika 163
 Biometrija 6, 9...12
 Biosintēze, olbaltumvielu, 49...55
 Blastocistas 115
 Bullu mātes 233
 Broileri 256
Bursa fabricii 148
 Būtiskuma līmenis 17
- Cāļu puloroze 157
 Celmšūnas 149
 Celulārā aizsardzība 147
 Ceļu analīzes metode 173
 Centrosoma 27
 Ciltsvērtība 193, 201...205
 Cistrons 48
 Citogēnētika 25
 Citoplazma 27
 Citoplazmatiskā iedzimtība 27
 Citozīns 38
 Cūku selekcija 240
- Dabiskā izlase 264
 Daudzauglība 241...242
 Daudzmerķu selekcija 210
 Dējība, gada, 252
 Delēcijas 63, 66
 Determinācijas koeficients 22
 Dezoksiribonukleīnskābe (DNS) 39
 Dezoksiriboze 37
 Defekti, iedzimstošie, 168
 Diakinēze 33
 Dialēliskā krustošana 226
 Diferencēšanās, šūnu, 116
 Dihibrīdiskā krustošana 86
 Diplofāze 36
 Diploidāls hromosomu skaits 28
 Dispersija 13, 175
 Disponence 153, 157
 Diverģence 264...266
 DNS 37...46
 — īpašības 40, 42
 — polimerāze 43
 — reparācija 55
 — replikācija 43, 55

DNS uzbūve 38...42
Dominešana 90...92, 99
— nepilnīga 91
— pilnīga 92
Dominantā pazīme 86
Dominantie gēni 90
Dreifs 128
Duplikācija 63
Dviņi 140, 1447
Dviņu metode 4
Dzimuma determinācija 105, 106
— reversija 110
Dzimumdimorfisms 99
Dzimumorgānu attīstība 106, 107
Dzimums 98
— heterogametisks 98, 104
— homogametisks 98, 104
— sievišķais 105
— vīrišķais 105
Dzimumhromatīns 109
Dzimumhromosomas 104, 106
Dzimumsūnas 34, 35
Dzimumvairošanās 36

Efektīvā iedzimstamība 177
Eihromatīns 37
Ekscijija 69
Eksogēnie faktori 166
Ekspresivitāte 154
Eksterjers 234
Embriju anomālijas 119
Endogēnie faktori 166
Endokrīnie dziedzeri 119
Endoplazmatiskais tīkls 27
Enzimopātijas 164
Episomas 78
Epistāze 93...94
Eritrocītu aglutinācija 137
— antigēni 132
Evolūcija 258
— ģenētisko mehānismu 259
Evolūcijas faktori 259

Fāgi 79
Fagocitoze 157
Feminizācija 107
Fenogrupas 136
Fenokopijas 75
Fenotipiskās korelācijas 190
Fenotips 89
Fermenti 43, 49
Fermentu polimorfisms 142
Fertilitātes faktors (F^+) 79
Fiksēts stāvoklis, alēļu, 128
Fotoreaktivācija 69
Frekvence, ģenotipu, 124
— gēnu 123
— fenotipu 123
Frimartīni 107

Gaļas produktivitāte 236
Gametas 36
Gametogēze 34
Gēna alēles 65
— ekspresivitāte 154
— funkcija 47
— īpašības 47, 48
— penetrance 154
Gēni 47, 48
— alēliskie 91
— komplementārie 92
— letālie 74
— modificējošie 95
— mutantie 66
— nealēliskie 91
— plejotropie 95
— polimēriskie 91, 95
— subletālie 75
Genofonds 229
Ģenotipa un vides mijiedarbība 197, 200
Ģenotips 89
Gēnu aktivizēšana 114
— bilances hipotēze 105
— derepresija 112
— plūsmas 128
— kombinācijas 124
— mijiedarbības tipi 91
— mutācijas 65
— represija 112
— saistības grupas 101
— sintēze 267
Goldži komplekss 27
Gonādas 106
Govju selekcijas ģenētiskie pamati 232...240
Guanīns 38

