

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК РЕСПУБЛИКИ КАЗАХСТАН

**Казахский научно – исследовательский институт
животноводства и кормопроизводства**

Южно – Казахстанский государственный университет имени М. Ауэзова
*Научно – исследовательский институт проблем агропромышленного ком-
плекса и водных ресурсов*

Д.А. Баймуканов, А. Баймуканов

ЭНЦИКЛОПЕДИЯ ДОСТИКА

**ЦИТОГЕНЕТИКА ВЕРБЛЮДОВ
(АЛЬБОМ)**



Э В Е Р О
Алматы 2018

УДК
ББК
Б

*Рекомендовано в печать Ученым советом ТОО «Казахский научно – исследовательский институт животноводства и кормопроизводства»
(г. Алматы, Республика Казахстан)*

Рецензенты:

Алентаев А.С. – член – корреспондент Академии сельскохозяйственных наук, доктор сельскохозяйственных наук, главный научный сотрудник отдела животноводства и ветеринарии ТОО «Научно – инновационный центр животноводства и ветеринарии» Национального аграрного научно – образовательного центра Министерства сельского хозяйства Республики Казахстан.

Турумбетов Б.С. – доктор сельскохозяйственных наук, доцент, заведующий кафедрой «Патология животных» Высшей школы сельскохозяйственных наук Южно-Казахстанского государственного университета имени М.Ауезова.

Б Баймуканов Б.

Цитогенетика верблюдов (альбом): 3-е издание (с изменениями) /
Б. Баймуканов Д.А., Баймуканов А. – Алматы: издательство «Эверо»,
2018. – 156 с.

В монографии авторы впервые по результатам собственных исследований представляют обширный иллюстрированный материал по породам верблюдов и межвидовым гибридам верблюдов, изученным метафазным пластинкам кариотипа культивированных лимфоцитов крови чистопородных и гибридных верблюдов.

Книга рассчитана на студентов высших учебных заведений, преподавателей и научных работников по агротехническим и биологическим специальностям.

Рис. 82, табл.8, лит.76.

УДК
ББК

ISBN

© Баймуканов Д.А.,
Баймуканов А., 2018
© Эверо, 2018

ВВЕДЕНИЕ

Генетика изучает генную структуру в ее функциональном проявлении. Исходя из этого, определенное значение приобретает количественный анализ и структурная характеристика хромосомного аппарата изучаемого живого органического объекта, различных типов его нарушений в виде анеуплоидии и хромосомных aberrаций, разрабатываемый одним из самостоятельных направлений генетики – *цитогенетикой*.

Цитогенетика – это раздел генетики, изучающий структурно – функциональную организацию генетического материала на уровне клетки, главным образом, хромосом.

Хромосомы как «структурные элементы клетки представляют собой материальное вещество наследственности», передаются из поколения в поколение, от родителей к потомству. Поэтому изучение состояния хромосом и роли основного компонента – молекул дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) - имеет большое теоретическое и практическое значение.

Кариотип – совокупность признаков хромосомного набора (число, размер, форма хромосом), характерных для того или иного вида. Постоянство кариотипа каждого вида поддерживается закономерностями митоза и мейоза. Изменение кариотипа может происходить вследствие хромосомных и геномных мутаций. Обычно описание хромосомного набора проводится на стадии метафазы или поздней профазы и сопровождается подсчетом числа хромосом, морфометрией, идентификацией центромеры (первичной перетяжки), ядерного организатора (вторичной перетяжки), спутника и т.д. Большое распространение получило выявление особенностей строения хромосом благодаря дифференциальному окрашиванию их отдельных участков специфическими красителями.

В цитогенетике используются передовые методы исследования цитологии и генетики. Поэтому, на наш взгляд, границы этой отрасли биологической науки являются обширными. Цитогенетические

методы используются: при выявлении числовых и структурных аномалий хромосом у различных видов, пород, линий и семейств верблюдов; в уточнении эволюции кариотипа верблюдов; при картировании хромосом кариотипа верблюдов и генов; для цитогенетического контроля животных в процессе селекционно-племенной работы по маркерным хромосомам; при цитогенетическом анализе верблюдов - производителей, используемых в воспроизводстве; для установления филогенетической связи между животными, принадлежащими разным видам, породам, линиям и семействам; для составления теста мутагенного действия физических, химических и биологических факторов окружающей среды по частоте хромосомных нарушений; при разработке генетических принципов селекции чистопородных верблюдов в связи с охраной окружающей среды, биосферы и рациональным использованием ее биологических ресурсов.

В настоящей научной работе впервые подробно представлены данные, полученные авторами, о кариотипе верблюдов бактрианов (двугорбых), дромедаров (одногогорбых) и их гибридов различных генераций, разводимых в Казахстане на основе современных методик.

Даны новые краткие описания и схематизированные изображения структуры дифференциально G-окрашенных хромосом верблюдов, позволяющие достоверно идентифицировать большинство пар гомологичных хромосом.

Отдельные результаты исследования могут быть успешно использованы для дальнейшего изучения структуры клеточного ядра, строения и эволюции хромосомного набора – кариотипа, в комплексной оценке и прогнозировании изменений состояния кариотипа под влиянием антропогенных воздействий - селекции, с целью ее контроля и нераспространения нежелательных мутаций.

ГЛАВА 1

СИСТЕМАТИКА И ЭВОЛЮЦИЯ ВЕРБЛЮДОВ

1.1 Систематика верблюдов

Согласно зоологической классификации, изложенной Д.А.Баймукановым и А.Баймукановым верблюды представлены двумя подвидами: бактрианами (*C.bactrianus*) и дромедарами (*C.dromedarius*). По новой систематической классификации верблюды относятся: Надцарство – Эукариоты (*Eucariota*), Царство – Животные (*Animalia, Zoobiota*), Подцарство – настоящие многоклеточные животные (*Metazoa, Menazoobionta*), раздел двусторонне симметричные (*Bilateria*), подраздел вторичноротые (*Deuterostomia*), надтип (*Chordaria*), тип хордовых (*Chordata*), подтип позвоночных (*Vertebrata*) или черепные (*Craniata*), инфратип - группа челюстноротые (*Gnathostomi*), надкласс четвероногие (*Tetrapoda*) или высшие черепные (позвоночные) или челюстные, класс млекопитающих или звери (*Mammalia*), подкласс живородящие млекопитающие – настоящие звери (*Theria*), инфракласс плацентарные – высшие звери (*Eutheria, Placentalia*), надотряд копытные (*Ungulata*) или парнопалые, отряд мозолоногих (*Tylopoda*), подотряд верблюжьих (*Camelida*), семейству верблюдовые (*Camelidae*), род горбатые верблюды (*Camelus*), вид – не сформировался.

По предлагаемой авторами зоологической классификации, исходя из фактов свободной скрещиваемости одногорбых, двугорбых верблюдов и схожестью числа и морфологии хромосом, *Camelus dromadarius* и *Camelus bactrianus* отнесены к подвидам (рисунок 1).

1.2 Эволюция верблюдов

По данным советского ученого С.Н. Боголюбского [1], самые древние геологические останки животных, похожих на верблюда, были обнаружены в эоценовом слое в Северной Америке. Их возраст составляет приблизительно 40-50 миллионов лет. Следует отметить, что предшественник современного верблюда был величиной с зайца, имел четыре пальца. Причем первый и второй пальцы были недоразвитые.

Данное ископаемое получило название Protolopus.

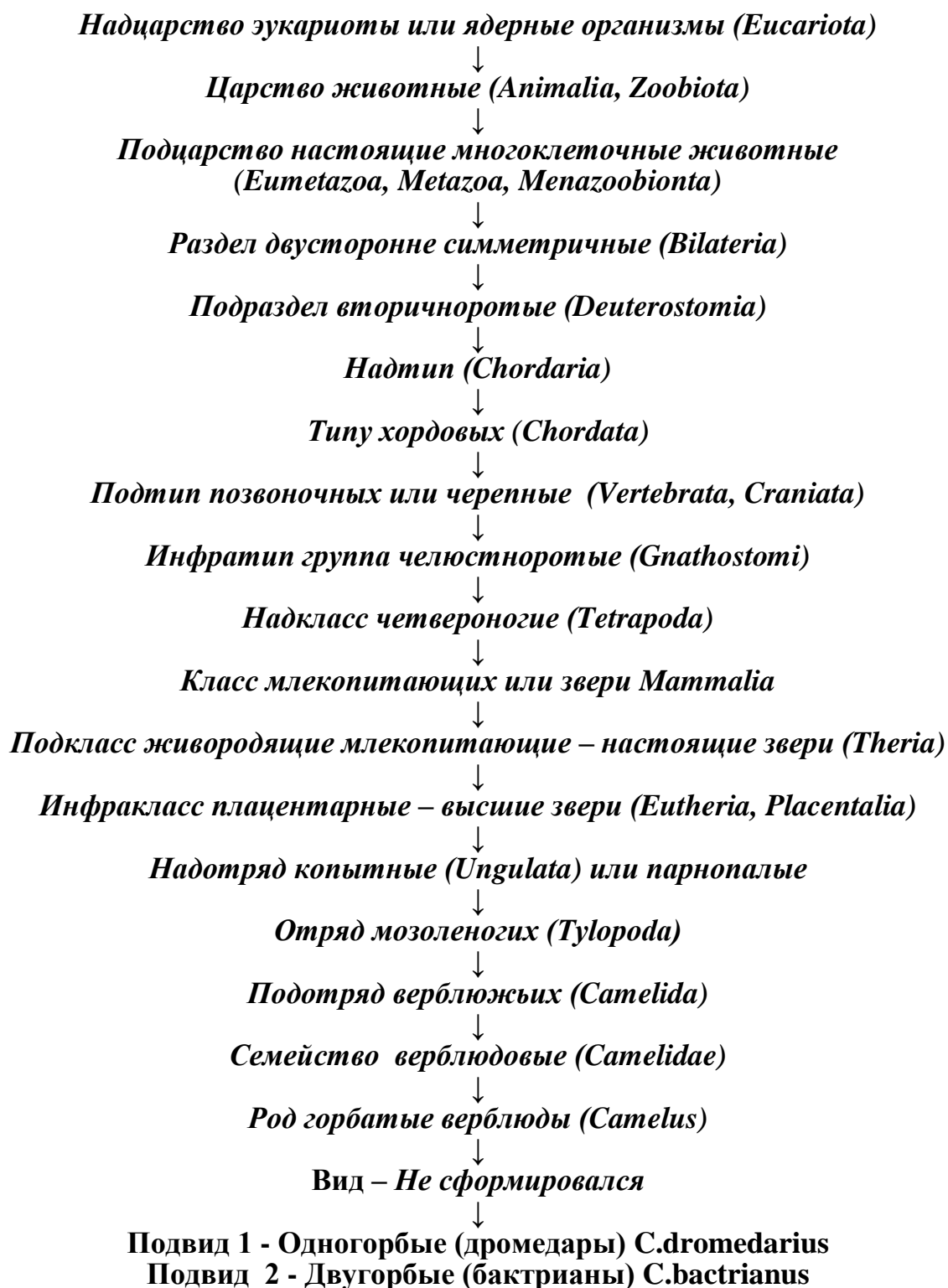


Рисунок 1 - Систематическое положение рода Camelus
(по Д.А.Баймуканову и А.Баймуканову, 2010)

По мере увеличения размеров тела и укрепления пальцехождения, он эволюционировался в *Poebrotherium*. *Poebrotherium* был величиной с современного барана, причем на конце 3 и 4-го пальца появляется нечто похожее на копытца.

Третья ископаемая форма, которую необходимо отметить - *Procamelus*, величиной с современную ламу. Боковые пальцы конечностей полностью редуцированы, на верхней челюсти сохраняется только одна пара резцов.

От *Procamelus* отходят две ветви - современные ламы и собственно верблюды. В конце третичного периода около двух миллионов лет назад верблюды мигрировали в Евразию до ледникового периода.

Ламы мигрировали в Южную Америку по Центральной Америке, которая находилась в стадии формирования и представляла собой узкую полосу земли. К концу ледникового периода верблюды и весь род верблюжьих вымерли в их первоначальном месте обитания [2].

По данным И.И.Лакоза верблюды были распространены в Южно-Европейской части СССР до ледникового периода. Такое мнение было дано на основании находок останков верблюдов (*Golopoda Cameladae*) в отложениях понта [2]. Данное ископаемое получило название *Paracamelus*, это животное было величиной с современного слона и обитало на высоте 2200 м над уровнем моря. В условиях Евразийского континента около 2 млн. лет назад дальнейшая эволюция верблюдов шла по пути приспособления к сухим равнинам, в связи с этим *Paracamelus* уменьшился в размере тела. Эволюция в сухих равнинах шла таким образом, что *Paracamelus* стал приспосабливаться к жаркому климату пустынь и полупустынь. В этих условиях более 1 млн. лет назад появляются безгорбовые животные *Badacamelus* величиной с современного верблюда, по телосложению похожие на дромедаров. *Badacamelus* постепенно расселился по всей территории Юго-Восточной и Юго-Западной части Евразийского континента, расширился ареал их обитания на Африканском континенте. По общему мнению ведущих ученых П.В. Кугенева [3], М.Е. Fowler [4] уделивших в своих работах особое внимание проблеме филогенеза, эволюция верблюдов шла по пути приспособления к сухим равнинам, в связи с этим они про-

должали изменяться в направлении увеличения размеров тела. Из Евразии дикие предки верблюдов перешли в Африку. Эволюция в сухих равнинах шла таким образом, что верблюды стали приспосабливаться к жаркому климату пустынь и полупустынь. В этих условиях верблюды стали незаменимыми животными для кочевников.

Эволюция другой ветви – лам – шла по пути приспособления их к жизни в горных районах (рисунок 2,3, 4, 5).



Рисунок 2 – Лама стройное животное внешне чем-то напоминающее оленя, но с более длинной шеей и без рогов. Высота в холке от 1 до 1,3 метра. Зато благодаря длинной шее голова на высоте около 2х метров. Голова небольшая со стоящими заостренными ушами. Длина порой достигает 2х метров и весить может до 200 кг. Окраска лам очень разнообразная от белой до черно-бурой.

Рисунок 3 – Лама домашнее животное. Они служат людям уже более 6000 лет и были одомашнены индейцами Анд. Взрослый самец ламы может нести на себе вьюк до 50 кг, проходя за день более 25 километров по горным тропам.

Собственно верблюды произошли от *Vadacamelus*, и в настоящее время представлены двумя подвидами: одногорбыми (*Camelus dromedarius*) – дромедарами и двугорбыми верблюдами (*Camelus bactrianus*) – бактрианами. Двугорбых верблюдов прозвали бактрианами в I тысячелетии до н.э. в честь существовавшего в то время государства Бактрии. По данным П.В. Кугенева [4], «Бактрия представлена Северными областями Афганистана и была в то время од-

ним из древнейших центров земледельческой культуры Средней Азии, где содержалось много прирученных верблюдов, вероятно двугорбых». По мнению И.И.Лакоза [2], одногорбые верблюды были приручены на Аравийском полуострове за 5 тыс. лет до н.э. М.Е. Fowler считает, что одногорбый верблюд, прозванный греками «дромайес», то есть быстробегущий, был выведен в Африке, а именно в Северо-Восточной части континента.

Приручение двугорбого верблюда произошло не менее чем за тысячу лет до нашей эры (3000 лет до наших дней) в районах Центральной Азии, Южного Казахстана и Восточной Сибири. Приручение и последующее одомашнивание двугорбого верблюда непосредственно связаны с развитием монгольской и тюркской культур.



Рисунок 4 – Сильные мышцы ног гуанако позволяют бегать с невероятной скоростью, свыше 50 км/час. Живут гуанако стадами, в которых один самец, полтора, два десятка самок и молодняк. Размером гуанако примерно такие же, как и ламы. Длина 120 - 180 см, высота до 130 см, живой вес до 140 кг.



Рисунок 5 – Питаются гуанако растительной пищей. Продолжительность жизни у гуанако около 20 лет, а в неволе они могут прожить и до 30 лет.

Одногорбый верблюд, возможно, был одомашнен впервые в Центральной или Южной Аравии около 4000 лет до нашей эры. Самое древнее упоминание о домашнем дромедаре встречается в Библии. В ней говорится, что Авраам послал своего слугу с десятью верблюдами из Палестины в Месопотамию найти невесту для его

сына Исаака. Это было около 1800 - 2000 лет до нашей эры. Эти животные были привезены в Индию и Северную Африку для езды верхом и перевозки грузов. Таким образом, современные верблюды происходят от двух диких предков – одногорбого и дикого двугорбого верблюда.

Эволюция диких предков верблюдов проходила в ограниченной зоне пустынь и полупустынь, которая теперь является местом распространения домашнего верблюда. После одомашнивания верблюдов был оставлен человеком в той же зоне сухих степей, пустынь и полупустынь, где обитали его дикие предки, то есть условия жизни его не были изменены человеком в столь резкой степени, как у других сельскохозяйственных животных. Несмотря на то, что верблюд приручен очень давно, он изменился меньше других животных и сохранил ряд черт своего дикого прародителя: некоторые особенности экстерьера и конституции, масть, сезонность размножения и других биологические свойства. Верблюд хорошо приспособлен к суровому континентальному климату с резкими колебаниями температуры, он мирится и с жарой, и с морозом, но очень чувствителен к повышенной влажности. Отложение жира в горбах у двугорбых и одногорбых верблюдов является результатом доместикизации, так как дикие предки не имели горбов. Фенотипическое разнообразие верблюдов связано с изменениями на молекулярном уровне. Поэтому появление одногорбых и двугорбых верблюдов связано с процессом доместикизации и условиями их обитания. В условиях засушливых степных и полупустынных пастбищ с их скудными кормовыми ресурсами у верблюдов появилась способность запасать жир в области спины в виде горбов. Естественный последующий многовековой отбор и селекция привели к созданию в разных ареалах двугорбых и одногорбых видов верблюдов [5].

Согласно модели эволюции канал взаимодействия популяции верблюдов с условиями окружающей среды представляет собой экологическое взаимодействие популяции и биогеоценозом, частью которого он является. В процессе взаимодействия популяции отечественных пород верблюдов с окружающей средой меняются их репродуктивные качества. Менее приспособленные особи в виду воспроизводства неполноценного потомства устраняются от размножения. Более приспособленные особи выживают и участвуют в процессе размножения и оставляют полноценное потомство.

Экологические основы эволюции верблюдов направлены на изучение двух вопросов. Первый, характеристику зональных типов, популяции и маточных семейств верблюдов породы казахский бактриан и туркменский дромедар. Второй, характеристику взаимодействий зональных типов и популяции чистопородных верблюдов как целого с ее экологическим окружением и характеристику взаимодействия особей, составляющих популяцию, так и с внешними факторами внешней среды, по отношению к популяциям.

С точки зрения биологии *экология* (от греческого слова *oikos* - дом, жилище, местообитание и *logos* - учение) - наука о взаимоотношениях живых организмов между собой и со средой их обитания. В конце XX века экология стала развиваться в двух направлениях - *биоэкология* и *геоэкология*.

Биоэкология изучает особенности отношения организмов (*особей, популяций, сообществ*) между собой и окружающей средой. В связи с этим, получило развитие следующих направлениях биоэкологии: экология особей (*аутэкология, факториальная экология*), экология популяций (*демэкология, популяционная экология*), экология сообществ (*синэкология*). Задачи биоэкологии – изучение двусторонних связей в системах организм – среда, популяция – среда, сообщество – среда, а также связей между особями в популяции и популяциями в сообществе.

Геоэкология (*географическая, или ландшафтная экология*) – раздел экологии, основанный на приложении экологических закономерностей к географическим процессам, применительно к экосистемам высоких уровней иерархии. Предметом изучения геоэкологии являются крупные экосистемы – биogeоценозы, биосфера.

Экология занимается решением следующих задач: научное обоснование особенностей двусторонних связей между биологическими объектами разных уровней организации и средой; раскрытие механизмов адаптаций к среде; раскрытие механизмов поддержания биоразнообразия; масштабные исследования продукционных процессов; моделирование экологических систем и процессов; установление законов взаимодействия человеческого общества и природы, прогноз и оптимизация этого взаимодействия и др.

Среда обитания (жизни) – это часть природы, окружающая живые организмы и оказывающая на них определенное воздействие. *Экологические факторы* – это отдельные элементы среды

обитания, которые воздействуют на организмы. Среда обитания верблюдов отличается особенностями воздействия экологических факторов. По природе экологические факторы делят на абиотические и биотические, природные и антропогенные. *Абиотические факторы* – компоненты неживой природы прямо или косвенно воздействующие на организм. *Биотические факторы* – воздействие на организм других живых организмов.