Genealģiskā analīze 4
Ģenerālkopa 10
Ģeneratīvie audi 32
Ģenētika, bioķīmiskā, 163
— dzimuma 103
— molekulārā 37
— ontogēzes 112
— populāciju 121
— speciālā 231
Ģenētiskā analīze 4
— informācija 40, 48
— inženierija 262
— nesaderība 144
— novirze 193
Ģenētiskais dreifs 125
— kods 44
— līdzsvars populācijā 121, 264
— polimorfisms 129, 265
— slogs 146
Ģenētiskās korelācijas 187, 188
Ģeogrāfiskā izolācija 265
Ģimeņu izlase 209

- Haplofāze 36
 Haploidija 63
 Hārdija—Veinberga likums 123
 Hemofilija 98, 171
 Hemoglobīns 143
 Hemolīze 134
 Heterogametisks dzimums 98
 Heterogēnā atlase 217
 Heteroploidija 63, 64
 Heteroze 225, 238, 242, 248, 256
 Heterozes lielums 228
 — izmantošana 230, 238, 242, 256
 Heterozigotība 89
 — asins grupās 142
 Heterozigotisks īpatnis 90
 Hibrīdi 226, 227
 Hibridizācija 229
 Hibridizācija inbredlīniju 223
 Hibridoloģiskā analīze 4
 Hibridu neauglība 256
 Hi kvadrāta kritērijs 23
 Hipokalcēmija 164
 Histoni 37
 Homogametisks dzimums 98, 104
 Homogēnā atlase 89, 217
 Homoloģiskas hromosomas 32
 Homozigotisks īpatnis 89
 Hormoni 118, 166
 Hromatīdas 30
 Hromosomālās iedzimtības teorija 103
 Hromosomas 28
 — akrocetriskas 29
 — homologiskas 32
 — metacentriskas 29
 — submetacentriskas 29
 — telocentriskas 29
 Hromosomu kartes 102
 — konjugācija 32, 38
 — krustmija 32, 38
 — mutācijas 62
 — pārveides 63
 — pašreproducēšana 30
 — polimorfisms 130, 2
 — replikācija 38
 — sastāvs 37
 — skaits 28
 Iedzimstamība 174...177
 — auglības 179
 — efektīvā 176
 — pazīmju 179, 180
 — realizētā 176
 Iedzimstamības koeficienta noteikšana 175
 — — — pēc dispersijas analīzes 176
 — — — pēc pussibiēm 177
 — — — pēc radnieku līdzības 176
 — — — pēc selekcijas eksperimenta 175, 178
 — — — pēc korelācijas koeficienta 176
 — — — pēc regresijas koeficienta 176
 Iedzimstamības koeficients 174
 Iedzimstošā mainība 57
 Iedzimstošās anomālijas 169
 — mainības likumsakarības 86
 — — vadīšanas iespējas 60
 — slimības 145
 Iedzimstošie imūndeficīti 151
 — vielu maiņas traucējumi 163
 Iedzimšana 86, 101
 — apmatojuma krāsas 87, 88
 — apspalvojuma krāsas 94, 98
 — dzimuma 104
 — krusteniskā 98
 — saistīta 97, 99
 — saistīti ar dzimumu 98
 Iedzimtība 3
 Iedzimtīgāni 160
 Ihtioze 169
 Ilgmūžība 121
 Imūnās atbildes reakcijas 132
 Imūndeficīti 132
 Imūngenētika 132
 Imūnglobulīni 144, 149
 Imunitāte 133
 Imunoloģija 146
 Imunoloģiskā atmiņa 150
 — nesaderība 144, 152
 — tolerance 152
 Imunoloģiskās metodes 5, 150
 Imūnreakcijas gēni 147
 Inbredās populācijas 150
 Inbreddepresija 221, 237
 Inbredlīnijas 256
 Inbredlīniju hibrīdi 231, 256
 Inbrīdīngas koeficients 218
 Inbrīdīngs 217, 221
 — aitkopībā 248
 — govkopībā 237
 — cūkkopībā 248
 — vistkopībā 257
 — zirgkopībā 250
 Individuālā attīstība 112...121
 Inducētās mutācijas 62
 Inducētie audi 119
 Indukcija 117
 Informācija, ģenētiskā, 40, 48
 Informatīvā RNS (iRNS) 40
 Insercijas 66
 Interfāze 31
 Interferons 156
 Intermediārā iedzimšana 246
 Interseksi 107
 Introducēšana 162
 Inversijas 63
 Izcelsmes kontrole 138
 Izdzīvotība 264
 Izlase 190, 264
 — dabiskā 190, 264
 — fenotipiskā 181
 — genotipiskā 181
 — ģimeņu 181
 — mākslīgā 191, 264