На зону распространения верблюдов влияют во-первых климатические факторы (свет, температура, влажность, ветер и др.); во-вторых, орографические факторы, или факторы рельефа (высота местности над уровнем моря, экспозиция местности – положение местности по отношению к сторонам света и др.); в третьих эдафические, или почвенно-грунтовые факторы (гранулометрический состав, химический состав, плотность, структура, рН и др.); в четвертых гидрологические факторы (течение, соленость, давление и др.). По причине существенного изменения климата и нарушения экологии почв наблюдается их эрозия и увеличение площади деградированных земель. В связи с этим, суживаются ресурсы и условия для успешного развития продуктивного животноводства. *Ресурсы* – это экологические факторы среды обитания, которые организм потребляет, то есть их количество в результате взаимодействия с организмом может уменьшаться (пища, вода, солнечная энергия, кислород, углекислый газ и др.). *Условия* – это экологические факторы среды обитания, которые организм не потребляет, то есть количество не уменьшается, но они могут оказывать влияние на организм (температура, влажность, атмосферное давление, гравитационное поле и т. д.).

Немаловажное значение имеет адаптация организмов к условиям среды. Согласно *Аксиоме адаптированности Ч.Дарвина* каждый вид адаптирован к строго определенной, специфичной для него совокупности условий существования. *Адаптация* – различные приспособления к среде обитания, выработавшаяся у организмов в процессе эволюции. Адаптации проявляются на разных уровнях организации живой материи: от молекулярного до биоценотического. Способность к адаптации основное свойство живой материи обеспечивающая ее существование. Адаптации развиваются под влиянием наследственности, изменчивости и отбора (искусственный или естественный).

Различают три типа адаптации: морфологические, физиологические и этологические. *Морфологические адаптации* – изменение в строении организма (например, возникновение горбов у верблюдов). *Физиологические адаптации* – изменение в физиологии организма (например, способность верблюда обеспечивать организм влагой путем окисления горбового жира). *Этологические (поведенческие) адаптации* – изменения в поведении (например, брачные игры у верблюдов в период размножения). Способность живых организмов переносить количественные колебания действия экологического фактора в той или иной степени называется *экологической валентностью (толерантностью, устойчивостью, пластичностью)*. Набор экологических валентностей по отношению к разным факторам среды составляет *экологический спектр вида*. Экологический фактор, количественное значение которого выходит за пределы выносимости вида, называется *лимитирующим (ограничивающим) фактором*. Такой фактор будет ограничивать распространение вида даже в том случае, если все остальные факторы будут благоприятными. Лимитирующие факторы в частности определяют географический ареал верблюдов. Комплекс факторов, под действием которого осуществляются все жизненные основные процессы организмов, включая нормальное развитие и размножение, называют *условиями жизни*. Условия, в которых размножения не происходит, называются *условиями существования*. Согласно *Закону относительной независимости адаптации* высокая адаптивность к одному из экологических факторов не дает такой же степени приспособления к другим условиям жизни в силу морфофизиологических особенностей организма (например, высокая приспособленность верблюдов к условиям пустынь обусловлена наличием депо воды в виде отложения жира в горбах).

В результате естественного отбора и адаптации организмов выработаны биологические ритмы, которые наследственно закреплены. *Биологические ритмы* представляют собой периодически повторяющиеся изменения интенсивности и характера биологических процессов и явлений. Они в той или иной форме присущи всем живым организмам и отмечаются на всех уровнях организации: от внутриклеточных процессов до биосферных. Примерами биологических ритмов являются сезонное размножение верблюдов.

С точки зрения популяционной генетики «*Популяция это группа гетерозиготных организмов, скрещивания которых между собой происходят чаще, чем скрещивания с особями аналогичных групп организмов того же вида*». Популяция – это изолированная группа особей одного вида, связанная общностью территории и происхождения.

По Н.В.Тимофееву-Ресовскому и др. «Под популяцией понимается совокупность особей определенного вида, в течение достаточного длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство, внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии и нет заметных изоляционных барьеров, которая отделена от соседних таких же особей данного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции» [7,8].

Популяция верблюдов, как наименьшая единица эволюции, должна обладать: генофондом, отличающимся от генофонда других популяции того же вида, то есть должна быть частичная изоляция; численностью достаточной для обеспечения ее устойчивого существования в череде поколений.

Жесткая изоляция в популяции верблюдов ограничивает разнообразие генетического материала для отбора, но способствует дивергенции. Например, в результате дивергенции верблюдов породы казахский бактриан в условиях Прикаспия образовались две популяции западная и мангистауская, отличающиеся как по фенотипу, так и по наличию генетической изменчивости соответствующие темпу эволюции к экологическим условиям окружающей среды.

Ареал – это область распространения, пространство, на котором популяция или вид в целом встречается в течение всей своей жизнедеятельности. Ареал может быть сплошным или разорванным (дизъюктивным), если между его частями возникают различные преграды (водные, орографические и др.), пространства, не заселенные представителями данного вида. Верблюды по характеру распространения и величины ареала относятся к *эндемикам*. *Эндемики* – виды растений и животных, которые имеют небольшие ограниченные ареалы.

Дивергенция – это возникновение различий на основе одной и той же организации, Дивергенция продолжается до тех пор, пока не прекращается конкуренция [7]. Конкуренция между западной и

мангистауской популяциями верблюдов казахской породы бактрианов прекратились, в виду их обособленности занимаемой экологической ниши.

Фундаментальная экологическая ниша – это многомерное пространство, характеризующие границы приспособленности вида.

Реализованная экологическая ниша – это многомерное пространство, в котором вид реально существует в природе. Актуальные вопросы в экологической нише – это установление: пищевой связи каждого вида или популяции; пространственного распределения вида (популяции); степени воздействия антропогенного и абиотических факторов; степени поражаемости паразитарными и инфекционными болезнями.

Генофонд слагается из всего разнообразия генов и аллелей, которые имеются в популяции, размножающиеся половым путем. В частности в каждой популяции верблюдов состав генофонда постоянно меняется от поколения в поколение. Новые сочетания генов образуют уникальные генотипы верблюдов. Под влиянием давления факторов внешней среды происходит непрерывный отбор, которые определяют дальнейшую судьбу генов, то есть будут, переданы последующему поколению или нет. Популяции верблюдов, генофонд которых непрерывно меняется из поколения в поколение претерпевает эволюционное изменение.

Единицей жизни в природе является особь [9]. С точки зрения эволюции *особь* – это единица отбора, то есть то, что гибнет, либо передает свой геном следующему поколению [8]. В природе особи агрегируют в относительно компактные, плотные группировки, разные по численности, занимаемому пространству и численной плотности. У чистопородных верблюдов по размерам занимаемой популяцией территории и степени связи между особями в структуре популяций четко выделяются *маточные семейства, линии, мерусы, микропопуляции, локальные популяции, экологические популяции и географические популяции.*

Семейство - это группа животных, в количестве не менее 20 голов, имеющие общее происхождение от выдающейся по продуктивности верблюдицы.

Линия - это группа животных имеющие общее происхождение от одного выдающегося верблюда-производителя, с численностью прямых потомков не менее 30 голов.

Мерусы – это объединение нескольких маточных семейств (не менее 2), принадлежащие одной линии верблюда-производителя, получившие преимущественное распространение на ограниченном участке местности.

Микропопуляция – это объединение нескольких мерусов (не менее 2) распространенные в конкретной экологической зоне, имеющие одну масть, сходные по конституциональному типу и направлению продуктивности.

Локальная популяция – это объединение нескольких микропопуляции, ограниченные локально территорией их разведения и распространения. *Локальная (элементарная) популяция* – как элементарная группировка особей, характеризуется полной панмиксией. Границы локальных популяции определяют по изменению плотности верблюдов, по результатам анализа динамики численности за последние 5 лет, по наличию генетического своеобразия популяции. Генетическое своеобразие популяции верблюдов устанавливается в настоящее время методами кариологии, электрофореза белков крови и молока. Перспективным направлением является секвенирование ДНК.

Экологическая популяция – это объединение нескольких локальных популяции, получившие распространение в конкретной экологической зоне с характерным природно-кормовыми условиями. *Экологическая популяция* – совокупность пространственно смежных элементарных (локальных) популяций. Н.П.Наумов отмечает, что характерной чертой экологических популяции является синхронность жизненных циклов (наступление фаз годового цикла: линьки, миграционное состояние, синхронизация половой активности) [10].

Географическая популяция – это система локальных популяции, отличающиеся от других таких же систем не только тем, что они викарируют (замещают одна другую) в пределах ареала, но и признаками, имеющими таксономическое значение. *Географическая популяция* – совокупность групп пространственно смежных экологических популяций. А.С.Северцов называет географическую популяцию географическим подвидом. Группировка верблюдов, как и вся иерархия, специфичны и обладают выраженным сходством, соответствующим степени таксономической и экологической близости сравниваемых видов бактрианов и дромедаров.

Дикие популяции – представлены дикими родоначальниками домашнего скота, а также дикими популяциями, используемыми для производства продовольствия и сельского хозяйства, или популяциями, находящимися на этапе доместикации.

Одичавшие популяции – группы животных, отнесенных к диким, в случае, если они или их предки были прежде одомашнены, но в настоящее время живут независимо от людей, например одногорбые верблюды в Австралии.

Порода – внутривидовая группа сельскохозяйственных животных с определяемыми и опознаваемыми внешними характеристиками, которые позволяют на основании визуальной оценки отличить эту группу от других таким же образом определенных групп в пределах того же вида, либо группа, географическое и/или культурное отделение которой от фенотипически сходных групп привело к тому, что была признана ее самобытная идентичность.

Порода - группа сельскохозяйственных животных одного вида общего происхождения, сложившаяся под влиянием творческой деятельности человека в определенных хозяйственных и природных условиях, количественно достаточная для разведения «в себе» и обладающая хозяйственной и племенной ценностью поддерживаемой отбором, подбором, созданием соответствующих их генотипу технологических условий, а также определенной специфичностью в морфологических, физиологических и хозяйственно полезных свойствах, отличающих ее от других пород одного вида.

Порода с ограниченным генофондом - группа редко встречающихся и не имеющих себе аналогов в мире животных отечественной породы, необходимая для использования в селекционных целях и находящая под угрозой исчезновения.

Местные (локальные) породы – породы, которые встречаются только в одной стране.

Трансграничные породы – породы, которые встречаются более, чем в одной стране. Они подразделяются на *региональные трансграничные породы* и *международные трансграничные породы*. *Региональные трансграничные породы* – это трансграничные породы, которые встречаются только в одном из семи регионов, определенных в SoW-AnGR. *Международные трансграничные породы* – это трансграничные породы, которые встречаются в нескольких регионах по классификации SoW-AnGR. Регионы по классификации

SoW-AnGR – это Африка, Европа и Кавказ, Латинская Америка и Карибский бассейн, Ближний и Средний Восток, Северная Америка, Юго-западная часть Тихого океана (всего 7 регионов).

Генетические ресурсы животных (ГРЖ) – это ресурсы видов животных, которые используются или могут использоваться для производства продовольствия и сельского хозяйства, и популяции внутри каждого из них. Различные популяции внутри видов обычно рассматриваются как породы. Породы, как правило, не являются полностью изолированными в генетическом смысле. Они должны постоянно изменяться в ответ на изменения запросов рынка и время от времени будут дополняться прилитием крови других пород. *Порода* включает разные внутривидовые группы, члены которых обладают специфическими характеристиками, отличающими их от других таких же групп. К породе относят животных, которые одинаково используются в сельском хозяйстве, фенотипически единообразны и составляют единый генофонд. От состояния генетических ресурсов животных зависит положительная динамика производства продуктов животного происхождения. *Продукты животного происхождения* – мясо и мясопродукты, молоко и молокопродукты, рыба и рыбопродукты, яйцопродукты, не используемые без соответствующей обработки в пищу, а также продукция пчеловодства.

Популяции домашних животных может рассматриваться как порода, если животные удовлетворяют следующим критериям: подвергаются общей схеме использования, разделяют общую среду обитания/расселения, представляют в значительной степени закрытый генофонд и оцениваются отечественными селекционерами как группа, отличающаяся от других.

Экотип – это популяции животных внутри породы, генетически адаптированные к специфическим условиям обитания.

Оценка статуса риска пород верблюдов является важным элементом в планировании управлением ГРЖ. *Статус риска породы* информирует о том, где и как необходимо предпринимать соответствующие действия. То есть проводят соответствующие расчеты по определению степени угрозы, вероятность того, что при имеющихся условиях и расчета порода будет исчезать. Размер популяции является фактором для определения статуса риска. Для описания степени риска, угрожающего породам сельскохозяйственных видов животных ФАО использует следующую классификацию:

Исчезнувшая порода – отсутствуют возможности воссоздать популяцию данной породы. Исчезновение абсолютно, если в породе не осталось ни самцов (семени), ни самок (ооцитов), ни эмбрионов.

Критическая порода – порода, в которой общее число способных к воспроизводству самок меньше 100 голов; или общее число способных к воспроизводству самцов меньше или равно 5; или общий размер популяции близок, но несколько больше 100 и при этом уменьшается, и доля чистопородных самок составляет меньше 80%.

Порода в состоянии опасности – порода, в которой от 100 до 1000 способных к воспроизводству самок или общее число способных к воспроизводству самцов меньше или равно 20, но больше 5; или общий размер популяции близок, но несколько выше 100 и при этом увеличивается, и доля чистопородных самок выше 80%; или общий резерв популяции близок и несколько выше 1000 и при этом уменьшается и доля чистопородных самок ниже 80%.

Критическая порода, контролируемая, и в состоянии опасности – породы в критическом состоянии или в состоянии опасности, которые поддерживаются действенной государственной программой сохранения или в рамках коммерческого или научно-исследовательского использования.

Порода вне состояния риска – породы, в которых общее число способных к воспроизводству самок и самцов больше 1000 и 20 соответственно; или размер популяции достигает 1000 голов и доля чистопородных самок близка к 100%, и общий размер популяции увеличивается.

Заводской тип - группа сельскохозяйственных животных, являющаяся частью породы, имеющая кроме общих для данной породы свойств и некоторые свои особенности по продуктивности, характеру телосложения и конституции, лучшую приспособленность к условиям зоны разведения, устойчивость к заболеваниям.

При изучении популяций верблюдов необходимо знать количественные показатели (характеристики), а именно, статистические и динамические. *Статистические показатели популяции* характеризуют состояние популяции на данный момент времени. *Динамические показатели популяции* отражают процессы, протекающие в популяции за определенный промежуток времени. Основные из них: рождаемость, смертность, скорость роста популяции.

При изучении статистических показателей популяции верблюдов необходимо знать численность, плотность, половую структуру, возрастную структуру, пространственно-этологическую структуру и генетическую структуру. *Численность* – число особей в популяции. Численность популяции может значительно измениться во времени. Она зависит от биотического потенциала вида и внешних условий. *Плотность* – число особей или биомасса популяции, приходящаяся на единицу площади или объема. *Половая структура (половой состав)* – соотношение особей мужского и женского пола в популяции. Различают первичное, вторичное и третичное соотношение полов. Первичное соотношение – соотношение, наблюдаемое при формировании половых клеток (гамет). Обычно оно составляет 1:1. Такое соотношение обусловлено генетическим механизмом определения пола. Вторичное соотношение – соотношение, наблюдаемое при рождении. Третичное соотношение – соотношение взрослых половозрелых особей. *Возрастная структура (возрастной состав)* – соотношение в популяции особей разных возрастных групп. Возрастной состав определяется рядом свойств и особенностей вида: время достижения половой зрелости, продолжительность жизни, длительность периода размножения, смертность и др. При изучении возрастной структуры учитывают абсолютный возрастной состав и относительный возрастной состав. Абсолютный возрастной состав выражает численность определенных возрастных групп в определенный момент времени. Относительный возрастной состав выражает долю или процент особей данной возрастной группы по отношению к общей численности популяции. *Пространственно – этологическая структура* – характер распределения особей в пределах ареала. Она зависит от особенностей окружающей среды и этологии (особенности поведения) вида. *Генетическая структура* – соотношение в популяции различных генотипов и аллелей. Совокупность генов всех особей популяции называют *генофондом*. Генофонд – характеризуют частоты аллелей и генотипов. Частота аллеля – это его доля во всей совокупности аллеля данного гена. Согласно *Закону Харди - Вайнберга*, относительные частоты аллелей в популяции остаются неизменными из поколения в поколение, то есть при случайном скрещивании и отсутствии внешних факторов частота аллелей в популяции постоянна.

Математическая зависимость между частотами аллелей и генотипов в популяциях были установлены в 1908 г. независимо друг от друга английским математиком Дж. Харди и немецким врачом В. Вайнбергом. Данную зависимость называют равновесие Харди-Вайнберга и формулируется следующим образом: «Частоты доминантного и рецессивного аллелей в данной популяции будут оставаться постоянными из поколения в поколение при наличии определенных условий: размеры популяции велики; спаривание происходит случайным образом; новых мутаций не возникает; все генотипы одинаково фертильны, то есть отбора не происходит; поколения не перекрываются; не происходит ни эмиграция, ни иммиграция, то есть поток генов между данной популяцией и другими популяциями не возникает». Из уравнения Харди-Вайнберга следует, что значительная доля имеющихся в популяции рецессивных аллелей находится у гетерозиготных носителей. Гетерозиготные генотипы представляют собой потенциальный резерв генетической изменчивости. Это приводит к тому, что в каждом поколении из популяции может элиминироваться лишь малая доля рецессивных аллелей. Только определенные рецессивные аллели, которые находятся в гомозиготном состоянии, проявятся в фенотипе и, тем самым, подвергнутся селективному воздействию факторов среды и могут элиминироваться. Как правило, многие рецессивные аллели элиминируются по причине их неблагоприятного влияния для фенотипа. Такая элиминация происходит в результате гибели организма еще до того, как он успеет оставить потомство, либо в результате так называемой «генетической смерти», то есть неспособности к размножению.

Принцип равновесия Харди-Вайнберга гласит, что при наличии определенных условий частота аллелей остается постоянной из поколение в поколение. В этих условиях популяция будет находиться в состоянии генетического равновесия, и никаких эволюционных изменений происходить не будут. Однако, принцип Харди-Вайнберга носит теоретический характер. Многие эволюционные изменения происходят вслед за появлением новых аллелей, а главным источником служат мутации. Условия, необходимые для равновесия Харди-Вайнберга, нарушаются в следующих случаях: когда скрещивание носит неслучайный характер; когда популяция мала, что ведет к дрейфу генов; когда различные генотипы обуславлива-

ют различную фертильность несущих их особей, что создает генетический груз; когда между популяциями происходит обмен генами.

Таким образом, Закон Харди-Вайнберга справедлив при соблюдении следующих принципов: популяция велика; в популяции осуществляется свободное скрещивание; отсутствует отбор; не возникает новых мутаций; нет миграции новых генотипов в популяцию или из популяции. В природе таких популяций удовлетворяющих этим требованиям в течение длительного времени не существует. На популяции всегда действуют внешние и внутренние факторы, нарушающие генетическое равновесие. Длительное и направленное изменение генетического состава популяции, ее генофонда получило название элементарного эволюционного явления.

В строгом виде закон Харди - Вайнберга применим только для идеальной популяции, то есть достаточно большой популяции, в которой осуществляется свободное скрещивание и не действуют внешние факторы. Такие идеальные условия в природе никогда не реализуются. Рассмотрим два ограничения применения закона Харди - Вайнберга, касающиеся свободного скрещивания и действия внешних факторов. В генетике популяций выделяют два вида скрещиваний:

1. Панмиксия - свободное скрещивание: вероятность образования брачной пары не зависит от генотипа исходных родительских форм. В отношении целых генотипов панмиксия в природе почти никогда не соблюдается, однако, она вполне применима в отношении отдельных локусов.

2. Ассортативность - избирательное скрещивание: генотип не влияет на выбор брачного партнера, то есть особи с определенными генотипами спариваются чаще, чем при случайной вероятности. Избирательное скрещивание не изменяет частоту генов, но изменяет частоты генотипов. Одной из крайних разновидностей ассортативности является целенаправленный инбридинг – скрещивание между родственными особями.

Отклонение от равенства Харди - Вайнберга свидетельствует о том, что на популяцию действует какой-либо внешний фактор. Для анализа изменений генных частот в настоящее время разработаны сложные и довольно громоздкие системы уравнений. Это объясняется наличием переменных факторов, влияющих на результат. В

любой достаточно большой популяции отклонения будут весьма незначительны, поэтому закон Харди - Вайнберга позволяет проводить важнейшие расчеты и является основой популяционной генетики верблюдов. Вышеуказанные отклонения являются значительными при рассмотрении процесса в эволюционном масштабе времени. Динамика генофонда популяций и представляет эволюцию на генетическом уровне.

Процессы, изменяющие частоту аллелей в популяциях, получили название элементарных эволюционных факторов. В настоящее время в популяционной генетике выделяют четыре основных эволюционных фактора:

1. Мутационный процесс – процесс образования новых генетических вариантов. Ввиду того, что мутации являются редкостным событием, они изменяют генофонд чрезвычайно редко.

2. Поток генов – обмен генами между разными популяциями. Миграции особей способны изменить частоту аллелей значительно быстрее, чем мутации.