Izlase, masveida, 181
 — stabilizējošā 264
 — superdominēšanas gadījumā 192
 — pēc blakus radiem 193
 — — dominantiem gēniem 192
 — — indivīda fenotipa 201
 — — izcelsmes 208
 — — nealēlisko gēnu mijiedarbības 192
 — — neatkarīgām robežām 211
 — — pēcnācēju labuma 205
 — — vairākām pazīmēm 209
 — — vienas pazīmes 201
 Izlases drošums 209
 — efekts 194
 — intensitāte 194
 — principi 190
 — robežas 196
 Izogāmija 36, 103

Jaundzimušo defekti 169
 Jonizējošā radiācija 70

Kariotipi 28
 Katarakta 170
 Kazeīns 144
 Ketozes 163
 Klonēšana 268
 Kodols 26, 265
 Kodominēšana 91
 Kodoni 45
 Kods, ģenētiskais, 44
 Kolhicīns 71
 Kombinatīvā mainība 57
 — spēja 226
 — — specifiskā 226
 — — vispārīgā 226
 Kompaunds 136
 Kompetence, šūnu, 116
 Kompleksās pazīmes 231
 Komplementārā mijiedarbība 91
 Komplementārie gēni 91
 Komplements 134
 Konduktoraudi 119
 Konjugācija 32, 79
 Konstitūcija, dzīvnieku, 156, 234
 Konverģence 266
 Korelācijas 18, 187
 — ģenētiskās 187
 — fenotipiskās 187
 Korelatīvā mainība 59
 Korelējošs selekcijas efekts 215
 Krāsu aklums 98
 Kritiskie attīstības periodi 120
 Krosingovers 99
 Krustmija 99
 — divkārsā 102
 — vienkārsā 102
 Krustmijas biežums 101
 Krustojumi 231

Krustošana 86, 229
 — analizējošā 89
 — dihibridiskā 88
 — monohibridiskā 87
 — pārmaiņus 229
 — reciprokā 228
 — rotācijas 229
 — rūpnieciskā 229
 Krustošanas, brīvā, 122
 Kvalitatīvās pazīmes 10, 56, 172

Ķīmiskā mutāģenēze 71
 Ķīmiskie mutāģēni 71

Laktācijas noturība 233
 Laktoglobulīni 144
 Laktoferīni 156
 Leptotēnas stadija 32
 Letālie gēni 74, 168
 Limfoidie audi 147
 Lineārā sakarība 173
 Līnijas, tīrās, 122
 Līniju hibrīdi 257
 Lizogēnija 78
 Lizosomas 27
 Lizozīmi 156
 Lokuss 89

Mainība 3, 56...59
 — fenotipiskā 57
 — grupveida 56
 — ģenētiskā 57
 — iedzimstošā 57
 — individuālā 56
 — kombinatīvā 57
 — korelatīvā 57, 59
 — modifikatīvā 57
 — mutatīvā 57, 61...64
 — neiedzimstošā 57
 — paratipiskā 57
 Mainības cēloņi 60
 — — ģenētiskie 60
 — — neģenētiskie 60
 — — klasifikācija 57
 — likumsakarības 58
 Makroevolūcija 259
 Makrofāgs 148
 Mākslīgā izlase 191
 Māshromosomas 32
 Mastīts 235
 Matrica 53
 Mātsūna 32
 Meitšūnas 32
 Meiotiskā dalīšanās 32
 Mejoze 32
 Mejozes stadijas 32
 — — leptotēna 32
 — — pahitēna 32
 — — proleptotēna 32

- Mežozes stadijas, zigotēna, 32
 Membrāna 26
 — kodola 26
 — šūnas 26
 Mendēļa likumi 88
 Migrācijas 128
 Mijiedarbības, gēnu, 91...95
 — genotipu un vides 175, 197
 Mikroevolūcija 259
 Mikroorganismu ģenētiskās īpašības
 76, 79...85
 — hibridizācija 82
 — introdukcija 82
 — konjugācija 79
 — mutācijas 82
 — transdukcija 79
 — transformācija 80
 — rezistence 83
 Mitohondriji 27
 Mitoze 30
 Mitozes fāzes 31
 — — anafāze 32
 — — interfāze 32
 — — metafāze 31
 — — telofāze 32
 Modificētāji gēni 95
 Modifikācijas 59
 Modifikatīvā mainība 57
 Molekulārā ģenētika 7, 37
 Monosomija 63
 Monozigotiskie dvīņi 147, 237
 Morfoģenēze 112
 Morfozes 120
 mRNS 50
 Multiplais alēlisms 72
 Mutabilie gēni 71
 Mutācijas 7, 61...82
 — atpakaļvērstās 63
 — biokīmiskās 62
 — dabiskās 62
 — dominantās 62
 — fizioloģiskās 62
 — inducētās 62
 — morfoloģiskās 62
 — ģeneratīvās 61
 — genomu 62
 — gēnu 62, 65...72
 — hromosomu 62
 — kaitīgās 62
 — lietderīgās 62
 — letālās 62, 74
 — neitrālās 62
 — pozitīvās 61
 — recesīvās 62
 — somatiskās 61
 — spontānās 62
 — turpvērstās 62
 Mutāciju biežums 69, 263
 — klasifikācija 62
 — nozīme 71
 — spiede 72
 Mutagēnie faktori 71
 — — bioloģiskie 71
 — — fizioloģiskie 71
 — — ķīmiskie 71
 Mutagēnēze 71
 Mutantie gēni 72
 Mutantu selekcija 82
 Neaditīvais efekts 229
 Neģenētiskie faktori 60
 Neiedzimstošā mainība 57
 Nepilnīgā dominēšana 91
 Neradnieciskā pārošana 225
 Nesaderība 146, 151
 Nesavienojamība 145
 Netiešā izlase 215
 Nosacījumu refleksi 266
 Notikuma varbūtība 16
 Novocošanās fizioloģiskais pamats 120
 — ģenētiskais pamats 120
 Nukleīnskābes 38...44
 Nukleoproteīdi 38
 Nukleotīdi 38
 Nukleotīdu sastāvs 38
 — skaits 40, 41
 Olbaltumviela-represors 50
 Olbaltumvielu biosintēze 49...53
 Olbaltumvielu sintēzes regulācija 50
 — polimorfisms 132
 — saturs 233
 Oligogēni 132
 Olšūna 35
 Olšūnu pārstādīšana 267
 Ontoģenētika 112
 Ontoģenēzes stadijas 112...113
 — regulācija 113, 121
 Oocīta I 35
 Oocīta II 35
 Ooģenēze 35
 Operatorgēni 47, 54
 Operons 54
 Organisma aizsargmehānismi 147
 — heterozigotība 89
 — homozigotība 89
 — reakcijas norma 58
 Organismu atšķirības 3
 — dažādība 3
 — evolūcija 259
 — imūnsistēmas 147
 — līdzība 3
 — mainība 3, 56...59
 Ovulācija 35
 Paaudžu intervāls 194...196
 Panmiksija 123
 Panmiktiska populācija 123
 Papildgēni 91
 Paratipiskā mainība 18