3. Дрейф генов - случайные изменения частот аллелей в популяции. Дрейф генов относится к явлениям, обусловленным ошибкой выборки. Чем меньше выборка популяции, тем больше будет ошибка выборки, то есть больше будут колебания частот аллелей. Для популяций с числом особей более 100 влияние дрейфа генов незначительно. Эффект дрейфа генов может быть существенным при возникновении новой популяции из нескольких особей (например, в результате миграции), то есть наблюдается «эффект основателя». Именно генотипы этих особей и будут заложены в основу генофонда новой популяции. При неблагоприятных условиях внешней среды наблюдается резкое снижение численности особей в популяции, то есть наблюдается «эффект бутылочки». Дальнейшее увеличение численности в популяции, то есть наблюдается восстановление за счет генотипа выживших особей.

4. Естественный отбор – важнейший фактор эволюции. В популяционной генетике разработаны математические модели различных вариантов естественного отбора

Рождаемость (скорость рождаемости) – число новых особей, появившихся в популяции за единицу времени в результате размножения. Различают максимальную и фактическую рождаемость. Максимальная рождаемость – максимальная реализация воз-

возможности рождения при отсутствии лимитирующих факторов среды. Фактическая рождаемость – реальная реализация возможности рождения. *Смертность (скорость смертности)* – число особей, погибших в популяции за единицу времени (от хищников, болезней, старости и других причин). Смертность величина обратная рождаемости. *Скорость роста популяции* – изменение численности популяции за единицу времени. *Продолжительность жизни* – длительность существования особи. Она зависит от генотипических и фенотипических факторов. Различают физиологическую, максимальную и среднюю продолжительность жизни. Физиологическая продолжительность жизни – это теоретически возможная продолжительность жизни, которая могла быть у особи данного вида, если бы в период всей жизни не оказывали влияние лимитирующие факторы. Максимальная продолжительность жизни – это продолжительность жизни, до которой может дожить лишь малая доля особей в реальных условиях среды. Средняя продолжительность жизни – это среднее арифметическое продолжительности жизни всех особей популяции. *Выживаемость* – абсолютное число особей (или процент от исходного числа особей), сохранившихся в популяции за определенный промежуток времени. Выживаемость зависит от возрастного и полового состава популяции, действия тех или иных факторов среды. *Экологическая стратегия выживания* – комплекс свойств популяции, направленных на повышение вероятности выживания и оставление потомства. *Гомеостаз популяции* – поддержание определенной численности (плотности). Изменение численности зависит от целого ряда факторов среды – абиотических, биотических и антропогенных.

Таким образом, *популяция* - это группа гетерозиготных организмов, принадлежащие к одному виду, является элементарной единицей эволюции. Популяция – это изолированная группа особей одного вида, связанная общностью территории и происхождения. Совокупность особей, обладающих наследственным сходством морфологических, физиологических и биохимических особенностей, способных к скрещиванию с образованием плодovитого потомства, приспособленных к определенным условиям жизни и занимающих в природе определенную область (ареал), называется *видом*. *Популяция* - это совокупность особей одного вида (у верблюдов бактрианы и дромедары), способных к самовоспроизвод-

ству, которая длительно существует в определенной части ареала относительно обособленно от других совокупностей того же вида, способная поддерживать свою численность в череде поколений, способная и к адаптивным изменениям под действием естественного отбора. Популяция является структурной единицей вида и единицей эволюции.

Генофонд популяции, включающий в себе аллели всех населяющих популяцию особей разнообразен. Мерой генетической изменчивости популяции служит гетерозиготность. *Гетерозиготность популяции* показывает среднюю частоту особей, гетерозиготных по определенным локусам. Для подсчета гетерозиготности определяют вначале частоту гетерозигот по каждому локусу, затем вычисляют среднее из полученных результатов. Для приблизительной оценки достаточно проанализировать не менее 20 локусов.

Гетерозиготность – достоверный показатель изменчивости. Она определяет вероятность того, что два любых аллеля одного локуса из генофонда популяции, взятые наугад, будут разными. Средняя гетерозиготность популяции верблюдов по данным Д.А.Баймуканова и А. Баймуканова составляет 5,18%. Таким образом, популяция – это совокупность генотипов, различающихся по многим локусам. Большинство локусов характеризуются множественными аллелями. Такое явление получило название *полиморфизма*.

При чистопородном разведении верблюдов особое значение имеет родословная и определение класса по результатам бонитировки. *Родословная животного* - происхождение племенного животного, в котором приведены сведения о родителях и предках нескольких поколений. *Бонитировка* - определение уровня племенной ценности животных путем оценки их по комплексу признаков (породность, продуктивные качества, экстерьерно-конституциональные особенности) с присвоением соответствующего класса.

При изучении численности популяции А.С.Северцовым установлены общие явления: 1) *репродуктивная часть популяций, то есть численность организмов, достигших половой зрелости и оставляющих потомство всегда меньше, чем общая численность популяции, включающая все возрастные группы (когорты, генерации), не достигших половой зрелости;* 2) *смертность младших воз-*

растов обычно больше смертности взрослых; 3) смертность усиливается в неблагоприятные сезоны года [цитировано, 6].

То есть, *плодовитость* является адаптацией, сформировавшейся в ходе предшествующей эволюции, такой же, как любая другая адаптация. Плодовитость не причина борьбы за существование, а ее результат [12]. *Возрастная гибель* - это интегральный результат всего комплекса сложнейших отношений каждой особи с ее экологическим окружением: особями своего вида и компонентами реализованной экологической ниши. С точки зрения эволюции возрастная гибель является мощнейшим фильтром, повышающим приспособленность особей, составляющих репродуктивную часть популяции и, тем самым, экологической устойчивости всей популяции в более или менее константных условиях среды. Сезонная гибель обусловлена, прежде всего, ухудшением экологической обстановки в неблагоприятные сезоны года: сухой сезон в южных широтах, холодный зимний сезон в бореальных.

В верблюдоводстве по причине массового использования межвидовой гибридизации казахских бактрианов и туркменских дромедаров усиливается косвенная межвидовая конкуренция между гибридными верблюдами с одной стороны и бактрианами с другой стороны. Все это приводит к уменьшению поголовья чистопородных казахских бактрианов и увеличению численности межвидовых гибридов верблюдов. Наблюдаемая конкуренция между чистопородными и гибридными верблюдами, а также между популяциями верблюдов усиливает дивергенцию. В результате дивергенции ускоряется процесс внутривидовой дифференциации, обусловленная адаптацией каждой популяции к локальным условиям существования. Сам процесс дифференциации намного сложнее, чем конкурентная дивергенция.

В условиях рыночной экономики во внутривидовых отношениях у верблюдов условная конкуренция заменяется эксплуатационной и интерференционной конкуренцией. По этой причине элиминация становится избирательной. Известно, что при условной конкуренции оценивают все индивидуальные малейшие особенности каждого организма. При интерференционной конкуренции оценивают те признаки, которые востребованы условиями рынка. В частности, повышается значимость *пассивной конкуренции*. *Пассивная конкуренция* – это биологическая разнокачественность организ-

мов по отношению к повреждающим факторам среды, жестким абиотическим воздействиям, хищникам и паразитам [12]. В стабильных условиях среды отбор поддерживает уже сложившуюся структуру адаптаций особей каждого вида, например верблюда (бактрианы, дромедары), и их популяций, как более или менее целостных и устойчивых гомеостатических систем.

Сильные флуктуации условий существований или направленные их изменения могут привести к формированию новых адаптаций [6], препятствующие прогрессивной эволюции до тех пор, пока они способствуют выживанию организмов.

Комплексность действия факторов среды и целостности организма, обуславливающая эффект *trade off*, приводит к тому, что при направленных и достаточно длительных изменениях условий существования перестраиваются не отдельные адаптивные признаки, а вся организация особей и структура популяции. В частности, по данным Д.А.Баймуканова [15,16,17] образование горбов у верблюдов связаны с адаптацией к условиям пустынь и полупустынь Евразийского континента и Африки. Причем генетическими исследованиями установлено, что образование горбов у верблюдов обусловлено мутациями на генном уровне, а не на хромосомном. Горб у верблюда повышает энергетический запас организма и используется для поддержания температуры тела при высоких температурах воздуха летом, или похолодании зимой, а также при скудности кормов на естественных пастбищах в зимний и ранневесенний сезоны года. Верблюды, имеющие высшую упитанность (когда горбы заполнены жиром полностью) отличаются хорошей репродукцией. В настоящее время под влиянием изменения окружающей среды и мутационных процессов на молекулярно-генетическом уровне у верблюдов наблюдаются смещение гомеостаза приспособленности организма. Поэтому видимая приспособленность верблюдов к экологическим условиям пустынь и полупустынь относительна.

1.3 Генетическая регуляция онтогенеза

Результаты проведенных молекулярно-генетических исследований позволили проследить последовательность реализации *гене-*

тической информации от начала транскрипции до формирования белковой молекулы. Понимание онтогенетических основ эволюции верблюдов важны, так как они позволяют проследить реализацию генетической информации и определить границы между генетическими процессами и процессами эпигенетическими – взаимодействиями белков – продуктов экспрессии генов.

Изучение процессов индивидуального развития методами генетики позволяет, во-первых, выявить генетическую изменчивость в процессах онтогенеза, во-вторых, выяснить насколько генотип определяет нормальное развитие организма. Известно, что сохранение преемственности организации в чередующихся поколениях генетической информации имеет большое значение как генетическая изменчивость, создающая генетический материал для отбора. Нарушение нормального онтогенеза демонстрирует механизмы возникновения генетической изменчивости, и позволяет судить о том, как гены влияют на нормальное развитие верблюдов.

В основе каждого события раннего развития, приводящего к формированию взрослого организма, лежит активность так называемого «ключевого гена» [18]. Все события раннего развития верблюдов образуют причинно-следственную цепь, называемую «путем развития», то каскад активности «ключевых генов» называют «генетическим путем развития», так как обеспечивает функционирование этой цепи.

Ген – это элементарные единицы наследственности, расположены в линейном порядке в хромосомах клеточного ядра. Каждый из них является участком молекулы дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК). Именно ДНК в комплексе с особыми белками будучи очень сложно упакованной и составляет хромосому. За счет химического строения ДНК обладает уникальным свойством «вещества наследственности»: она способна к самовоспроизведению путем точной редупликации (удвоения), так называемой конвариантной редупликации. Химическая дифференциация нити ДНК соответствует морфологической и функциональной дифференциации по длине хромосомы, поскольку гены расположены в хромосоме линейно. Специфическая последовательность нуклеотидов, характерная для каждого гена, несет информацию о строении белка. Каждая аминокислота кодируется группами из трех нуклеотидов (триплетный код).

Ключевые гены отвечают за детерминацию строения эмбриона любой таксономической группы. У верблюдов это проявляется в формировании одного или двух горбов. При межвидовой гибридизации верблюдов в результате изменения набора ключевых генов появляются новые генетические пути развития. Несмотря на консервативность ключевых генов у верблюдов наблюдается многообразие конечного результата развития, при вовлечении в процесс онтогенеза одних и тех же ключевых генов. То есть проблема вовлечения ключевых генов в генетические пути развития структур остается одной из основных в современной молекулярной биологии развития верблюдов.

Как показали наши исследования, функциональная консервативность ключевых генов у верблюдов не высока. Ключевые гены плейотропны на уровне одного организма, а ортологи одного и того же гена часто экспрессируются в совершенно разных (негомологичных) структурах у представителей рода «*Camelus*». Формирование горбов у верблюдов может быть связана активностью разных ключевых генов. Набор ключевых генов задействованных в формировании гомологичных структур (например, формирование горбов у верблюдов), а также особенности экспрессии генов во многом определяется морфологией яйцеклетки и экологией развития организма.

Изменяться может не только набор ключевых генов, вовлеченных в формирование гомологичных структур, но и особенности взаимодействия между продуктами этих генов, то есть конструкция регуляторных сетей.

Приобретение новых и утрата старых функций ключевыми генами (их продуктами), задействованными в регуляции развития – является интересной актуальной проблемой в молекулярной биологии верблюдов. Этот процесс вполне реален, благодаря тому, что все подобные гены плейотропны, то есть выполняют сразу несколько функций. Функциональную диверсификацию генов внутри семейства верблюдов связывают с процессом дупликации. У продукта новой копии гена появляется специализация на одной из выполняемых функций, которая могла быть побочной для продукта исходного гена. Продукты новой копии гена продолжают выполнять прежние функции помимо новых функций. Такое многообразие генетических регуляторных сетей у верблюдов повышает надежность их функционирования – мутация одного из элементов этой сети не

приводит к летальному исходу. Именно это обеспечивает выживание особей носителей мутаций такого плейотропного гена.

Эволюция онтогенеза представляет собой сложную систему филэмбриогенезов, перестраивающаяся по мере прогрессивной эволюции данного таксона. Согласно *Биогенетическому закону Э.Геккеля и Ф.Мюллера* каждая особь на ранних стадиях онтогенеза повторяет некоторые основные черты строения своих предков, иначе говоря, онтогенез (индивидуальное развитие) есть краткое повторение филогенеза (эволюционного развития). *Филэмбриогенез* – это эволюционное изменение хода онтогенеза. *Эмбрионизация* – это эволюция по пути ранних стадий онтогенеза. Эмбрионизация ведет в автономизации онтогенеза, то есть обособлению его от непосредственного повреждающего или регулирующего воздействия внешней среды. Автономизация ранних стадий развития обеспечивает его рационализацию, то есть вторичное упрощение и ускорение развития.

Модусы прогрессивной эволюции:

1) *Анаболия* – представляет собой дальнейшее развитие признаков, существовавших у предков. Поскольку отбор происходит по функциональным признакам фенотипа, их дальнейшее развитие более вероятно, чем перестройка более ранних стадий морфогенеза. Этим и объясняется то, что анаболии возникают чаще других модусов филэмбриогенеза. В дальнейшем филогенеза анаболии подвергаются рационализации. Это связано с тем, что на любой признак, сохраняющие свое адаптивное значение, действует стабилизирующий отбор, что приводит к совершенствованию морфогенеза и, тем самым, к упрощению и ускорению развития признака. С другой стороны при удлинении и усложнении онтогенеза не может быть рационализация анаболии, поэтому наблюдаются неблагоприятные последствия для организма.

Анаболия – надставка конечных стадий онтогенеза. Наиболее часто встречающийся модус филэмбриогенеза.

2) *Девияция* – отклонение на промежуточных стадиях онтогенеза потомков по сравнению с предками. Этот модус приводит к прогрессивному развитию организма. Примером является развитие пера у птиц, в сравнении с развитием чешуи у их предков - рептилий.

3) *Архаллаксис* – изменение первичных зачатков. Это редкое явление, не является прогрессивным модусом филэмбриогенеза.

Реальным модусом филэмбриогенеза являются анаболия и не-много девиация [20]. Все остальные модусы это результат вторичной перестройки формообразования под действием стабилизирующего отбора.

При отрицальной анаболии наблюдаются редументация признаков.

Редукция органов в процессе филогенеза происходит посредством филэмбриогенезов. Если какая-нибудь подсистема организма утрачивает свое функциональное значение и перестает подвергаться действию естественного отбора, она начинает разрушаться. Редукция органов происходит при афаназии, при которой закладка органа сначала развивается прогрессивно, затем ее развитие прекращается, и начинается редукция. В результате она исчезает бесследно.

Ретардация – замедление темпов индивидуального развития признака.

Акцеллерация – ускорение темпов индивидуального развития признака.

Гетерохрония – изменение сроков закладки (или) темпов развития органов в ходе филогенеза.

Функциональными причинами ретардации являются во-первых, бесполезность органа и даже его вредность на определенной стадии онтогенеза (снижение адаптации всего организма); во-вторых, задержка в своем развитии на определенной стадии онтогенеза, в виду его положительного влияния на адаптивную способность всего организма. В первом случае развитие органа прекращается до тех стадий онтогенеза, когда его функционирование станет адаптивным.

Акцеллерация возникает на основе системогенеза – трансстадийного переноса признака, обусловленного адаптивностью более раннего начала их функционирования, либо в результате рационализации онтогенеза. Акцеллерации обусловленные рационализацией формообразования представляют собой наиболее распространенный класс гетерохронии. В результате трансстадийного переноса происходят изменения и в морфологии этих признаков. Гетерохрония ведет не только к перестановке признаков, возникновению новых для данной стадии их сочетания, но и к качественной перестройке самих этих признаков.

Эволюционное значение гетерохронии заключается в повышении адаптивности тех стадий онтогенеза, на которые переносятся функциональные стадии развития подвергающихся акцелерации или ретардации признаков, но и в изменении конструктивной базы дальнейшей эволюции этих стадий.

Гетерохрония меняет морфологию, создает новые функции на тех или иных этапах онтогенеза и, в тоже время меняет условия функционирования других синхронных с ней структур. Это резко повышает эволюционную пластичность соответствующих стадий и, тем самым, создает возможность резкого изменения направления их эволюции.

Филэмбриогенез выявляется при сравнении таксонов не ниже видового ранга. Основой формирования филэмбриогенезов является эволюция морфогенетических корреляций – креодов онтогенеза. В результате рационализации онтогенеза сохраняются те морфогенетические корреляции, которые наиболее важны для продолжения индивидуального развития. Такие взаимосвязи развивающихся подсистем организма И.И.Шмальгаузен назвал корреляциями общего значения [21]. Рационализация обеспечивает надежность морфогенетических зависимостей, а автономизация обеспечивает их устойчивость и к генетическим, и к средовым повреждениям. Поэтому, фенотип, понимаемый как процесс онтогенеза, представляет собой систему более устойчивую, чем генотип – программа индивидуального развития. Устойчивость морфогенеза, а не наследственность, как таковая, ответственна за преемственность организации в череде поколений [22].

Эволюция онтогенеза представляет собой сложное переплетение филэмбриогенезов, каждый из которых меняет функциональные признаки и провизорных и дефинитивных стадий развития. Результаты этих изменений различны. Анаболии способствуют дальнейшей эволюции признаков предков, девиации их перестройку, а архаллакисы возникновению новых структур ранее отсутствовавших у предков. Редукция органов в процессе филогенеза происходит посредством филэмбриогенезов. Если какая – либо подсистема организма утрачивает свое функциональное значение и перестает подвергаться действию естественного отбора, она начинает разрушаться. Редукция органов происходит при афаназии, когда закладка органа сначала развивается прогрессивно, затем ее развитие прекра-

щается, и начинается редукция. В результате она исчезает. Эволюция онтогенеза представляет собой сложную систему филэмбриогенезов, перестраивающуюся по мере прогрессивной эволюции данного таксона.

Считаем, что ключевые гены слабоспецифичны по отношению к какой-либо конкретной структуре и легко взаимно заменяются. Существование сложных и избыточных генетических сетей обеспечивает не только надежность, но и эволюцию генетических путей развития – возможность смены отдельными генами функции, передачу функции от одного гена другому, вовлечение в сеть ранее незадействованных генов. За счет множества обратных связей, изменение каждого из компонентов генетической сети нежелательно – то есть консервативность компонентов сетей и является результатом их длительной коэволюции. Мы наблюдаем не мгновенное преобразование отдельных *ключевых генов*, а только эволюционное преобразование регуляторных генетических сетей развития как целого.

ГЛАВА 2

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВЕРБЛЮДОВ

Верблюд удачно сочетает в себе такие качества, как высокая мясная и молочная продуктивность, работоспособность приспособленность к условиям пустыни. Это объясняется строением его тела и его биологическими особенностями.

На верхней челюсти верблюды имеют резцы, особенно верхняя, раздвоенная и очень подвижная. Слизистая оболочка рта покрыта ороговевшими сосочками. Складчатость оболочки носа способна задерживать значительную часть влаги, содержащуюся в выдыхаемом воздухе, и абсорбировать влагу из воздуха в процессе дыхания. Кроме того, ноздри закрываются во время песчаных бурь и предотвращает попадание пыли и песка в легкие.

Желудок состоит из трех разделов - рубца, сетки и сычуга, имеет значительную вместимость (250 л). Оболочка желудка хорошо приспособлена для накопления воды и пищевых соков. В отличие от крупного рогатого скота и овец, у верблюдов нет книжки, зато рубец в двух листах, где он выпячивается, имеет ячеистые образования, способствующие сохранению запасов влаги (у других животных выпячивание отсутствует). В рубце эти образования выражены более четко, чем в сетке. Желудок верблюдов приспособлен к самой грубой пище (колючки, жестколистные растения), не переваривает зерно – концентраты и брикетированные корма.

Конечности оканчиваются не копытами, а парнопалой лапой с небольшими копытцами в виде ногтей. Пальцы ног мозолоногих защищены не копытами, а мозолоногими подушками. У верблюдов на передних ногах подушка на пальцах не разделена и поэтому оставляет цельный округлый след. Лапы при наступлении на землю расширяются. Такое строение ног позволяет животным передвигаться по сыпучим пескам и рыхлому снегу, но затрудняет их движение по грязи и скользкой дороге. В отличие от копытных животных, верблюды почти не вытаптывают травостой пастбищ, что благоприятно сказывается на продуктивности выгонов.

Жировые запасы в горбах верблюда - это своеобразный страховой фонд энергии и сил животного, который используется в пе-

риод недостатка пищи и воды. При окислении 1 г горбового жира через легочное испарение выделяется 1,07 г воды. Вместе с тем, отложение жира в горбах быстро расходуется и для его восполнения в условиях пастбищного содержания требуется около 3-4 месяцев. За раз верблюды могут употреблять до 100 л воды, которые скапливаются в ячеистых мешках желудка.

Шерстный покров верблюда имеет важное адаптивное значение: он защищает от перегрева, снижает испарение, сохраняет влагу. Остриженный верблюд теряет поверхностью кожи намного больше воды, чем нестриженный. Верблюд выживает при потере жидкости, равной четверти его живой массы (человек при потере жидкости в два раза меньше этой величины погибает). Все это свидетельствует о высокой адаптивной способности верблюда к условиям существования в пустыне.

Верблюд обладает редкостной для теплокровного животного способностью изменять температуру тела в значительном диапазоне: от 34⁰ С ночью до 42⁰ С в полдень. Такие колебания температуры тела позволяют ему существенно снижать утечку влаги из организма: чем ниже температура, тем меньше теряется влаги. Верблуду свойственно замедленное дыхание. За минуту он делает всего 8-10 вдохов и выдохов, крупный рогатый скот-до 25. Эта разница очень важна, так как при каждом выдохе происходит потеря капли воды в виде пара. Верблюд держит рот постоянно закрытым, препятствуя тем самым испарению влаги.

Лактационный период у верблюдиц продолжается 18 месяцев, поэтому выход молодняка на 100 маток и деятельность хозяйства по воспроизводству поголовья оценивается за два смежных года.

Кожа верблюдов вдвое толще, чем у крупного рогатого скота. Самая толстая часть ее покрывает горб, потом ягодицы, далее - участки грудной клетки. В области горбов кожа эластичная, способная сильно растягиваться, когда горбы наполнены, они сжимаются без складок, если они становятся пустыми. Вообще кожа верблюда плотно обтягивает туловище, отсутствуют даже коленные складки.

Эпидермис у верблюда также почти в два раза толще, чем у крупного рогатого скота, и колеблется в пределах 40-100 мкм.

Волосные фолликулы расположены группами, сальные железы состоят из 2-3 долек и особенно глубоко располагаются в обла-

сти горба. Потовых желез мало, наибольшее количество их - в паховой области.

У дромедаров сзади затылочного гребня в коже расположены скопления желез гроздевидного строения, выделяющих темно-коричневый секрет неприятного запаха, количество которого увеличивается в случной период.

На коже верблюда имеется семь бесшерстных мозолистых образований. У дромедара мозоли более толстые, грудная мозоль достигает толщины 2 см, через нее проходит центр тяжести. Мозоли позволяют животным лежать на раскаленной до 70⁰ С почве.

Половой диморфизм. Половой диморфизм у верблюдов достаточно хорошо выражен. Самцы отличаются мощной мускулатурой, глубиной груди, большим развитием гривы, бороды, галифе и эполет. У кастратов тип тела меняется мало, они лишь отличаются некоторой высоконогостью, так как после кастрации рост трубчатых костей продолжается.

Мошонка у верблюда-самца расположена между бедрами значительно глубже, чем у быка. Семенники небольшие, но по сравнению с другими животными перевернуты по всей длине. Пенис находится в сумке, где S-образный изгиб расположен спереди семенников. Свободная часть пениса отогнута назад и, отделяясь под животом в виде соска, может изменять свое положение благодаря особым мышцам, расположенным на брюшной фасции.

У верблюдиц яичники небольшие, размером с лесной орех, бугристые. Яйцепроводы длинные, твердые. Матка двурогая, а по величине меньше, чем у кобылы или коровы.

Физиологическое половое созревание у дромедаров наступает в 12-15 месяцев, но хозяйственное – не ранее, чем в три года. Бактрианы становятся половозрелыми в 15-18 месяцев, допускают же их к случке лишь в четыре года. Поскольку половой инстинкт проявляется к двум годам, то с этого же времени самцов отделяют от самок. Самцов начинают использовать как производителей не раньше, чем в 5 летнем возрасте.

Эмбриогенез. Эмбриогенез или эмбриональное развитие зародыша является центральной проблемой современной биологии верблюдов. Эмбриональное развитие осуществляется под контролем генетической информации, получаемой зародышем с момента оплодотворения яйцеклетки. Однако, реализация этой информации

зависит от взаимодействия генотипа и условий среды и осуществляется сложной системой в генотипе оплодотворенной яйцеклетки. Разнообразные условия среды могут в определенных пределах изменять активность генов, что и обуславливает фенотипическое разнообразие эмбрионов (см. главу 1.3).

Перинатальное развитие верблюдов можно условно разделить на *четыре периода*.

Первый период – яйцеклетки, или предимплантационный, начинается от оплодотворения яйцеклетки сперматозоидом и заканчивается ее имплантацией. Он длится у самок верблюда 20-25 дней. За это время оплодотворенная яйцеклетка проходит ряд делений и на стадии бластоцисты имплантируется в левом роге матки.

Второй период – зародышевый – формируется плацента и начинается закладка органов и тканей. Питательные вещества в основном поступают к зародышу из крови матери. Продолжительность зародышевого периода у дромедара 40 дней, у бактриана 50 дней и у межвидовых гибридов от 45 до 50 дней.

Третий период – предплодный период. У дромедара продолжительность этого периода составляет 40 дней, бактриана 45 дней и межвидовых гибридов от 40 до 46 дней.

Четвертый - плодный период – заканчивается выжеребкой верблюдиц. В течение плодного периода дифференцируются элементы органов и тканей, и начинается их функционирование. Эмбрион быстро растет и развивается. Продолжительность плодного периода у бактрианов 315 суток, дромедаров- 305, межвидовых гибридов 300-312 дней.

В таблице 1 приведены данные А.Баймуканова и Д.А.Баймуканова по продолжительности жеребости и стандартные отклонения для верблюдиц разных генотипов.

Срок хозяйственного использования верблюдов. Племенное использование самцов ограничено возрастом в 20 лет, так как уже с 16-17 летнего возраста их половая активность снижается. Самок используют обычно до 25 лет, после чего производят их выбраковку, независимо от способов их разведения и методов выведения.

Фенотипические особенности бактрианов и дромедаров. В общих чертах следует отметить следующие отличительные особенности. Дромедары характеризуются головой с сильно выпуклым нешироким лбом, удлиненными лицевыми костями, образующими

горбоносый профиль. Шея дромедара длинная и значительно подвижная, с хорошо развитой мускулатурой.

При соединении с туловищем шея сливается с холкой, край которой соединяется с основанием горба: туловище глубокое, плотное, относительно короткое, грудная мозоль (по грудной кости) сильно развита, длинная, широкая. Горб хорошо упитанных верблюдов представляет собой округленный к вершине конус, который на 30-40 см выделяется над спиной; у основания он округлый, а к вершине может быть несколько сдавлен с боков.

Таблица 1 - Продолжительность жеребости у верблюдоматок
в сутках

Порода	X	δ	Порода	X	δ
Казахский бактриан южно-казахстанский тип	415	7,0	Монгольский бактриан	425	8,6
Казахский бактриан кызылординский тип	425	8,2	Казахский бактриан урало – букеевский тип	430	6,4
Казахский бактриан западной популяции	427	8,7	Казахский бактриан мангистауской популяции	420	7,3
Туркменский дромедар	390	5,6	Нар - мая	410	6,1
Казахский дромедар	385	5,0	Инер-мая	400	6,3
Калмыцкий бактриан	420	8,0	Курт	380	5,2
Кез-нар 1	395	4,2	Курт –н ар	387	5,9
Коспак 1	405	5,8	Арада	387	5,2
Бай-нар	392	4,3	Байдара	396	5,5
Берекет-нар	407	6,2	Индийский бактриан	430	9,5
Байгур	410	7,4	Байдасбек	405	6,5
Бекдас - нар	402	8,4	Берекет - коспак	409	6,8
Кез - нар 2	397	5,5	Кез - нар 3	399	7,1
Коспак 2	410	7,6	Коспак 3	412	6,9

Конечности длинные, мускулистые. Передние лапы больше задних. Характерными и строго постоянными особенностями оброслости дромедаров является полное отсутствие свойственной бактрианам и гибридам опушки предплечий (галифе) и наличие, совершенно отсутствующих у двух последних опушки лопатки, удли-

ненных (на 10-15 см от уровня основного шерстного покрова) «эполет», начинающихся от холки и резко кончающихся по горизонтали на уровне локтя. Свойственной бактрианам и гибридам чёлки у дромедаров нет; грива густая, широкая, короткая и кончается на половине шеи. Опушка нижнего края шеи у дромедаров образована из сравнительно коротких и густых волос начинается от середины нижней челюсти и, проходя в форме свисающего двухъярусного зоба, кончается намного ниже верхней трети шеи. По характеру пигментации волосяного покрова дромедары могут быть окрашены либо одноцветно, либо грива, борода, эполеты и нижние части конечности окрашены темнее относительно основного покрова, либо, наоборот, светлее.

В отличие от дромедаров, бактрианы имеют широкую в глазницах, со сравнительно короткими лицевыми костями, голову, в связи с чем, морда у них кажется несколько острой. Шея менее длинная (чем у дромедаров), но более изогнута с боков она уже. У достаточно упитанных верблюдов верхний край шеи непосредственно сливается с основанием переднего горба, и прощупать холку невозможно. Между основаниями переднего и заднего горбов лежит пространство спины длиной в 20-40 см, остающееся свободным и незаполненным жиром даже у хорошо упитанных верблюдов. Основание заднего горба кончается на линии подвздошных костей. Характерной особенностью экстерьера бактриана, сравнительно с дромедарами, является более длинное туловище при сравнительно коротких ногах, причем удлинено туловище за счет его средней части-спины и объемистого брюха, плечи и в особенности крестец развиты сравнительно слабо.

Слой ороговевшего эпителия на грудной мозоли и подошвах лап у бактрианов развит меньше, чем у дромедаров. Бактрианы, как животные северного климата, богато обрастают шерстью. Зимняя оброслость бактрианов своеобразна. На лбу бактрианы имеют чёлку (торчащие вертикально волосы в виде розетки). Начиная от затылка, по верхнему краю шеи идет длинная, широкая грива, свисающая на обе стороны, образованная из очень грубых волос. По всему протяжению нижнего края шеи тянется борода (нижняя грива) из длинных грубых волос, достигающая у самцов 60 см (у самок короче). У бактрианов очень развито, отсутствующая у дромедаров, опушка предплечий, (так называемое галифе), которое начинается на уровне

плечелопаточного сочления и свисает до самых запястий. Верхушки горбов одеты пучками грубых длинных волос, свисающих на обе стороны. В отличие от самок дромедаров молочная продуктивность самок бактрианов не высокая.

ГЛАВА 3

ГЕНОФОНД ВЕРБЛЮДОВ КАЗАХСТАНА

В Казахстане и сопредельных государствах СНГ разводят пять пород верблюдов.

Казахский бактриан (двугорбый верблюд). Общие численные размеры 130000. Общее количество разводимых самок 70000, в том числе 90% разводят в чистоте. Бактрианов казахской породы разводят в Республике Казахстан (92%), Кыргызстане и в Астраханской, Саратовской, Волгоградской областях Российской Федерации (8%). Лучших верблюдов казахской породы разводят в Южно-Казахстанской, Кызылординской, Мангистауской, Актюбинской, Западно - Казахстанской и Атырауской областях Казахстана.

В казахской породе бактрианов ведется селекция по трем направлениям продуктивности.

Казахские бактрианы мясошерстного направления продуктивности. Живая масса у самцов -750 кг, самок – 650 кг. Высота холки у самцов-184 см, самок-180 см. Косая длина туловища у самцов 175 см, самок 170 см. Настриг шерсти у взрослых особей самцов – 12,5 кг, самок - 7,5 кг. Удой маток за 12 месяцев лактации-920 кг, жирность-6,2%. Средний убойный выход у самцов-58%, самок-56%.

Казахские бактрианы мясо-молочного направления продуктивности. Живая масса у самцов - 670 кг, самок -580 кг. Высота холки у самцов-179 см, самок-173 см. Косая длина туловища у самцов 170 см, самок 165 см. Настриг шерсти у взрослых самцов – 10,5 кг, самок - 6,4 кг. Удой маток за 12 месяцев лактации-1450 кг, жирностью-5,7%. Средний убойный выход у самцов-55%, самок-53%.

Казахские бактрианы молочного направления продуктивности. Живая масса у самцов-720 кг, самок-590 кг. Высота холки у самцов-182 см, самок-178 см. Косая длина туловища у самцов 165 см, самок 158 см. Настриг шерсти у взрослых самцов - 8,5 кг, самок - 6,0 кг. Удой маток за 12 месяцев лактации в среднем составляет 1750 кг, жирностью - 5,6%. Средний убойный выход у самцов-52%, самок-48% (рисунок 6).

В казахской породе бактрианов сформированы три самостоятельных типа, обусловленных условиями их формирования в определенных экологических зонах:

Урало-букеевский тип сосредоточен в степной зоне Западно-Казахстанской, Актюбинской областей и песчаных районах Атырауской области. Средняя живая масса самцов-850 кг (лучших-1100 кг), самок-720 кг. Высота в холке у самцов-198 см, самок-192 см. Годовой настриг шерсти у самцов-10 кг, самок-6,5 кг.

Кызылординский тип распространен в Кызылординской и Карагандинской областях. Средняя живая масса самцов - 690 кг, самок-620 кг. Высота холки у самцов -184 см, самок-179 см. Средний настриг шерсти производителей - 8,5 кг, верблюдоматок-5,7 кг.

Южно-Казахстанский тип распространен в Южно-Казахстанской, Жамбыльской, Алматинской и Мангистауской областях. Средняя живая масса самцов - 650 кг, самок - 560 кг. Высота в холке у самцов-178 см, самок-170 см. Средний настриг шерсти у самцов -12,0 кг, самок- 7,0 кг (рисунок 7).



Рисунок 6 - Верблюдоматка казахской породы бактрианов молочного направления продуктивности [по А.Баймуканову, 2002 г.]



Рисунок 7 - Верблюд-производитель казахского бактриана южно-казахстанского типа [по Д. А.Баймуканову, 2002 г.]

В условиях Прикаспийской низменности распространены две популяции – мангистауская и западная:

Мангистауская популяция верблюдов казахского бактриана получила распространение в условиях полуострова Мангышлак

(рисунок 8). Средняя живая масса самцов 640 кг, самок 570 кг. Высота в холке у самцов 175 см, самок 167 см. Средний настриг шерсти у самцов 8,5 кг, самок 5,5 кг.

Западная популяция казахских бактрианов распространена в Жылыойском, Махамбетском и Индерском районах Атырауской области. Средняя живая масса самцов 720 кг, самок 650 кг. Высота в холке у самцов 190 см, самок 187 см. Средний настриг шерсти у самцов 9,0 кг, самок 6,5 кг.

Калмыцкий бактриан (двугорбый верблюд). Общее поголовье-4500, в том числе маток-1500. Более 1050 голов самок разводят в чистоте, то есть скрещивают с самцами той же породы. Общее число самцов, использованных для разведения -100. В настоящее время калмыцкая порода считается исчезающей. Высота холки взрослых особей-самцов-190 (180-200) см, самок-180 (175-190) см, живая масса самцов-770 (650-900) кг, самок-650 (570-720) кг. Убойный выход у самцов-57,5%, самок-56,0%. Калмыцкая порода бактрианов преимущественно мясошерстного направления продуктивности. Данная порода используется в качестве улучшателей казахских и монгольских бактрианов для повышения роста, массивности, живой массы путем вводного скрещивания.

Монгольский бактриан (двугорбый верблюд). Общие численные размеры более 200 тыс. Общее количество разводимых самок -100 тыс., в том числе, 90% разводят в чистоте. Общее число самцов, используемых для разведения - около 5 тыс.

Монгольскую породу бактрианов разводят в Монголии, в Республике Тува Российской Федерации и в Республике Казахстан общее поголовье составляет менее 1500 голов.

В монгольской породе бактрианов различают два самостоятельных отродья:

Ханын хэцийн хурен. Живая масса самцов - 570-600 кг, настриг шерсти- 10 кг, высота холки-170 см. Живая масса у лактирующих самок-530-640 кг, настриг шерсти-5,3 кг; высота в холке-165 см, за 12 месяцев лактации дают 319,8 л молока. Основное поголовье сосредоточено в сомоне «Мандаловоо» Монголии.

Галбын говийн улан. Живая масса самцов-630 кг, настриг шерсти-11 кг, высота в холке-172 см. Самки имеют живую массу-560 кг, настриг шерсти-5,5 кг, удой за 12 месяцев лактации-314 л. Лучших животных этого отродья разводят в сомоне «Ханбогд» Монголии.

Животные отродья галбын говийн улан разводят в Тувинской республике, улучшенные казахскими бактрианами путем вводного скрещивания. Живая масса улучшенных монгольских бактрианов-570 кг, удой самок за 12 месяцев лактации-500-600 кг со средней жирностью молока 5,4 % (рисунок 9).

Казахский дромедар - аруана (одногоорбый верблюд). Общие численные размеры менее 1000 голов, общее количество самок-250 голов, которые 100% разводят в чистоте. Верблюдоматки имеют живую массу 570 кг, настриг шерсти 4 кг, высоту в холке 185 см, косую длину туловища 155 см, удой молока за 12 месяцев лактации 3200 кг с жирностью 4,2%. Лек – производители имеют живую массу 820 кг, настриг шерсти 5 кг, высоту в холке 195 см, косую длину туловища 165 см (рисунок 10).

Основная масса верблюдов казахского дромедара сосредоточена в Южно-Казахстанской, Мангистауской и Атырауской областях Республики Казахстан.



Рисунок 8 - Верблюд – производитель породы казахский бактриан мангистауской популяции [по Д.А.Баймуканову, А.Баймуканову 2002 г.]



Рисунок 9 - Селекционное стадо монгольских бактрианов [по А.Баймуканову, 1986 г.]

Туркменский дромедар - арвана (одногоорбый верблюд). Общие численные размеры- 120000, общее количество разводимых самок-56900 голов. Все самки 100% разводят в чистоте. Общее число самцов, используемых в чистопородном разведении-2500. Дро-

медаров туркменской породы разводят также в Узбекистане-20000, Казахстане-15000 голов.

В туркменской породе одногорбых верблюдов различают четыре внутривидовых типа.

1) *Сакарчагинский молочно-мясной тип*. Высота холки взрослых верблюдов-188 см, живая масса-720 кг. Удой маток за 12 месяцев лактации-3500 л, со средней жирностью 3,5% (рисунок 11).

2) *Ербентский молочный тип*. Высота холки у взрослых особей-178 см, живая масса-610 кг. Удой маток за 12 месяцев лактации - 4400 кг при жирности молока 3,3 % (рисунок 12).

3) *Иранский мясо - молочный внутривидовый тип*. Высота холки у взрослых самцов 185 см, самок 178 см. Живая масса и настриг шерсти у взрослых самцов 650 кг и 4,0 кг, самок 550 кг и 2,8 кг. Удой маток за 12 месяцев лактации 3200 кг с жирностью молока 3,3%.

4) *Казахский мясо - молочный внутривидовый тип*. Высота холки взрослых самцов-185 (175-195) см, самок 180 (170-190) см. Живая масса самцов- 750 кг (600-900), самок- 580 кг (550-680). Удой маток за 12 месяцев лактации 2800 кг со средней жирностью 3,4-3,8%. Убойный выход у самцов 60%, самок 57,5% (рисунок 13).



Рисунок 10 - Самец казахского дромедара в возрасте 4 лет.
Живая масса 560 кг
[по А.Баймуканову, 2009 г.]



Рисунок 11 - Туркменский дромедар (Сакарчагинский мясо-молочный тип). Самка в возрасте 5 лет
[по Д.А.Баймуканову, 2009 г.]



Рисунок 12 - Верблюдоматка туркменского дромедара
(Ербентский молочный тип)
[по Д.А.Баймуканову, 2009 г.]

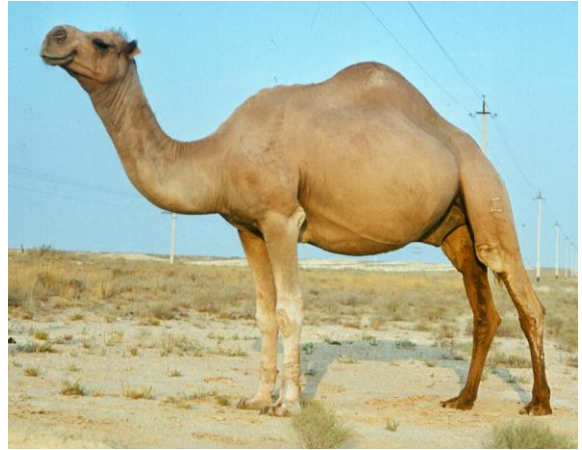


Рисунок 13 - Лек - производитель туркменского дромедара
(Казахский мясо-молочный внутрипородный тип) [по Д.А.Баймуканову, 2002 г.]