- Parciālās regresijas 174
 Partenogēze 267
 — — heterogēna 217
 — — homogēna 217
 Pāru atlase 217
 Pasugas 265
 Pašapputes augi 122
 Pazīmes (īpašības) 86
 — dominantās 86
 — recesīvās 86
 — alternatīvās 89
 — dzimumu ierobežotas 99
 — kvalitatīvās 10
 — kvantitatīvās (mērāmās) 10
 — polimēriskās 172
 Pazīmju antagonisms 234
 — korelācijas 18
 — mainība 10
 Pēcembrionālais periods 112
 Pēcnācēju dzimuma regulēšana 107
 Pēctecība starp paaudzēm 3
 Penetrance 154
 Penneta režģis 88
 Perēšanas instinkts 252
 Piena atdeves intensitāte 235
 — izslaukums 234
 — olbaltumvielu saturs 234
 — — polimorfisms 144
 — ražība 232
 — tauku saturs 234
 Pirimidīna bāzes 38
 Piroplazmoze 156
 Plastidas 27
 Plazmatiskās šūnas 148
 Plazmidas 267
 Pleiotropija 47, 95
 Pliķpaurainība, agrīnā, 99
 Polārie ķermeņi 34
 Polidaktilija 170
 Poligēni 51
 Polinibrīdiskā krustošana 88
 Polimastija 156
 Polimerāzes 69
 Polimēriskie gēni 95
 Polimorfisms 129
 — biokīmiskais 130
 — morfoloģiskais 129
 Polipeptīdu ķēde 129
 Poliploidija 62
 Polisomas 49
 Populācija 122
 — mendeliskā 123
 Populācijas, slēgtās, 122
 Populāciju ģenētika 121
 — struktūra 123
 Prepotence 89
 Profāze 33
 Prokarioti 259
 Promoters 50
 Pundurainība 96, 169, 254
 — dominantā 169
 — recesīvā 169
 Purīna bāzes 38
 Putnu selekcija 251
 Radnieciskā pārošana 217
 Ragainība 87
 Rangu korelācijas 23
 Reakcijas norma 58, 79, 97
 Realizētā iedzimstamība 176
 Recesīvais gēns 129
 Recesīvās mutācijas 62
 Recipients 79
 Reciprokā atkārtotā izlase 228
 Reduktīvā dalīšanās 32
 Regresija pēc populācijas vidējā 193
 Regresijas koeficients 22
 Regulētājgēni 47, 54
 Rekombinācijas 48, 259
 Relatīvs pienīgums 233
 Reparācijas process 69
 — sistēmas 55
 Replikācija, DNS, 43
 Represors 54
 Reprētācijas kļūda 15
 Reproductīvās spējas 241, 242
 Restrikcija 69
 Rezistence 83, 156
 — baktēriju 83
 — dzīvnieku 153
 — pret barības vielu trūkumu 162
 — — ekstremāliem klimata faktoriem 162
 — — leikozi 160
 — — masītu 158
 — — pulorozi 159
 — — tuberkulozi 157
 — vispārēja 156
 Rezistences mehānismi 155
 Rezus faktors 137
 Ribonukleīnskābes (RNS) 40...42
 Ribosomālā RNS 41
 Ribosomas 27, 49
 Riboze 40
 RNS polimerāze 52
 — sintēze 52
 — sastāvs 40
 Robertsoniskā translokācija 65
 Rotācijas krustošana 229
 Rūpnieciskā krustošana 229
 Sadalījuma likne 12
 Saimnieciskās pazīmes 141
 Saistības grupas, gēnu, 47
 Saistītā iedzimšana 97
 — — autosomālā 97
 — — ar dzimumu 97
 Savvaļas tipa gēns 86
 — — pazīme 86
 Seksdūcija 81
 Sekstes formas 92

Sekundārās dzimum pazīmes 107
Sekundārie imūndeficīti 151
Selekcija, aitu, 244
— cūku 240
— dzīvnieku 231
— govju 232
— mikroorganismu 82
— periodiskā recīprokā 256
— putnu 251
— recīprokā 256
— zirgu 248
Selekcijas diferenciālis 127, 194
— efekts 193
— indeksa varianti 213
— indekss 212
— materiāla konservēšana 237
— parametri 214
— priekšrocības 126
— programmas 233, 244
— progress 193
— temps 197
— vērtības 126, 193
Selektīvā apaugļošanās 36
Seruma transferīni 143
Sibi 208
Sību selekcija 209
Simpatriskā sugu veidošanās 266
Sintēze, olbaltumvielu, 50
Sirpjveida anēmija 67
Sivēnmāšu auglība 241
— pienīgums 240
Sivēnu hemolītiskā slimība 145
Skaldīšanās 88
— dihibrīdiskā 88, 92
— fenotipiskā 88, 92
— genotipiskā 88
— hibrīdu pēcnācēju 88
— monohibrīdiskā 86
Slāpekļa bāzes 38
Somatiskās mutācijas 61
Somatisko mutāciju uzkrāšanās 120
Spalvu krāsa 94
— mešana 252
Speciālā ģenētika 231
Specifiskā kombinatīvā spēja 226
Spermatīdi 34
— pirmās pakāpes, 34
— pirmās pakāpes 34
Spermatogēze 33
Spermatozoidi 34
Stabilizējošā izlase 264
Standartkjūda 15
Standartnovirze 13
Statistiskās kopas 10
Statistiskie rādītāji, variāciju, 12
Sterilitāte, citoplazmatiskā, 37
Stjudenta kritērijs 15
Stresa faktori 155
Struktūra, DNS, 39
— gēna 47
— populācijas 263
Struktūrgēni 48