ГЛАВА 4

МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ ВЕРБЛЮДОВ

В верблюдоводстве селекционерам издавна было известно, что гибриды в отношении многих признаков, в том числе хозяйственно важных, по своим значениям превышают обе исходные родительские формы. Явление это, известное как гибридное преимущество, получило название гетерозис. Гетерозис проявляется не только в увеличении значений большинства экономически важных признаков, таких, как молочная продуктивность верблюдов, повышенная приспособленность по сравнению с исходными формами. Исходя из этого, существует другое название гетерозиса «гибридная мощность».

В возникновении гетерозиса определенную роль играет эпистаз, или взаимодействие генов разных пар. Гетерозиготный генотип имеет значительно больше возможностей для создания новых эпистатических взаимодействий из-за большой разнородности собранных вместе генов по сравнению с гомозиготными особями или хотя бы имеющими более низкий уровень гетерозиготности.

Казахстан является центром, где возможно разведение бактрианов и дромедаров, в связи с этим, получило широкое распространение гибридизация между ними, то есть различные варианты скрещивания. В зависимости от исходных родительских форм различают два способа гибридизации: казахский – при скрещивании самки бактриана с самцом дромедара и туркменский – при скрещивании самки дромедара с самцом бактриана. Полученные гибриды первого и последующих поколений носят различные названия, описания которых приводятся ниже.

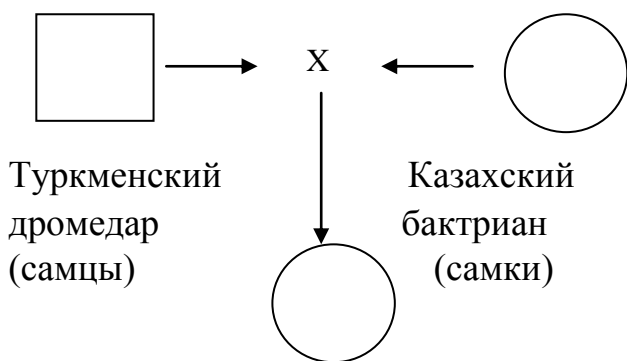
Гибриды первого поколения. Гетерозис у гибридов первого поколения наров проявляется в более крупном и мощном телосложении, повышенной плодовитости, жизнеспособности и приспособленности к условиям существования.

При скрещивании маток казахского бактриана с производителем туркменского дромедара породы Арвана получают гибридов *нар-мая* (самки, рисунок 14 - 15) и наров (самцы).

При скрещивании самок туркменского дромедара породы Арвана с производителями казахского бактриана получают гибридов *инер-мая* (самки, рисунок 16 - 17) и наров (самцы).

Гибриды первого поколения при казахском и туркменском способах скрещивания внешне похожи на дромедаров – одногорбые, но горб большей растянутости спереди назад. Форма головы, шеи и оброслости гибрида сходна с формой бактриана. Наследование молочной и шерстной продуктивности промежуточное. По живой массе, рабочим качествам и выносливости гибриды первого поколения превышают исходные родительские виды.

С точки зрения генетики, гибридов первого поколения можно отнести к группе гибридов, получаемые методом промышленного скрещивания. «Промышленным называют скрещивание нескольких пород между собой для получения помесей I поколения как пользовательных животных, не оставляемых для дальнейшего разведения». Этот метод скрещивания порожден практикой животноводства с целью использования помесей I поколения с ярко выраженным гетерозисом».



Нар – мая F₁ (50%b) (самки)

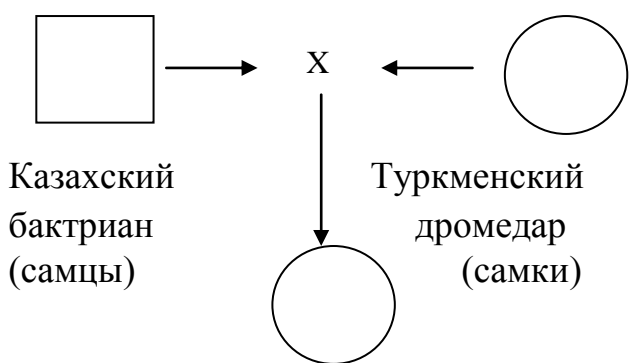
Рисунок 14 - Схема выведения гибридов первого поколения нар - мая F₁ (50%b)



Рисунок 15 - Гибридная самка первого поколения «Нар-Мая» (мать казахский бактриан, отец туркменский дромедар). Живая масса 640 кг, высота в холке 190 см, косая длина туловища 162 см, настриг шерсти 4,5 кг, среднесуточный удой молока 10,2 кг с жирностью 4,5% и содержанием белка в молоке 3,5% [по Д.А.Баймуканову, А.Баймуканову, 2002 г.]

Гибриды второго поколения. Гибриды второго поколения, получаемые путем воспроизводства гибридов первого поколения «в себе», встречаются довольно редко.

Гибриды группы коспак. Коспак – это группа гибридных верблюдов, получаемых путем поглотительного скрещивания самок – гибридов первого поколения нар-мая с самцами-бактрианами. В зависимости от доли содержания крови бактриана, коспак подразделяется на **бал-коспак** (синоним коспак-1, рисунок 18) (бактриан 75%, дромедар 25%), **мырза коспак** (синоним коспак-2, рисунок 19 - 20) (бактриан 87,5%, дромедар 12,5%), **нар-коспак** (синоним коспак 3, рисунок 21) (бактриан 93,75%, дромедар 6,25%). У коспаков по мере возрастания содержания крови бактрианов, наблюдается, во-первых, повышение шерстной продуктивности и содержания жира в молоке; во-вторых, снижение абсолютного показателя удоя молока.



Инер – мая F₁ (50% d) (самки)

Рисунок 16 - Схема выведения гибридов первого поколения «Инер - мая F₁ (50% d)»



Рисунок 17 - Гибридная верблюдо - матка первого поколения «Инер - мая» [по Д.А.Баймуканову А.Баймуканову, 2011г.]

Гибридные верблюды группы «Кез-нар». Гибридные верблюды группы «Кез-нар» получают путем скрещивания гибридных верблюдиц группы «Коспак» с производителями туркменского дромедара (рисунки 22 - 24).

Гибриды группы курт. Курт – группа гибридных верблюдов выводимых методом поглотительного скрещивания гибридов первого поколения **инер-мая** с самцами дромедарами туркменской породы. В зависимости от кровности дромедара, курт подразделяют

на **курт I** (синоним жун, кохерт, рисунок 25) – гибриды этой подгруппы содержат $\frac{3}{4}$ крови дромедара и $\frac{1}{4}$ крови бактриана, **курт II** (синоним курт, сапалдрык, рисунок 26) – 87,5% дромедара и 12,5% бактриана, **курт III** – 93,75% дромедара и 6,25% бактриана (рисунок 27), **курт IV** (синоним казахский дромедар, казахский арвана, рисунок 28) – 96,875% дромедара и 3,125% бактриана.

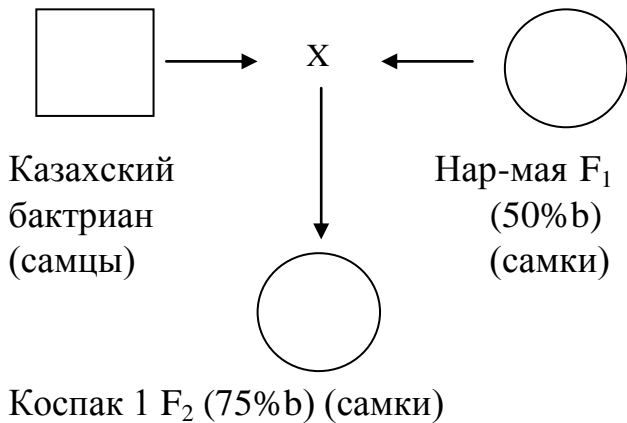


Рисунок 18 - Схема выведения Коспак 1 F₂ (75%b) (Патент РК №14890)

Рисунок 19 - Верблюдоматка коспак 2 (Мырза-Коспак). Живая масса 610 кг, высота в холке 180 см, косая длина туловища 152 см, настриг шерсти 4,8 кг, среднесуточный удой молока 6,0 кг с содержанием жира в молоке 4,5% и молочного белка 3,8%

[по ДА.Баймуканову, 2002г.]

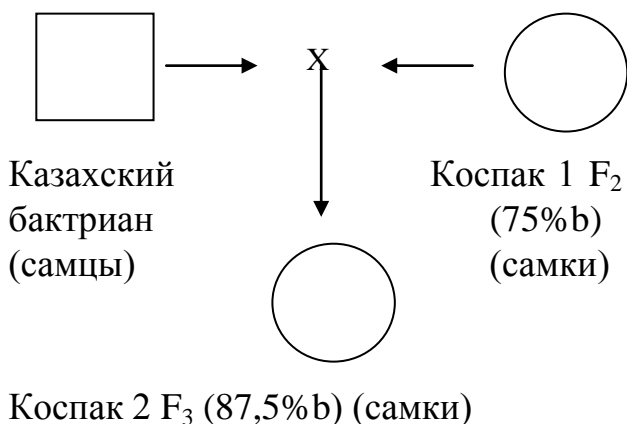


Рисунок 20 - Схема выведения Коспак 2 F₃ (87,5%b) (Патент РК №14890)

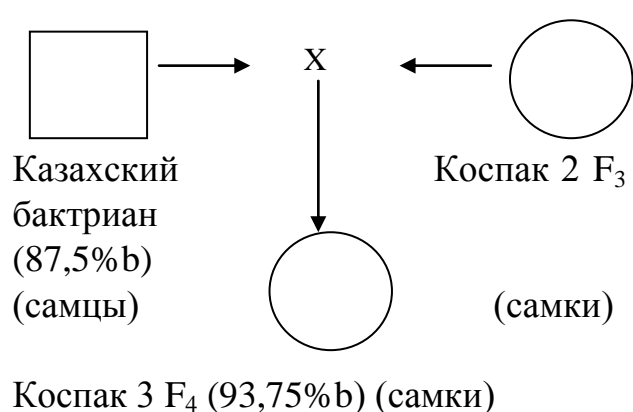


Рисунок 21 - Схема выведения Коспак 3 F₄ (93,75%b) (Патент РК №14890)

Гибриды группы **курт** имеют один компактный горб при слабо выраженной опушке предплечий, который с каждым новым поколением при поглощении становится менее заметным, следы его сохраняются до 5-6 поколения. По данным А.Баймуканова [1981] с увеличением доли крови дромедаров у гибридов группы **курт** молочность увеличивается, снижается содержание жира в молоке, уменьшается абсолютный настриг шерсти. По промерам тела у **куртов** идет снижение обхвата груди по мере снижения содержания доли крови бактрианов при поглотительном скрещивании на дромедаров.

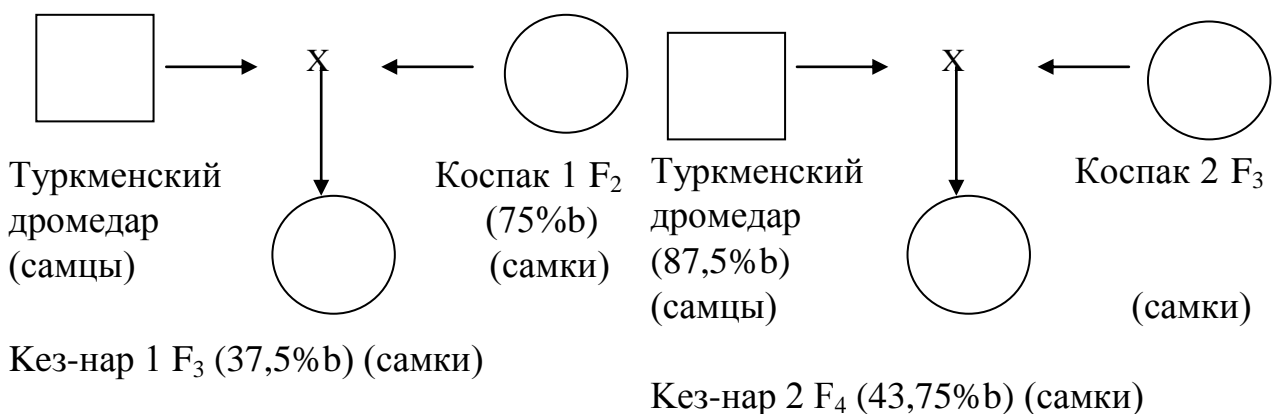


Рисунок 22 - Схема выведения Кез-нар 1 F₃ (37,5%b) (Патент РК №14148)

Рисунок 23 - Схема выведения Кез-нар 2 F₄ (43,75%b) (Патент РК №14148)

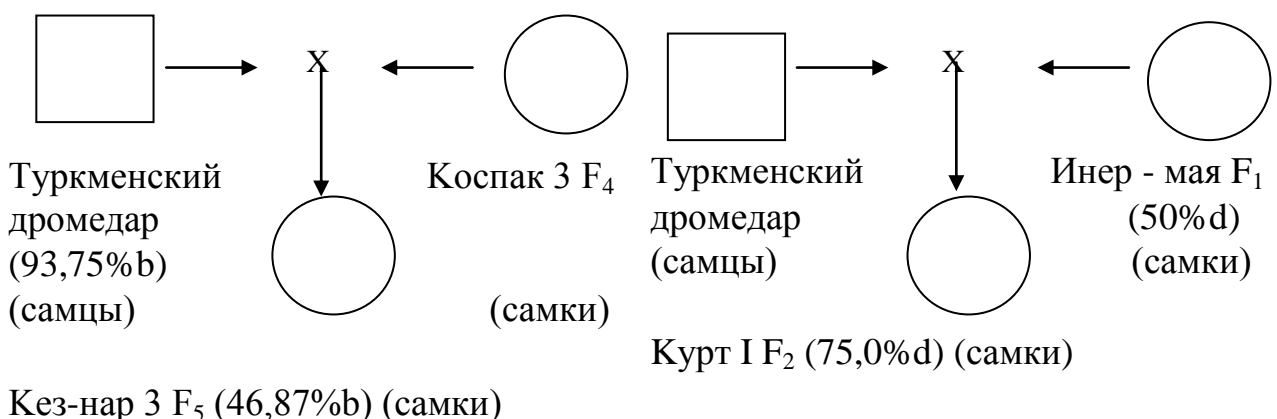


Рисунок 24 - Схема выведения Кез-нар 3 F₅ (46,87%b) (Патент РК №14148)

Рисунок 25 - Схема выведения Курт I F₂ (75,0%d)

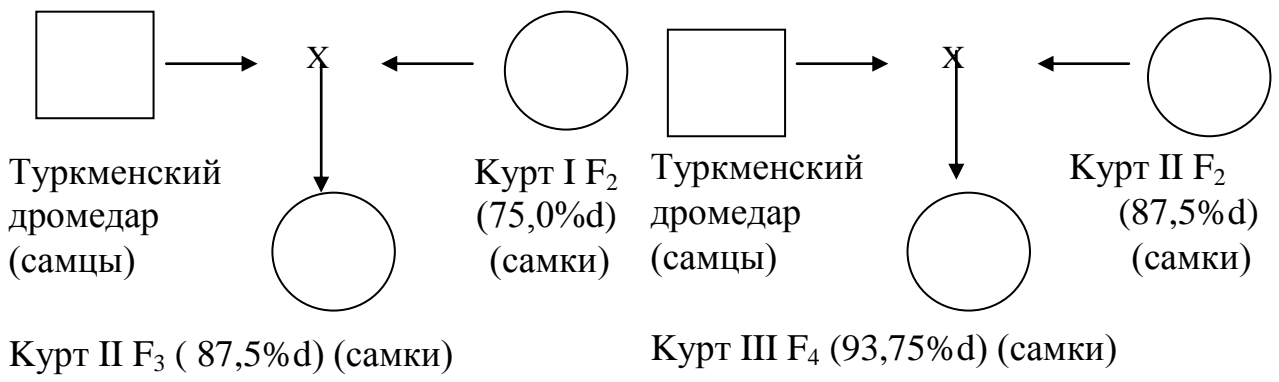


Рисунок 26 - Схема выведения Курт II F₃ (87,5% d)

Рисунок 27 - Схема выведения Курт III F₄ (93,75% d)

Гибридные верблюды группы «Курт-нар». Гибридных верблюдов группы «Курт-нар» получают путем скрещивания гибридных верблюдиц группы «Курт» с производителями туркменского дромедара (рисунок 29 - 30).

Гибридные верблюды «Арада». Гибридные верблюды «Арада» - новая генерация гибридных верблюдов, выведенная с использованием трехпородного скрещивания верблюдов: казахский бактриан, туркменский дромедар и казахский дромедар (рисунок 31). Схема выведения гибридных верблюдов «Арада», предложенная профессором А. Баймукановым приведена на рисунке 32.

Гибридные верблюды «Байдара». Способ выведения гибридных верблюдов «Байдара» заключается в том, что межвидовое скрещивание осуществляют путем подбора гибридных маток Коспак 1 F₂ (75% b) с производителями казахского дромедара. Схема выведения гибридных верблюдов «Байдара», предложенная профессором А. Баймукановым указана на рисунке 33.

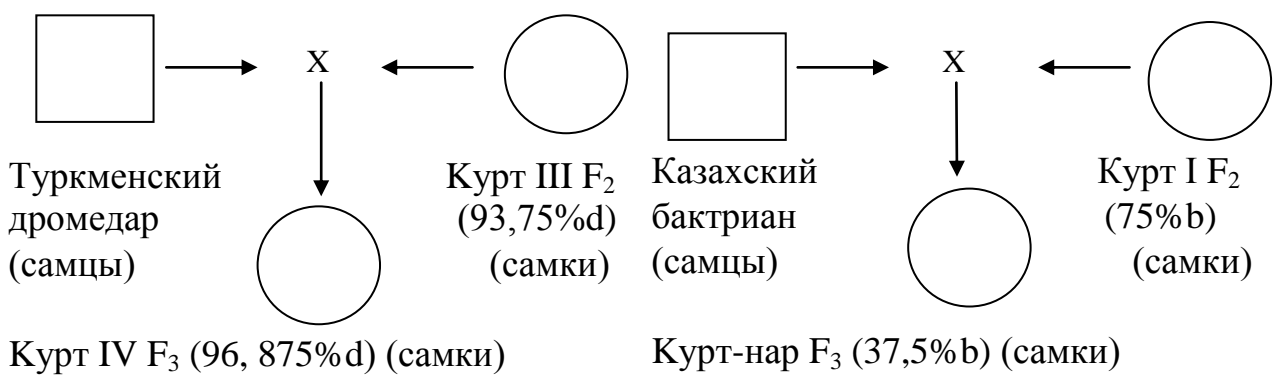


Рисунок 28 - Схема выведения Курт IV F₅ (87,5% d)

Рисунок 29 - Схема выведения гибридных верблюдов Курт-нар F₃ (37,5% b) (Патент РК №14147)

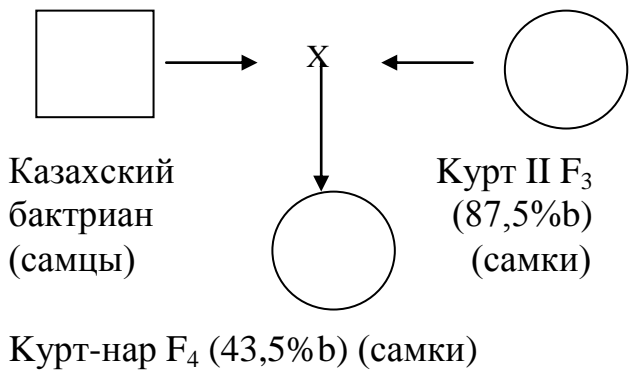


Рисунок 30 - Схема выведения гибридных верблюдов «Курт-нар F₄ (43,5%b) (Патент РК №14147)

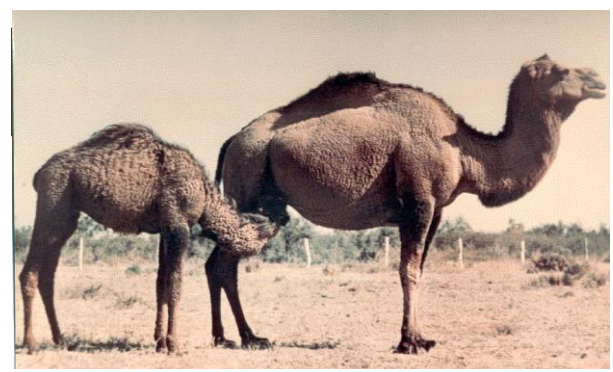
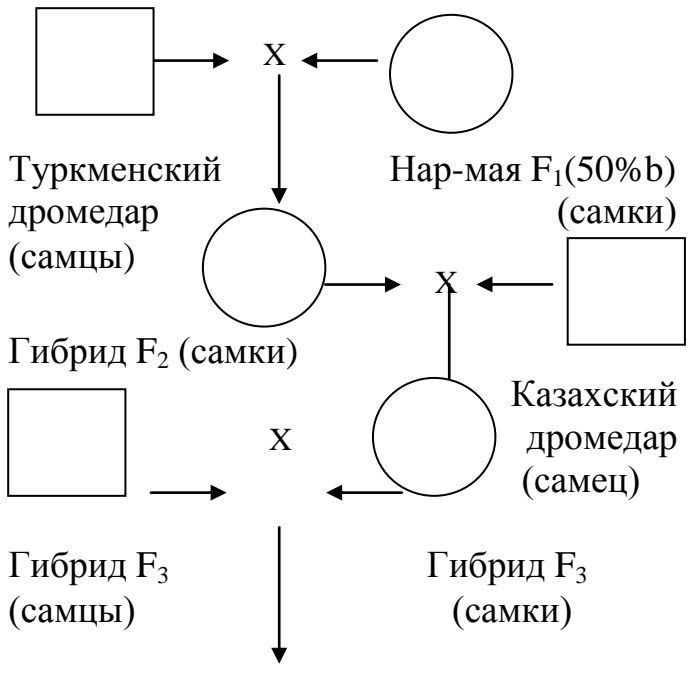


Рисунок 31 - Верблюдоматка «Арада» [по А.Баймуканову, 1998г.]