Subletālie gēni 76
— defekti 169
Suga 122
Sugu adaptācija 263
— diverģence 265, 266
— evolūcija 259
— izolācija 265
— veidošanās 266
— — alopatriiskā 266
— — simpatriiskā 266
Superdominēšana 91
Supermutagēni 71
Svārstību amplitūda 14
— robežas 14
Svērtais aritmētiskais vidējais 12

Šķirne 90
Šķirņu izkopšana 90
— krustošana 230
Sūna, donora, 79
— recipienta 79
Sūnapvalks 77
Sūnas dališanās 30
— — mitotiskā 30
— — meiotiskā 32
— diferencēšanās 112
— kodols 26, 42
— membrāna 27
— uzbūve 25
Sūnu hibrīdizācija 267

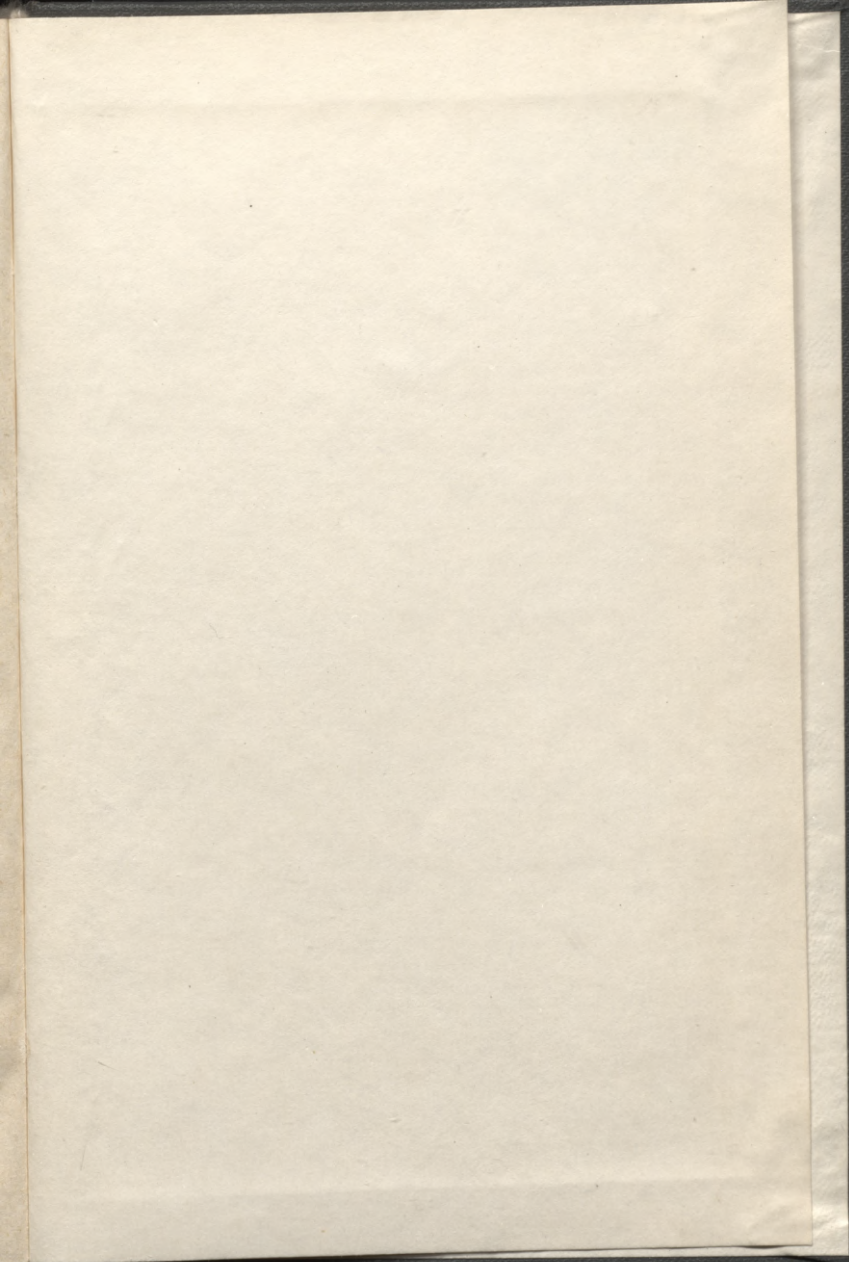
Telofāze 31
Terminators 54
Timins 38
Tīrās līnijas 122
Tiraudzēšana 89
Tolums 87
Transcīzijas 62, 66
Transdukcija 79
Transferīni 143
Transformācija 79
Transkripcija 49
Translācija 49, 52
Translokācijas 64
Transplantācijas antigēni 151
Transversijas 62, 66
Triplets 45
Triplīdi 62, 69
Trisomija 63
tRNS 47, 52
Tumšā reparācija 69