Гибридные верблюды «Бай - нар». Способ выведения гибридных верблюдов «Бай-нар» заключается в том, что межвидовое скрещивание осуществляют путем подбора гибридных маток Курт 1 F₂ (75%b) с производителями казахского дромедара. Схема выведения гибридных верблюдов «Бай-нар», предложенная профессором А. Баймукановым указана на рисунке 34.



«Арада» разведение «в себе»
 Рисунок 32- Схема выведения гибридных верблюдов «Арада» (Патент РК №15452)

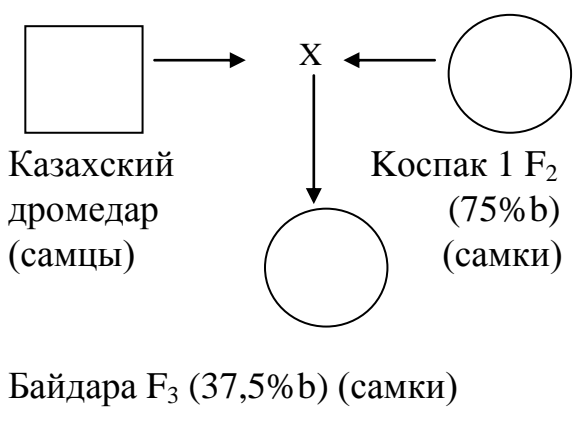


Рисунок 33 - Схема выведения гибридных верблюдов «Байдара» (Патент РК №15884)

Гибридные верблюды «Берекет-нар». Способ выведения гибридных верблюдов *берекет-нар* заключается в межвидовом скрещивании гибридных самок *бал-коспак* (F_2) с производителем *калмыцкого бактриана* для получения гибридных самок третьего поколения *берекет-коспак* (F_3) (рисунок 35). Полученных гибридных самок *берекет-коспак* (F_3) в дальнейшем скрещивают с производителем *туркменского дромедара*. На рисунке 36 отражена схема выведения гибридных верблюдов “Берекет-нар”, предложенная Д. Баймукановым и А.Баймукановым.

Гибридные верблюды «Байдасбек». Способ выведения гибридных верблюдов *байдасбек* включает скрещивание гибридных самок *кез-нар* F_5 с производителем казахского дромедара с живой массой не менее 700 кг, настригом шерсти не менее 5,0 кг с молочной продуктивностью в родословной не ниже 3500 кг и жирностью молока не менее 4%.

Из полученных гибридных верблюдов окончательно отбирают самок с высотой в холке не менее 175 см, косой длиной туловища не менее 156 см, обхватом груди не менее 210 см, обхватом пясти не менее 20,0 см, настригом шерсти не менее 3,5 кг, среднесуточным удоем молока не третьем месяце лактации не менее 7,0 кг жирностью молока не менее 4,0%, живой массой не менее 580 кг. Схема выведения гибридных верблюдов *байдасбек* предложенная А.Баймукановым, Б.С.Турумбетовым и Д.А.Баймукановым проводится на рисунке 37.

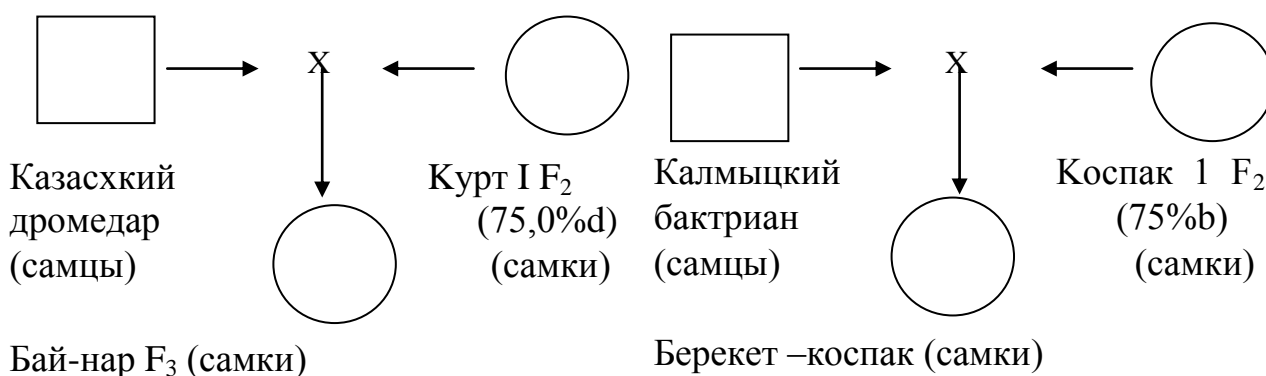


Рисунок 34 - Схема выведения гибридных верблюдов «Бай-нар» (Предварительный патент РК №15885)

Рисунок 35 - Схема выведения Берекет –коспак

Гибридные верблюды «Байтур». Способ получения гибридных верблюдов *байтур* заключается в скрещивании гибридных самок *курт-нар* (F_4) с производителем казахского дромедара. Из полученного потомства *байтур* (F_5) отбирают самок с суточным удоём молока не ниже 9,5 кг с содержанием жира не ниже 4,2%, живой массой не менее 585 кг и настригом шерсти не менее 3,8 кг. Схема выведения гибридных верблюдов «Байтур» приводится на рисунке 38.

Гибридные верблюды «Бекдас-нар». Особый интерес в межвидовой гибридизации верблюдов представляет новая генерация гибридных животных *бекдас-нар*, где исходной материнской формой выступает курт II (F_3). Способ выведения гибридных верблюдов *бекдас-нар* заключается в поглотительном скрещивании гибридных самок курт II (F_3) с производителем казахского дромедара с живой массой не менее 650 кг, настригом шерсти не менее 4,5 кг, с молочной продуктивностью по матери не ниже 3200 кг с жирномолочностью не менее 3,8%. Из четвертого поколения гибридных верблюдов *бекдас* (рисунок 39) окончательно отбирают самок с живой массой не менее 580 кг, с суточным удоём молока не менее 10 кг, содержанием жира в молоке не менее 4,0%, настригом шерсти не менее 3,8 кг и производителей с живой массой не менее 680 кг, настригом шерсти не менее 4,2 кг и проводят воспроизводительное скрещивание. Схема выведения «Бекдас-нар» приведен на рисунке 39.

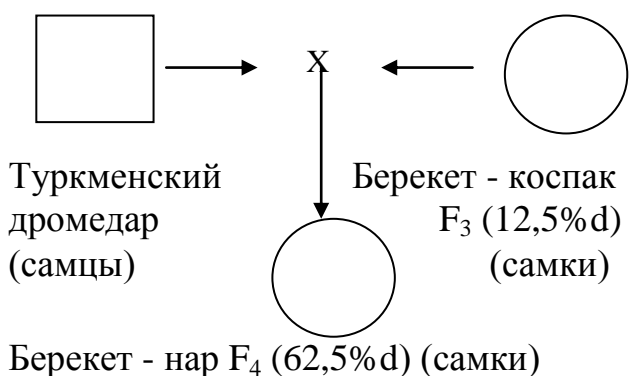


Рисунок 36 - Схема выведения гибридных верблюдов «Берекет-нар»
Патент РК №16748

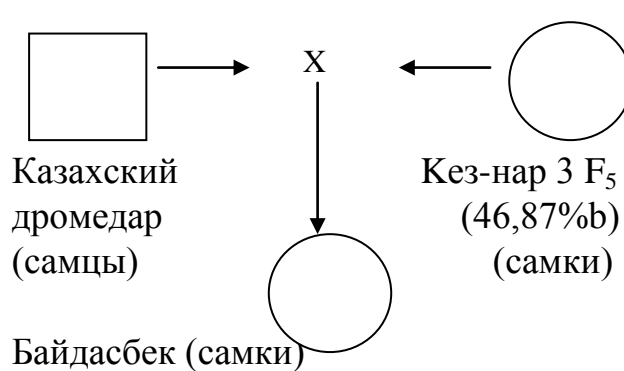


Рисунок 37 - Схема выведения гибридных верблюдов «Байдасбек»
Патент РК №23600

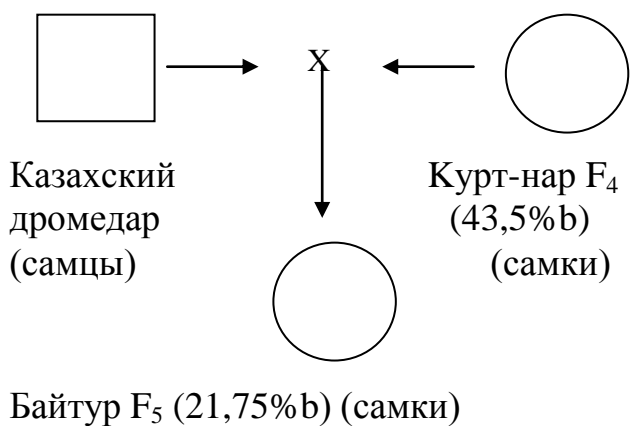


Рисунок 38- Схема выведения гибридных верблюдов «Байтур» Патент РК №23602

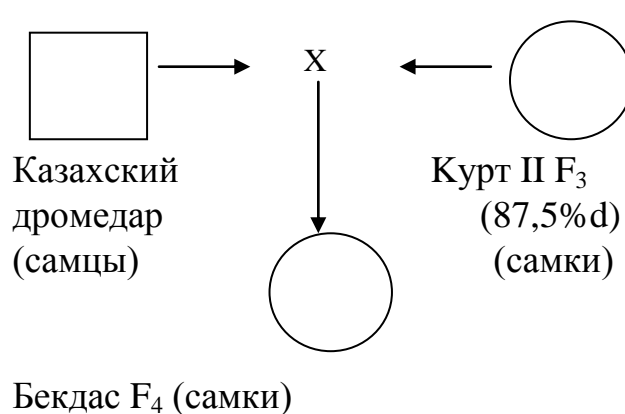


Рисунок 39 - Схема выведения гибридных верблюдов «Бекдас F₄» Патент РК №23601

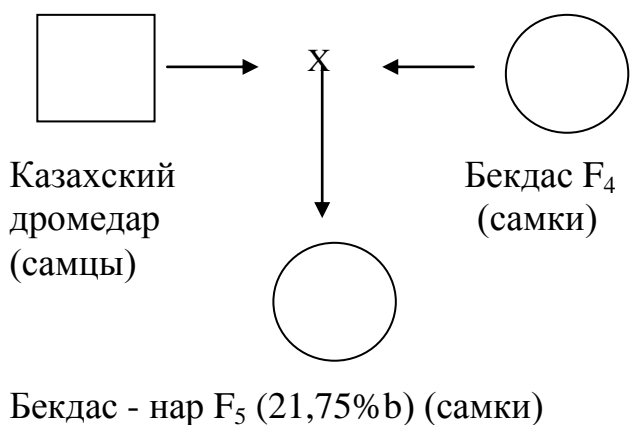


Рисунок 40 Схема выведения гибридных верблюдов «Бекдас – нар F₅ (21,75%b)» Патент РК №23601

В таблице 2 приведены средние показатели живой массы и промеров тела верблюдиц разных генотипов, а в таблице 3 средние показатели продуктивности.

Таблица 2 - Живая масса и промеры тела верблюдиц разных генотипов

№ п/п	Порода, вид верблюдов	Кол-во, голов	Живая масса, кг	Промеры, в см			
				высота в холке	косая длина туловища	обхват груди	обхват пясти
1	2	3	4	5	6	7	8
1	Бактриан казахский	30	618	178	153	226	21,5
2	Бактриан калмыцкий	12	670	192	171	235	23,0

3	Казахско-калмыцкий бактриан (F ₁)	20	632	185	164	230	22,5
4	Казахско-калмыцкий бактриан (F ₂)	15	635	185	165	232	22,5
5	Дромедар туркменский	30	535	183	162	217	22,0
6	Дромедар казахский	25	576	180	160	225	21,5
7	Гибриды						
7.1	Нар-мая (F ₁ b)	20	640	190	162	240	23,0
7.2	Коспак I (F ₂ b)	20	625	180	155	235	20,0
7.3	Коспак 2 (F ₃ b)	20	610	180	152	240	21,0
7.4	Коспак 3 (F ₄ b)	20	620	180	150	240	21,5
7.5	Кез-нар1 F ₃	20	630	185	158	234	21,5
7.6	Кез-нар2 F ₄	20	647	190	160	238	21,5
7.7	Кез-нар3 F ₅	20	655	195	164	242	22,0
7.8	Байдара	20	642	187	165	250	22,5
7.9	Бай-нар	20	650	190	168	255	22,0
7.10	Арада	30	600	188	160	232	22,0
7.11	Берекет-коспак	20	645	190	160	260	23,5
7.12	Берекет-нар	15	680	197	166	264	24,0
7.13	Инер-мая (F ₁ d)	20	615	188	160	230	22,5
7.14	Курт-нар (3 d)	20	607	182	155	224	20,0
7.15	Курт-1 (F ₂ d)	20	560	183	154	225	19,5
7.16	Курт-нар(F ₄ d)	20	620	185	152	221	20,5
7.17	Гибрид (F ₄ d)	12	640	187	167	235	22,0
7.19	Байдасбек	20	620	188	161	225	21,5
7.19	Байтур	20	650	185	165	230	21,0
7,20	Бекдас - нар	20	610	192	164	217,0	21,0

Таблица 3 - Продуктивность верблюдиц разных генотипов

№ п/п	Порода, вид верблюдов	Количество, голов	Настриг шерсти, кг	Ср. суточ. удой молока, кг	Жир, %	Белок, %	Индекс плодовитости, %	Лимит годового удоя молока, кг
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	Бактриан казахский	30	6,0	5,7	5,5	3,5	39	950-1950

2	Бактриан калмыцкий	10	6,5	3,0	5,2	3,2	37	350-720
3	Казахско-калмыцкий бактриан (F ₁)	25	6,3	3,5	5,4	3,3	40	540-920
4	Казахско-калмыцкий бактриан (F ₂)	15	6,4	4,2	5,4	3,4	42	640-1100
5	Дромедар туркменский	30	3,1	12,5	3,3	3,1	45	1950-4800
6	Дромедар казахский	20	4,0	11,5	4,5	3,5	46	2150-4000
7	Гибриды							
7.1	Нар-мая (F _{1b})	20	4,5	10,2	4,5	3,5	48	1585-3200
7.2	Коспак I (F _{2 b})	20	4,2	5,5	4,7	3,5	41	1200-2400
7.3	Коспак 2 (F _{3 b})	20	4,8	6,0	4,5	3,8	41	1180-2150
7.4	Коспак 3 (F _{4 b})	20	4,7	5,8	4,6	3,7	41	1020-1980
7.5	Кез-нар1 F ₃	20	4,5	7,2	3,8	3,5	40	1320-2650
7.6	Кез-нар2 F ₄	20	4,5	7,5	4,0	3,5	43	1290-2800
7.7	Кез-нар3 F ₅	20	4,6	8,0	4,5	3,5	43	1400-3000
7.8	Байдара	10	3,5	8,5	4,7	3,2	45	1650-3500
7.9	Бай-нар	20	3,0	9,5	4,3	3,3	46	1930-3700
7.10	Арада	30	4,0	10,1	4,2	3,6	48	2000-4000
7.11	Берекет-коспак	20	4,5	4,0	4,6	3,4	39	720-1400
7.12	Берекет-нар	20	3,7	7,0	4,5	3,5	45	980-2500
7.13	Инер-мая (F1d)	20	3,4	11,0	3,8	3,4	47	1800-3500
7.14	Курт-нар (F3 d)	20	3,5	8,7	4,1	3,6	46	1740-3200
7.15	Курт-1 (F2 d)	20	3,0	7,5	4,2	3,5	45	1500-3000
7.16	Курт-нар (F4 d)	20	3,4	11,0	4,1	3,5	46	2000-3700
7.17	Гибрид (F4 d)	20	3,7	9,3	4,2	3,6	46	1400-3400
7.18	Байдасбек	20	4,0	10,0	4,2	3,8	46	2100-3700
7.19	Байгур	20	4,2	10,0	4,4	3,8	46	1850-3800
7.20	Бекдас - нар	20	4,0	11,0	4,3	3,9	46	2200-4000

ГЛАВА 5

КАРИОТИП ВЕРБЛЮДОВ

Основная задача частной цитогенетики сельскохозяйственных животных заключается в изучении связи количественной и качественной изменчивости наследственных структур клеток с биологическими и хозяйственно-полезными признаками животных.

Хромосомы (от греческого *chroma* – цвет, краска, и греческого *soma* – тело) - органоиды клеточного ядра, являющиеся носителями генов и определяющие наследственные свойства клеток и организмов. Способны к самовоспроизведению, обладают структурной и функциональной индивидуальностью и сохраняют ее в ряду поколений. Каждый вид организмов обладает характерным и постоянным набором хромосом в клетке, закрепленным в эволюции данного вида, и его изменения происходят только в результате мутаций.

В кариотипе различают половые хромосомы, аутосомы, ядрышко - образующие хромосомы; у некоторых видов сельскохозяйственных животных и птиц могут существовать добавочные хромосомы, число которых непостоянно и которые не содержат генов, свойственных данному виду.

Кариотип (от греческого *karuon* – орех, ядро ореха и греческого *typos* – образец, форма), совокупность признаков хромосомного набора (число, размер, форма хромосом), характерных для того или иного вида. Постоянство кариотипа каждого вида поддерживается закономерностями митоза и мейоза. Описание хромосомного набора проводится на стадии метафазы или поздней профазы и сопровождается подсчетом числа хромосом, морфометрией, идентификацией центромеры (первичной перетяжки), ядрышкового организатора (вторичной перетяжки), спутника и т.д. Особенности строения хромосом выявляются дифференциальным окрашиванием.

Задачей цитогенетического мониторинга в верблюдоводстве является изучение хромосомного полиморфизма, оценка и прогнозирование распространения хромосомных мутаций с последующим наблюдением за фенотипом и его изменчивостью у животных основных пород используемых в племенном деле.

Задачей фенотипического мониторинга является обследование здорового поголовья, как правило, используемых в племенных

репродукторах для дальнейшего воспроизводства стада, разработки общезоотехнических и фенотипических параметров животных конкретной породы.

В настоящее время в связи с ухудшением состояния окружающей среды цитогенетическим исследованиям млекопитающих придается пристальное внимание при оценке мутагенной опасности различных регионов.

При цитогенетическом мониторинге различных пород верблюдов анализ частоты геномных мутаций представляется очень важным, поскольку этот тип мутаций может возникать иными путями в сравнении с генными и хромосомными нарушениями.

Мутациями (от латинского *mutatio* – изменение, перемена), называют внезапные естественные или вызванные искусственно наследуемые изменения генетического материала, приводящие к изменению тех или иных признаков организма. От характера изменений в генетическом материале различают мутации: точковые, инверсии, хромосомные перестройки (абберации) и мутации, заключающиеся в изменении числа хромосом.

Спонтанные мутации возникают как ошибки при воспроизведении генетического материала, поскольку редупликация не происходит с абсолютной точностью, а процессы репарации не обладают абсолютной эффективностью. Частота спонтанного мутирования у каждого вида верблюдов генетически обусловлена и поддерживается на оптимальном уровне.

Вопрос о вкладе различных мутаций в генетическую изменчивость различных пород верблюдов окончательно не решен. Основными типами мутаций являются изменения в числе или структуре хромосом, хромосомные мутации, изменения в структуре ДНК – генные мутации.

Хромосомные и генные мутации вызывают либо нарушение жизнеспособности и плодовитости, либо снижает устойчивость к болезням и продуктивность. Это связано с тем, что они приводят к нарушению деления клеток, нормального распределения хромосом между ними, изменяют ход синтеза белков, ферментов.

Мутации обычно разделяют на три типа

1) генные или точковые, связанные с изменениями в определенном локусе хромосомы, в результате чего из имеющегося аллеля образуется новый.

2) структурные перестройки (хромосомные aberrации) когда затрагивается структура одной хромосомы.

3) Геномные связанные с изменениями числа хромосом (полиплоидия, анеуплоидия).