Ūdensgalva 171
Universālais kods 45
Uracils 38

- Vaislas ātraudzība 233
Vaislinieku pārbaude pēc pēcnācēju labuma 8, 205
Varbūtības nozīmīgums 17
Variācijas koeficients 14
Variāciju rindas rādītājs 12
Variance 13
Vidējais aritmētiskais 12
— — svērtais 12
— — vienkāršais 12
Virilizācija 107
Virišķā sterilitāte, citoplazmatiskā (CVS), 37
Virišķais dzimums 105
- Virusi 78
Virzošā izlase 264
Vispārējā kombinatīvā spēja 226
— (nespecifiskā) rezistence 156
- Zidvērpeju dzimuma regulēšana 110, 111
Zigota 5
Zigotēna 33
Zigotu pārstādīšana 5
Zilonkājas 171
Zirgu tipi 249
— selekcija 248

5. Mikroorganismu ģenētiskās īpatnības	76
5.1. Mikroorganismu uzbūve un vairošanās	77
5.2. Mikroorganismu ģenētiskās informācijas apmaiņa	79
5.3. Mikroorganismu ģenētiskā analīze un selekcija	82
5.4. Iedzimstošā mikroorganismu rezistence pret antibiotikām	83
6. Kvalitatīvo pazīmju iedzimšanas likumsakarības	86
6.1. Monohibrīdiskā un dihibrīdiskā krustošana	86
6.2. Analizējošā krustošana un atkrustošana	90
6.3. Dominēšana	90
6.4. Ģēnu mijiedarbība	91
6.4.1. Komplementāro ģēnu darbība	91
6.4.2. Epistāze	93
6.4.3. Polimērija	95
6.4.4. Modificētājģēnu darbība un plejotropija	95
6.5. Ārējās vides un genotipa ietekme uz pazīmju veidošanos	96
6.6. Pazīmju saistītā iedzimšana	97
6.6.1. Ar dzimumu saistītā iedzimšana	97
6.6.2. Saistītā iedzimšana autosomās un krustmijā	99
6.6.3. Hromosomālās iedzimtības teorijas pamattēzes un nozīme	103
7. Dzimuma ģenētika	103
7.1. Dzimumhromosomu loma dzimuma determinācijā	106
7.2. Pēcnācēju dzimuma skaitliskās attiecības regulēšanas iespējas un nozīme	107
8. Individuālās attīstības ģenētika	112
8.1. Ģēnu aktivitātes regulēšana	114
8.2. Organismu novecošanās ģenētiskais un fizioloģiskais pamats	120
8.3. Ontoģenēzes mērķtiecīga regulēšana	121
9. Populāciju ģenētika	121
9.1. Hārdija—Veinberga likums un vienādojums	123
9.2. Populācijas ģenētisko struktūru izmaiņas faktori	125
9.3. Populāciju ģenētiskais polimorfisms un pastāvīgā mainība	129
10. Imūnģenētika	132
10.1. Asins grupu imūnģenētika	133
10.1.1. Asins grupu atklāšana	133
10.1.2. Asins grupu noteikšana	134
10.1.3. Asins grupu iedzimšana	136
10.1.4. Asins grupu nozīme lopkopībā	137
10.2. Olbaltumvielu un fermentu polimorfisms	142
10.3. Mātes un augļa imunoloģiskā nesaderība. Jaundzimušo hemolītiskā anēmija	144
10.4. Imūnās atbildes reakcijas ģenētiskā determinācija	146
10.5. Humorālās un celulārās aizsardzības limfocītu populācijas	147
10.6. Audu saderības antigēnie faktori	151
11. Iedzimstošā dzīvnieku rezistence pret slimībām un nelabvēlīgiem vides apstākļiem	153
11.1. Vispārējās rezistences uzlabošanas iespējas	156
11.2. Rezistence pret infekcijas slimībām	157
11.3. Rezistence pret ekstremāliem klimata faktoriem un barības vielu daļēju trūkumu	162
11.4. Iedzimstoši vielu maiņas traucējumi	163
12. Dzīvnieku attīstības defekti	165
12.1. Defektu ģenētiskie cēloņi	168
12.2. Jaundzimušo defekti	169
13. Kvantitatīvo pazīmju iedzimšanas un mainības analīze	172
13.1. Ceļu analīzes metode	173
13.2. Iedzimstamības koeficients	174
13.3. Realizētā jeb efektīvā iedzimstamība	177
13.4. Atkārtojamības koeficients	182
13.5. Ģenētiskās un fenotipiskās korelācijas	185

14. Izlases principi	190
14.1. Selekcijas sistēmas pie dažādiem gēnu darbības veidiem	191
14.2. Izlase pēc vienas kvantitatīvās pazīmes	193
14.2.1. Selekcijas diferenciālis	194
14.2.2. Paaudžu intervāls	194
14.2.3. Izlases robežas	196
14.3. Ģenotipa un vides mijiedarbība	197
14.4. Dzīvnieku ciltsvērtības noteikšana pēc vienas pazīmes	201
14.4.1. Izlase pēc individuālajām īpašībām	201
14.4.2. Izlase pēc izcelsmes datiem	203
14.4.3. Pārbaude un izlase pēc pēcnācēju labuma	205
14.4.4. Izlase pēc blakus rādītājiem	208
14.5. Izlase pēc vairākām kvantitatīvām pazīmēm	209
14.5.1. Tandēma selekcija	210
14.5.2. Izlase pēc neatkarīgām robežām	211
14.5.3. Selekcijas indeksi	212
14.5.4. Netiesā izlase	215
15. Pāru atlase un audzēšanas metožu ģenētiskais pamats	217
15.1. Inbrīdings jeb radnieciskā pārošana	218
15.2. Inbreddepresija	221
15.3. Ģenētiskās līdzības koeficients	224
15.4. Heteroze un neradnieciskās pārošanas sistēmas	225
15.5. Audzēšanas metožu ģenētiskais pamats	229
16. Speciālā ģenētika	231
16.1. Govju selekcijas ģenētiskie pamati	232
16.2. Cūku selekcijas ģenētiskie pamati	240
16.3. Aitu selekcijas ģenētiskie pamati	244
16.3.1. Vilnas ražības pazīmes	245
16.3.2. Gaļas produktivitāte un reproductīvās pazīmes	246
16.4. Zirgu selekcijas ģenētiskie pamati	248
16.5. Putnu selekcijas ģenētiskie pamati	251
16.5.1. Vistu dējība kā salikta pazīme	251
16.5.2. Vistu gaļas produktivitātes pazīmes	254
17. Evolūcijas ģenētiskie pamati	258
17.1. Ģenētisko mehānismu evolūcija	259
17.2. Populāciju ģenētiskā sastāva dinamikas faktori	263
17.3. Diverģence sugas robežās	266
18. Ģenētiskā inženierija	267
Literatūra	269
Alfabētiskais rādītājs	270



LATVIJAS NACIONĀLA BIBLIOTEKA



0308012452

112