Хромосомные перестройки делятся на два основных типа:

1. Внутрихромосомные – изменения внутри одной хромосомы.
2. Межхромосомные – обмен участками между негомологичными хромосомами.

Внутрихромосомные перестройки представлены:

1) Нехватками – делеции, дефишенсы. Делеция – потеря внутреннего участка хромосомы. Продуктом нехваток может быть образование колец. Большие нехватки вызывают эмбриональную смерть, малые могут вызвать фенотипический эффект, сходный с генными мутациями.

2) Дупликация – умножение отдельных участков хромосом несущие одни и те же гены. По фенотипическому эффекту дупликации во многих случаях сходны с точечными мутациями и являются одним из важных механизмов эволюции.

3) Инверсия – переворачивания внутреннего участка хромосом на 180° . Может быть парацентрическая – в переворачиваемый участок не входит центромера; перичентрическая – участвует центромера и близлежащие участки. Инверсии отводится важная эволюционная роль в дивергенции видов.

4) Внутрихромосомные транслокации – перемещение участка хромосом из одного района в другой район той же хромосомы.

Реципрокные транслокации – обмен участками хромосом.

Инверсия – внутрихромосомное перемещение хромосом материала без обмена и tr может быть в масштабе одного плеча, так и обоих.

К межхромосомным перестройкам относятся центрические (робертонские) слияния (tr), реципрокные tr.

Центрическими слияниями называют слияние двух акроцентрических хромосом и имеет важное значение в эволюции животных.

Идентификация и классификация хромосомных нарушений непосредственно связаны с проблемой кариотипической нормы. Анализ результатов многочисленных исследований хромосом человека показывает, что имеется большое число случаев отклонений от

общепринятого кариологического стандарта, которые не приводят к фенотипическим отклонениям и к аномалиям. Изучение линейной дифференцированности хромосом выявило широкую вариабельность кариотипического полиморфизма у самых различных видов животных. Поэтому в настоящее время возникает необходимость пересмотра понятия кариологического стандарта. Однако, это требует получения надежной информации об особенностях распространения типов полиморфизма хромосом среди отдельных видов, пород и популяций животных, о наследственных их характеристиках, о связи кариотипического полиморфизма с фенотипическими аномалиями, особенно, с воспроизводительными качествами животных.

Исследование гетероплоидии у эмбрионов млекопитающих показывает, что избыток или недостаток отдельных аутосом неодинаково влияет на течение раннего эмбриогенеза. Гаплоидия считается непреодолимым барьером для прохождения эмбриогенеза у млекопитающих. Смерть партеногенетических диплоидных эмбрионов у млекопитающих, возможно, объясняется нарушением взаимоотношения процессов, протекающих в матке в связи с подготовкой к имплантации, и характером развития самого зародыша.

Полиплоидия, в частности, тетраплоидия существенно замедляют пролиферативные процессы, что, вероятно, сказывается на течении морфогенеза. Поэтому, несмотря на то, что развитие плода может иногда достигать, относительно поздних стадий, смерть эмбриона является логическим концом таких случаев.

Трисомия аутосом – приводит, как правило, к раннему прекращению беременности. Более того, плодные пузыри вообще могут не содержать эмбриона, а иметь только зародышевые оболочки.

Моносомия аутосом вызывает нарушение процесса имплантации эмбриона и поэтому препятствует дальнейшему развитию.

Значительную долю всех хромосомных нарушений составляют числовые аномалии хромосом.

Мозаицизм – наличие клеток в организме с различным набором хромосом при условии, что все они ведут начало от одной зиготы.

Химеризм – наличие клеток с различным набором хромосом происходящие от двух и более зигот.

По нашим данным частота полиплоидии, анеуплоидии, являются устойчивым признаком и зависит как от продуктивности, так и используемых методов совершенствования продуктивных качеств животных.

Изучение числа и формы хромосом важно при гибридизации животных для разработки многих теоретических вопросов частной генетики и селекции.

Наибольший успех при гибридизации обычно сопутствует видам, схожим по числу и морфологии хромосом, например, зубр х бизон $\rightarrow F_1$ плодовитое.. При гибридизации як х домашний скот $\rightarrow F_1$ σ бесплодны $2n=60$, т.е. наблюдается ограниченная полость стерильность. Обычно стерильные гетерогаметные животные. По данным И.К.Шарипова при межвидовой гибридизации уриала ($2n=58$) х муфлона ($2n=54$) и домашних овец все гибриды плодовиты]. Мул (σ лошадь х σ осел), лошак (σ осел х σ конь). Породы выведены межвидовой гибридизацией архаромеринос (56 – архар х 56 – овцы). Кидус гибрид соболя и куницы ($2n=38$). Среднеазиатская черная пестрая порода свиней (дикий кабан х свиноматка).

Межродовая гибридизация проводится в лабораторных условиях, и ее результаты скромны в сравнении с межвидовой гибридизацией.

Различают полиморфизм:

- по числу хромосом, связанные с Rtr – рабертсоновскими транслокациями (NF у всех особей постоянно), по числу вариации добавочных хромосом.
- по хромосомным перестройкам, не изменяющимся числом хромосом (перичентрическая инверсия и др.), изменчивость гетерохроматина.

Установлены породные различия у крупного рогатого скота по особенностям распределения ЯОР в хромосомах.

То есть полиморфизм является широко распространенным явлением у сельскохозяйственных животных.

Данные отечественных и зарубежных ученых показывают, возможность выбраковки животных в раннем возрасте по конституциональному кариотипическому статусу (ККС), конституциональной кариотипической изменчивости (ККИ), а также прогнозировать продуктивность по локусам хромосом. Племенная ценность сель-

скохозяйственных животных обычно определяется по способности передавать ценные качества потомству. Хотя есть данные о связи определенных продуктивных показателей с частотой хромосомных и геномных нарушений кариотипа, имеются данные о связи с фенотипом. В настоящее время прогнозирование продуктивности по кариотипу не нашло широкого применения, несмотря на положительные стороны отбора по кариотипу и его изменчивости.

Основные направления исследований в цитогенетике верблюдов и ряда видов сельскохозяйственных животных связаны с выявлением конститутивных цитогенетических аномалий, из которых широкое распространение получила Rtr – робертсоновские транслокации. Имеются три основные гипотезы образования Rtr – робертсоновские транслокации.

1. «Двойного разрыва и транслокации» в негомологичных акроцентрических хромосомах – образуются два разрыва, которые локализуются в одной хромосоме проксимально, а в другой дистально от центромеры. Затем в результате реципрокной транслокации из двух акроцентриков образуется одна метацентрическая хромосома и небольшой центрический фрагмент, который вскоре утрачивается.

2. «Прямого соединения акроцентриков» своими короткими плечами, при этом центромеры обеих хромосом сливаются в один общий участок, функционирующий в дальнейшем как единый кинетокор (Matthey R., 1963, 1965) здесь указано и на центрическое разделение хромосом.

3. «Притяжения между гомологичными участками негомологичных хромосом – причем центрическое слияние можно рассматривать как крайнюю степень хромосомной ассоциации. Это прочное соединение возникает, если притяжение гетерохроматиновых районов коротких плеч акроцентриков, составляющих общую хромосомную ассоциацию, достигает максимума и преодолевает силы отталкивания, существующие между теломерами негомологичных аутосом.

Притяжение гетерохроматиновых районов негомологичных хромосом обусловлено локализацией в них генов, контролирующих синтез рибосомной ДНК (Ohno S., 1969).

У носителей транслокации в мейозе возможны 3 типа расхождения перестроенных хромосом 1-й – обе гаметы получают сбалан-

сированный набор хромосом (одна полностью сбалансированный, другая – условно сбалансированный с транслокацией); 2-й – несбалансированный набор (одна гамета с дупликацией хромосом, другая – с делецией по одной из хромосом, вовлеченная в транслокацию); 3-й – несбалансированный набор (одна гамета с делецией хромосом, другая – с дупликацией). Поэтому от животных с транслокацией наряду с нормальным потомством, время от времени (и от потомства с условно сбалансированным кариотипом) можно ожидать особей с генетическим дефектом. Метод контроля производителей по качеству потомства в этом случае мало эффективен, т.к. вредное действие несбалансированного набора может проявляться не сразу, а через поколение.

Геномные и хромосомные мутации в сравнении с генными мутациями встречаются на порядок чаще и могут быть выявлены с меньшей затратой времени, сил и средств. Случаи конституциональной кариотипической изменчивости обнаруживаются достаточно редко. В то же время у любого животного с нормальным кариотипом и фенотипом можно выявить клетки с различными аномалиями числа и структуры хромосом. Количество таких клеток с нарушениями у отдельных особей колеблется в довольно широких пределах.

В связи с тем, что такие аномалии числа и структуры хромосом различны у одного и того же животного, нельзя утверждать об общей природе происхождения таких клеток. Такая кариотипическая изменчивость называется неконституциональной. Ее источником является спонтанный прижизненный мутагенез в соматических тканях. Смысл изучения неконституциональной кариотипической изменчивости хромосом в соматических тканях состоит, во-первых, в контроле спонтанного мутагенеза, которому подвергаются сами изучаемые животные, что дает возможность своевременно выявлять и освобождать селекционное стадо от носителей высокого уровня хромосомных нарушений.

Анализ спонтанной кариотипической нестабильности необходимо начинать с изучения анеуплоидии в различных популяциях чистопородных верблюдов, разводимые в различных областях Республики Казахстан.

Анеуплоидия относится к довольно распространенному типу кариотипических изменений. Она образуется вследствие нерасхож-

дения хромосом или хроматид во время митоза или мейоза, а также элиминации поврежденных хромосом. Качественными производными этих нарушений являются образовавшиеся гиподиплоидные и гипердиплоидные клетки. Частота образования анеуплоидных клеток, как правило, находится под генетическим контролем. Повышенная частота анеуплоидии имеет связь с ухудшением воспроизводительных функций и с различными заболеваниями.

Превышение частоты гиподиплоидных клеток над частотой гипердиплоидных клеток у верблюдов трудно объяснить только естественными причинами. Большая часть гиподиплоидных клеток однозначно имеет артефактное происхождение и связана с техническими приемами при обработке культур и приготовлением препаратов хромосом. Действительно, манипуляции, применяемые при приготовлении препаратов хромосом, например, центрифугирование и особенно гипотонизация, могут повышать частоту гиподиплоидных клеток. Интенсивное разбрасывание хромосом по предметному стеклу культивированных клеток лейкоцитов крови, предварительно набухших в гипотонической среде, также может приводить к утере части хромосомного набора. Довольно часто при микроскопировании кариотипа некоторые хромосомы обнаруживаются недалеко от основной метафазной клетки. Однако, установить принадлежность отсутствующих или дополнительных хромосом к какой-либо паре затруднительно вследствие сложности их идентификации. Потеря хромосом может иметь и другую природу, как результат элиминации поврежденных хромосом. В случае гипердиплоидных клеток абсолютно исключена вероятность механического проникновения добавочных хромосом, утерянных из других клеток. В связи с этим, необходимо отметить, что основным механизмом образования анеуплоидии является нерасхождение хромосом в мейозе или митозе. Тогда число возникших вследствие этого гиподиплоидных клеток должно быть равным числу гипердиплоидных, так как, если одна дочерняя клетка получила лишние хромосомы, то другая, естественно, останется с нехваткой этих хромосом. Следовательно, за критерий истинной анеуплоидии можно принять число гипердиплоидных клеток, умноженное на два.

Как генетический феномен, полиплоидия состоит в кратном увеличении гаплоидного числа хромосом в ядрах клеток. Есть все основания считать, что появление полиплоидных клеток связано с

восстановительными процессами, регенерацией, функциональной активностью органов и тканей. При исследовании голштинского скота и его помесей наблюдается общая закономерность – влияние генотипа производителя на частоту полиплоидии у потомства. Поэтому изучение влияния генотипа быков на частоту полиплоидии у дочерей является необходимым при кариотипировании клеток культивированных лимфоцитов крови.

Помимо вышеперечисленных спонтанных хромосомных нарушений, нередко в кариотипе животных обнаруживаются такие аномалии, как хроматидные и изохроматидные пробелы, разрывы, делеции и образующиеся в результате этого различные фрагменты генетического материала. У изученных пород верблюдов при анализе кариотипа культивированных лимфоцитов крови довольно часто регистрировались пробелы, хроматидные и изохроматидные разрывы, фрагменты, делеции и множественные разрывы.

У верблюдов кариотип представлен 74 хромосомами, из них 12 метацентрические аутосомы, 60 акроцентрические аутосомы, XX (у самок) и XY (у самцов) половые хромосомы – гоносомы. То есть, кариотип – это набор хромосом соматической клетки свойственный тому или иному виду животных или растений.

В кариотипе верблюдов на основании размеров хромосом и положения центромер четко выделяются две группы хромосом: 30 пар аутосом представляют постепенно убывающий по размерам ряд акроцентриков разной величины и 6 пар аутосом являются небольшими метацентрическими хромосомами.

В кариотипе самок самая крупная пара метацентриков опознавалась как половая X-хромосома, а у самцов самая крупная непарная метацентрическая хромосома также является X-хромосомой, а самая мелкая (по видимому, метацентрик) - Y-хромосомой.

Формулу кариотипа домашнего верблюда можно представить следующим образом:

$$12M + 60A + XY (XX) = 74 (NF = 88),$$

где M – метацентрические хромосомы, A – акроцентрические хромосомы, NF – основное число плеч хромосом диплоидного набора (самок).

У некоторых крупных акроцентриков были хорошо выражены короткие плечи, но у большинства аутосом этого типа центромеры расположены почти терминально. Акроцентрические хромосомы по своим размерам образуют ряд постепенно убывающих величин, в связи с чем, их индивидуальная идентификация при использовании обычных методов окраски не всегда возможна (рисунки 41 - 65).

С учетом распределения хромосом по размерам и положения центромеры, нами предлагается следующая классификация хромосом верблюдов:

Группа «А» – Крупные акроцентрики – 6 пар. Хорошо выражены у всех пар короткие плечи. Относительные размеры 6,32-4,0%.

Группа «В» – Крупно-средние акроцентрики – 9 пар. Короткие плечи заметны только у некоторых крупных акроцентриков. Относительные размеры – 4,16-2,40%.



Рисунок 41 - Метафазная пластинка хромосом самки туркменского дромедара, норма, $2n=74$ (культура лимфоцитов крови).

[По Д.А.Баймуканову, И.К. Шарипову, 2008 г.]



Рисунок 42 - Метафазная пластинка хромосом кариотипа культивированных лимфоцитов крови самки казахского бактриана западной популяции, в норме, $2n=74$ (культура лимфоцитов крови).
 [По Д.А.Баймуканову, 2002 г.]

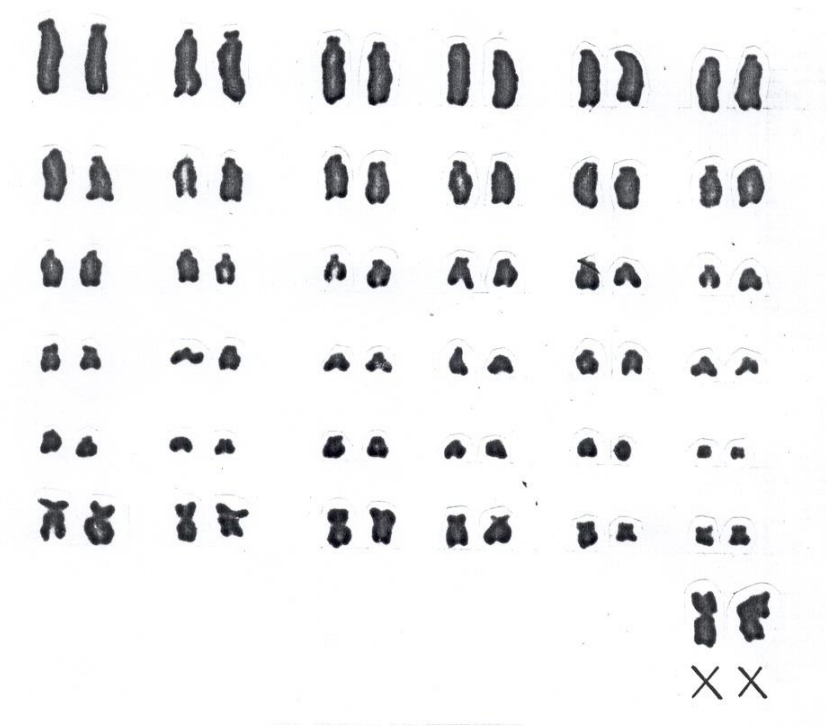


Рисунок 43 - Кариотип самки казахского бактриана западной популяции, в норме, $2n=74$ (культура лимфоцитов крови). [По Д.А.Баймуканову, 2002 г.]



Рисунок 44 - Метафазная пластинка хромосом самца верблюда породы туркменский дромедар, норма, $2n=74$. [По Д.А.Баймуканову, 2002 г.]

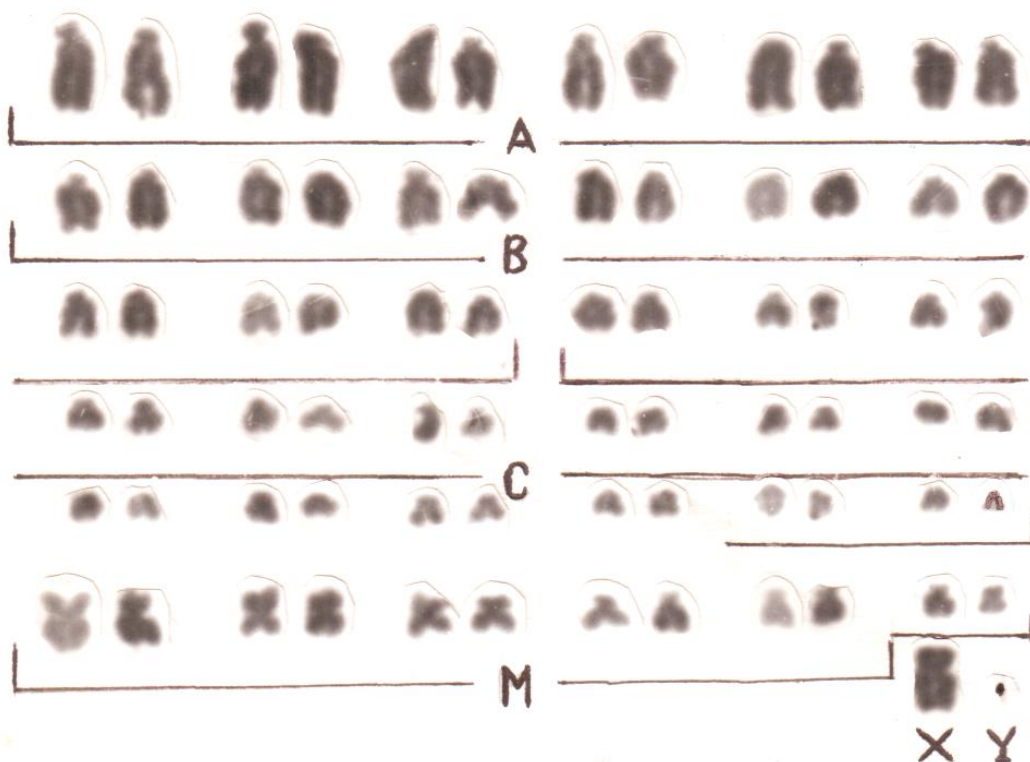


Рисунок 45 - Кариотип самца верблюда породы туркменский дромедар, норма, $2n=74$. [По Д.А.Баймуканову, 2002 г.]

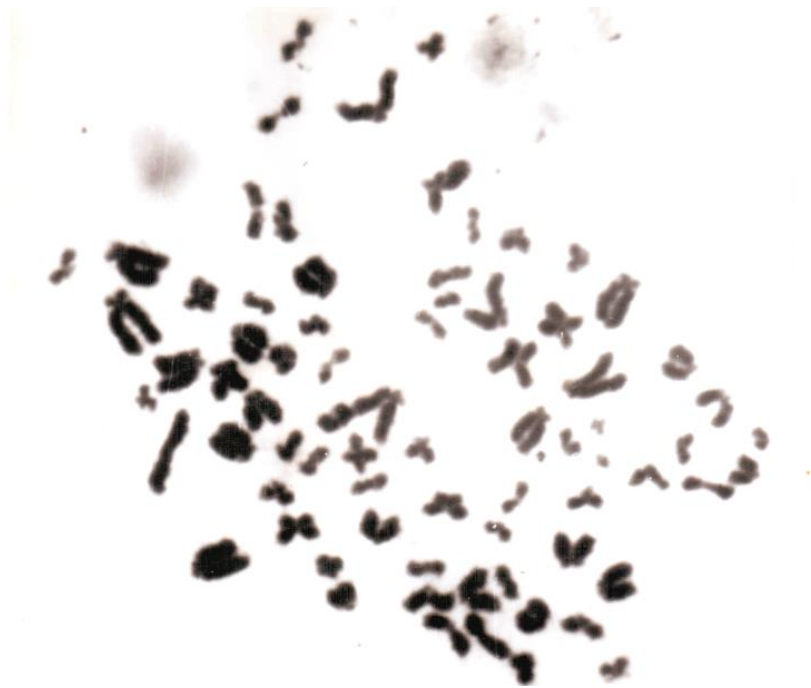


Рисунок 46 - Метафазная пластинка хромосом самки гибридного верблюда Коспак 1, норма, $2n=74$. [По Д.А.Баймуканову, 2002 г.]

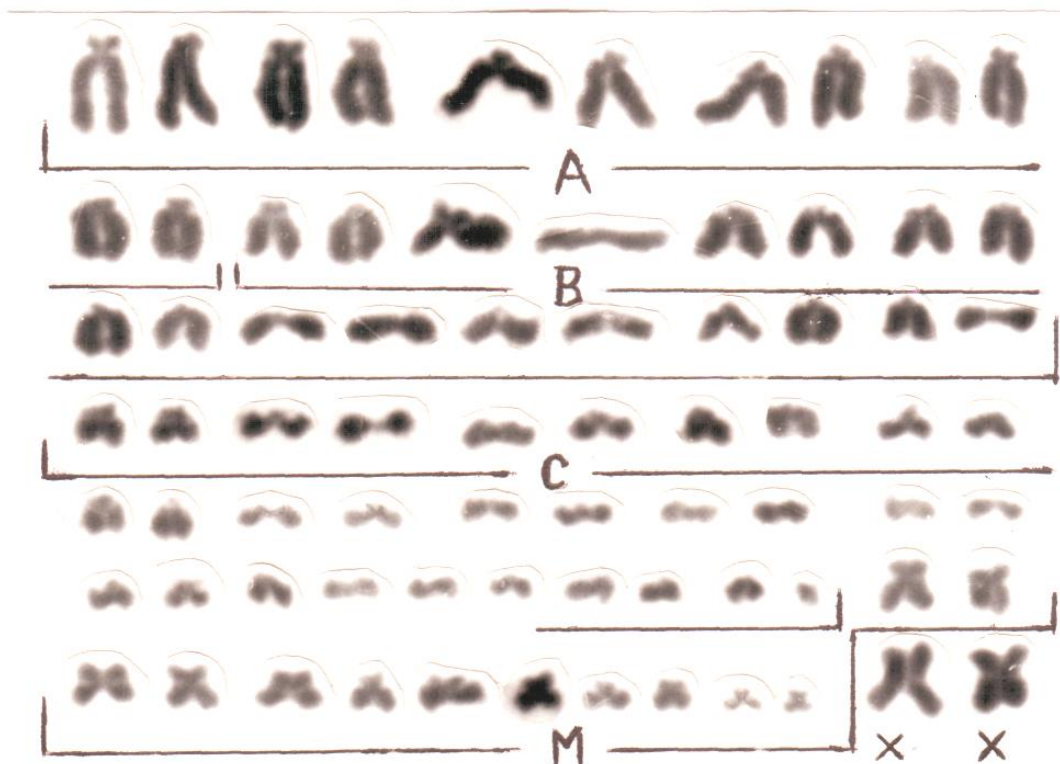


Рисунок 47 - Кариотип гибридного верблюда Коспак 1, норма, $2n=74$. [По Д.А.Баймуканову, 2002 г.]



Рисунок 48 - Метафазная пластинка самки верблюда породы казахский дромедар, норма, $2n=74$ (культура лимфоцитов крови).
[По Д.А.Баймуканову, И.К. Шарипову, 2008 г.]



Рисунок 49 - Метафазная пластинка хромосом самки казахского бактриана мангистауской популяции, норма, $2n=74$. Исследовано под микроскопом Axio-star plus FL.



Рисунок 50 - Метафазная пластинка хромосом кариотипа самки гибридного верблюда «Арада», норма, $2n=74$ (культура лимфоцитов крови).
[По Д.А.Баймуканову, 2009 г.]



Рисунок 51 - Метафазная пластинка хромосом кариотипа самки гибридного верблюда «Байдара», норма, $2n=74$ (культура лимфоцитов крови).
[По Д.А.Баймуканову, 2009 г.]



Рисунок 52 - Метафазная пластинка хромосом кариотипа самки «Бай-нар», норма, $2n=74$ (культура лимфоцитов крови). [По Д.А.Баймуканову, 2009 г.]



Рисунок 53 - Метафазная пластинка хромосом кариотипа самки гибридного верблюда «Кез - нар 1», норма, $2n=74$ (культура лимфоцитов крови). [По Д.А.Баймуканову, 2010 г.]



Рисунок 54 - Метафазная пластинка хромосом кариотипа самки гибридного верблюда «Курт - нар», норма, $2n=74$ (культура лимфоцитов крови). [По Д.А.Баймуканову, 2010 г.]



Рисунок 55 - Метафазная пластинка хромосом кариотипа самки гибридного верблюда «Бекдас - нар», норма, $2n=74$ (культура лимфоцитов крови). [По Д.А.Баймуканову, 2011 г.]



Рисунок 56 - Метафазная пластинка хромосом кариотипа самки гибридного верблюда «Байдасбек», норма, $2n=74$ (культура лимфоцитов крови). [По Д.А.Баймуканову, 2011 г.]



Рисунок 57 - Метафазная пластинка хромосом кариотипа культивированных лимфоцитов крови самки «Байтур», норма, $2n=74$. [По Д.А.Баймуканову, 2011 г.]



Рисунок 58 - Метафазная пластинка хромосом кариотипа культивированных лимфоцитов крови самки «Нар-коспак» (Коспак 3), норма, $2n=74$. [По Д.А.Баймуканову, 2011 г.]



Рисунок 59 - Метафазная пластинка хромосом кариотипа культивированных лимфоцитов крови самки «Бал-коспак» (Коспак 1), норма, $2n=74$. [По Д.А.Баймуканову, 2011 г.]



Рисунок 60 - Метафазная пластинка хромосом кариотипа культивированных лимфоцитов крови самки «Мырза-коспак» (Коспак 2), норма, $2n=74$. [По Д.А.Баймуканову, 2011 г.]



Рисунок 61 - Метафазная пластинка хромосом кариотипа культивированных лимфоцитов крови самки «Кез-нар2», норма, $2n=74$. [По Д.А.Баймуканову, 2011 г.]



Рисунок 62 - Метафазная пластинка хромосом кариотипа культивированных лимфоцитов крови самки «Кез-нар3», норма, $2n=74$.
[По Д.А.Баймуканову, 2011 г.]



Рисунок 63 - Метафазная пластинка хромосом кариотипа культивированных лимфоцитов крови самки «Нар - мая», норма, $2n=74$.
[По Д.А.Баймуканову, 2011 г.]



Рисунок 64 - Метафазная пластинка хромосом кариотипа культивированных лимфоцитов крови самки «Инер -мая», норма, $2n=74$.
[По Д.А.Баймуканову, 2011 г.]



Рисунок 65 - Метафазная пластинка хромосом кариотипа культивированных лимфоцитов крови самки «Беркет-коспак», норма, $2n=74$.
[По Д.А.Баймуканову, 2011 г.]

Группа «С» – Средне-малые акроцентрики – 15 пар. Короткие плечи хромосом выявлены не у всех пар. Относительные размеры – 2,43-0,54%.

Группа «М» – Метацентрики – 6 пар. Относительные размеры – 3,07-1,01%.

Группа половых хромосом – X и Y

Половые хромосомы верблюдов идентифицируются у самцов: две их хромосомы не имеют гомологов, при этом одна из них идентична двум гомологам хромосом самок.

ГЛАВА 6

ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНО G- ОКРАШЕННЫХ ХРОМОСОМ КАРИОТИПА ВЕРБЛЮДОВ

При идентификации хромосом кариотипа верблюдов практикуется - С и - G дифференциальное окрашивание хромосом. В результате дифференциальной окраски хромосом образуются - С и - G – полосы. Механизм дифференциальной окраски заключается в том, что компоненты краски связываются исключительно с ДНК хромосомы. Если удалить ДНК, эффект исчезает. Это связывание ступенчато: сначала с ДНК реагирует циклическая молекула метиленового синего, затем молекула эозина с последующим взаимодействием этих молекул между собой и формированием красящего компонента (комплекса). Разная степень или прочность связи красителя с ДНК зависит и от особенностей конфигурации и взаиморасположения ДНК в хромосоме.

При дифференциальной окраске каждая хромосома приобретает свой специфический рисунок - чередование светлых и темных полос, отражающих функциональную различную активность отдельных районов хромосом.

Окрашенные участки хромосом - это низкоактивные в генетическом отношении гетерохроматиновые районы хромосом, а активные неокрашенные эухроматиновые районы

Таким образом, следует отметить, что *G-полосы* выявляются после специальных обработок. При этом в хромосомах видны поперечные оптически более плотные (темные) и менее плотные жизненно важные транскрипционные гены с умеренными повторами

С-полосы - это околоцентромерный гетерохроматин, не содержит транскрипционные гены, и представляет собой участки хромосом с высокой повторностью нуклеотидов.

ЯОР - это участки хромосом, в которых сосредоточены кластеры генов кодирующих синтез рРНК.

Ядрышко - представляет собой сближенные участки хромосом, содержащие большое число кластеров рибосомных генов, на которых путем транскрипции образуются молекулы рРНК, потом поступают в цитоплазму и входят в рибосомы.

Микрофотографирование позволяет детально изучить морфологию, подсчитать число хромосом в метафазной пластинке, измерить каждую из них.

Парижская конференция (1989) рекомендовала следующие основные типы дифференциальной окраски при микрофотографировании и последующего анализа кариотипа:

Q - окраска и полосы, выявляемые флуоресцентными красителями (акрихин);

G - окраска и полосы. Окраска хромосом красителем Гимзы после воздействия (трипсин, раствор солей и $t^{\circ}\text{C}$). Наиболее информативный метод;

C - окраска и полосы выявляются в районе центромеры. Показано, что в этих областях хромосомы находятся гетерохроматин, содержит ДНК;

N - метод, выявляющий ЯОР в хромосомах ядрышка в интерфазном ядре.

При *Q* и *G* - окраске затрагиваются одни и те же участки хромосом, ярко флуоресцирующий сегмент при *Q* окраске соответствует темноокрашенные *G*-полосы.

Изучение числа и формы хромосом важно при гибридизации животных для разработки многих теоретических вопросов частной генетики и селекции.

В цитогенетических исследованиях хромосомных мутации соматических клеток млекопитающих необходимо дальнейшее применение новейших методов дифференциальной окраски, в частности, выявления ядрышкообразующих районов (ЯОР) хромосом и структурного гетерохроматина (*S*-бэндинг).

Дифференциальная окраска хромосом на Гимза-полосы существенно расширила возможности индивидуальной идентификации хромосом. Установлено, что каждая хромосомная пара обнаруживает свой специфический рисунок поперечной исчерченности по Гимза-полосам, что позволило подбирать пары хромосом с достаточно высокой достоверностью.

В качестве диагностических признаков при опознавании хромосом использовали расположение, число и степень интенсивности окраски полос, причем по этим признакам видовых и межпородных отличий у изученных верблюдов не обнаружено.

В приводимом ниже описании хромосом азур-положительные полосы фигурируют как темные, а азур-отрицательные – как светлые (негативные) участки хромосом (рисунок 66, 67).

Хромосомы № 1-3. Крупные хромосомы со сходным рисунком узких положительных полос, равномерно чередующихся по всей длине хромосом. Хромосома №2 выглядит более однородно окрашенной по сравнению с другими хромосомами. В этой хромосоме в ее проксимальной и дистальной частях полосы более сближены, чем в хромосомах №1 и №3 и образуют блоки положительных полос. Хромосома №3 имеет четкую интенсивно окрашенную полосу в прицентромерном районе. Отличать хромосомы этой группы от остальных хромосом кариотипа можно по их крупным размерам и наличию коротких вторых плеч, но индивидуально хромосомы идентифицируются с трудом.

Хромосома № 4. По рисунку полос схожи с хромосомой №5, отличаясь от нее лишь более тесной сближенностью позитивных полос.

Хромосома №5. Прицентромерный район слабо окрашен. В проксимальной и дистальной части хромосомы расположены по четыре положительные интенсивно окрашенные полосы, разделенные по середине хромосомы светлым участком.

Хромосома № 6. Прицентромерный район положительно окрашен. Далее следует светлый участок и слабо окрашенная положительная полоса. За ней расположены, пять темных полос средней степени окрашенности. Теломерный район светлый.

Хромосома № 7. В прицентромерном районе находится узкая темная полоса. Далее по всей длине хромосомы расположены четыре симметричных блока положительных полос, в каждом блоке можно различить три-четыре узких темных полос.

Хромосома №8. Отделенным сравнительно широким светлым промежутком, в проксимальной и дистальной части хромосомы расположены два блока интенсивно окрашенных полос: в проксимальной части из 4-5 узких полос, в дистальной – из 2-3-х полос. Теломерный участок окрашен.

Хромосома № 9. Хромосома в целом выглядит положительно окрашенной. На общем темном фоне слабо еле заметны 10-12 узких полос. Прицентромерная светлая полоса сходна с таковой в хромосоме №10. Трудная для идентификации хромосома.

Хромосома № 10. Хромосома отличается от сходной по рисунку полос хромосомы №11 наличием более широкой светлой полосы в прицентромерном районе, но это различие не всегда очевидно.

Хромосома № 11. По всей длине хромосомы примерно на равном расстоянии друг от друга расположены 8-9 полос средней степени окрашенности.

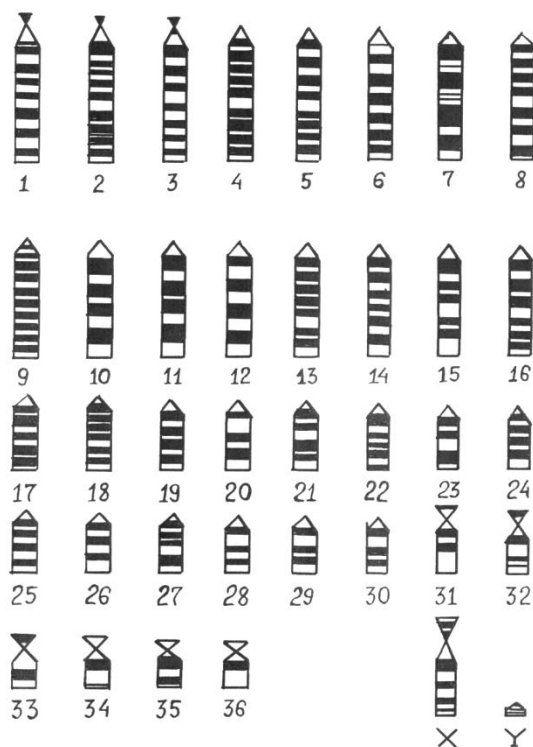


Рисунок 66 - Схематизированное изображение Гимза – полос в хромосомах верблюдов. [По И.К. Шарипову и Д.А.Баймуканову, 1998 г.]

Хромосома № 12. Прицентромерный район слабо окрашен. Далее по направлению к дистальной части хромосомы видны три блока положительных полос средней степени окраски: в проксимальной, срединной и дистальной части хромосомы.

Хромосома № 13. Начиная с центромеры и кончая срединной частью хромосомы, хорошо видны пять темных полос одинаковой ширины. Далее видны две близко расположенные темные полосы, после которых располагается протяженный светлый район, включающий и теломеру.

Хромосома № 14. Прицентромерный район темно окрашен. Далее следует неширокий светлый участок, сменяемый отчетливой

темной полосой, за которой после узкого светлого промежутка расположен блок из 3-4 узких темных полос. За ним следует заметный светло окрашенный участок и темная узкая полоса. Теломерный район светлый.

Хромосома № 15. Прицентромерная темная полоса сменяется широким светлым участком. Далее находится блок из двух-трех темных тесно сближенных полос, за которым снова следует широкая светлая полоса. В дистальной части видны две узкие темные полосы, сменяемые светлым теломером.

Хромосома №16. В хромосоме хорошо видны две группы положительных интенсивно окрашенных полос – в проксимальной и дистальной части хромосомы. В каждой группе различимы три крупные полосы. Группы полос разделены между собой хорошо заметным светлым участком.

Хромосома № 17. В прицентромерном районе находится положительная полоса средней степени окраски. Далее следует сравнительно широкий светлый участок и четыре неширокие положительные полосы, разделенные такими же по ширине светлыми участками. Теломерный район слабо окрашен.

Хромосома № 18. Для хромосомы характерна серия из 6-7 положительных полос средней степени окрашенности, расположенных примерно на равном расстоянии друг от друга.

Хромосома № 19. В прицентромерном районе видна интенсивно окрашенная положительная полоса. Далее следует неширокий светлый участок и три положительные полосы средней степени окрашенности, расположенные примерно на равном расстоянии друг от друга. Теломерный район светлый.

Хромосома № 20. Хромосома в целом выглядит темноокрашенной. На общем положительном фоне выделяются более интенсивно окрашенные полосы в срединной, дистальной части и в прицентромерном районе. Хромосома идентифицируется с трудом.

Хромосома № 21. В проксимальном районе заметны три-четыре узкие полосы разной степени окрашенности. В дистальном районе виден блок из трех-пяти сближенных полос, которые не всегда различимы. Проксимальная и дистальная части хромосомы разделены ясно заметным светлым промежутком. Трудная для идентификации хромосома.

Хромосома № 22. В прицентромерном районе видна темная полоса средней степени окрашенности. Далее следует сравнительно широкая светлая полоса, сменяемая тремя узкими положительными полосами средней степени окраски. Теломерный участок короткий, положительно окрашен.

Хромосома № 23. Прицентромерная узкая полоса интенсивно окрашена. Далее следует сравнительно широкая полоса, сменяемая нешироким положительно окрашенным бэндом средней интенсивности. За ним следует довольно широкий светлый участок, сменяемый тесно сближенными полосами, которые часто сливаются в одну широкую полосу. Теломерный участок однородно слабо окрашен.

Хромосома № 24. Рисунок полос в хромосоме сходен с таковым в хромосоме №25, за исключением более широкого однородно светло окрашенного района. Хромосома идентифицируется не очень легко.

Хромосома № 25. Темная узкая прицентромерная полоса сменяется светлым участком такой же ширины. Далее в большинстве случаев видна узкая положительная полоса средней или слабой интенсивности, за которой следует более широкая негативная полоса. За ней располагаются три полосы примерно одинаковой ширины: темная, негативная и снова темная, но меньшей интенсивности. Прителомерный район светло окрашен.

Хромосома № 26. Прицентромерная полоса интенсивно окрашена. За ней следует положительная полоса меньшей интенсивности, расположенная дистально. Далее находится негативная полоса, сменяемая наиболее широким темным бэндом, отделенным от дистального конца довольно большим негативным прителомерным районом.

Хромосома № 27. В прицентромерном районе видна интенсивно окрашенная темная узкая полоса, далее за нешироким негативным участком расположены две интенсивно окрашенные узкие темные полосы (часто сливающиеся в одну). За ними следует широкая светлая полоса, в которой иногда различима положительная полоса слабой интенсивности окраски, расположенная в середине хромосомы. В дистальной части находится неширокая темная полоса. Теломерный район слабо окрашен.

Хромосома № 28. Хромосома отличается от сходной по рисунку полос хромосомы №29 тем, что прицентромерный район окрашен в виде четкой темной полосы.

Хромосома № 29. В прицентромерной области расположена четкая темная полоса. Далее следует сравнительно широкий светлый участок, прерываемый двумя близко расположенными полосами средней степени окрашенности. Теломерный район слабо окрашен.

Хромосома № 30. Прицентромерная полоса темная или средней интенсивности окраски, за которой следует не всегда различимая очень узкая полоса. Далее располагается светлый участок и примерно в середине плеча хорошо заметная темная полоса. Дистальная половина хромосомы однородно негативная, кроме неширокого слабо окрашенного прителомерного района.

Хромосома № 31. Прицентромерная узкая полоса интенсивно окрашена. Далее следует четкая негативная широкая полоса и примерно в средней части хромосомы два узких тесно сближенных бэнда средней интенсивности окраски. В прителомерном районе видна узкая слабо окрашенная полоса.

Хромосома № 32. В прицентромерном районе видны две четкие интенсивно окрашенные темные полосы. Далее при внимательном анализе в дистальной части хромосомы заметны две узкие слабо окрашенные полосы. Теломер короткий и негативный.

Хромосома № 33. Для хромосомы характерны две положительные полосы средней интенсивности окраски, расположенные вблизи центромеры и в ее дистальной части. Между ними находится заметный бледно окрашенный район.

Хромосома № 34. В хромосоме видна одна темная полоса, расположенная в проксимальной части плеча. Теломерный район слабо окрашен.

Хромосома № 35. В хромосоме видны две положительные полосы средней интенсивности окраски, расположенные вблизи центромеры и в ее дистальной части. Между ними находится отчетливо негативный район. Теломерный район негативно окрашен.

Хромосома № 36. Положительная средней интенсивности окраски полоса расположена примерно в середине хромосомы. Теломерный участок негативный, короткий, похож на центромеру.

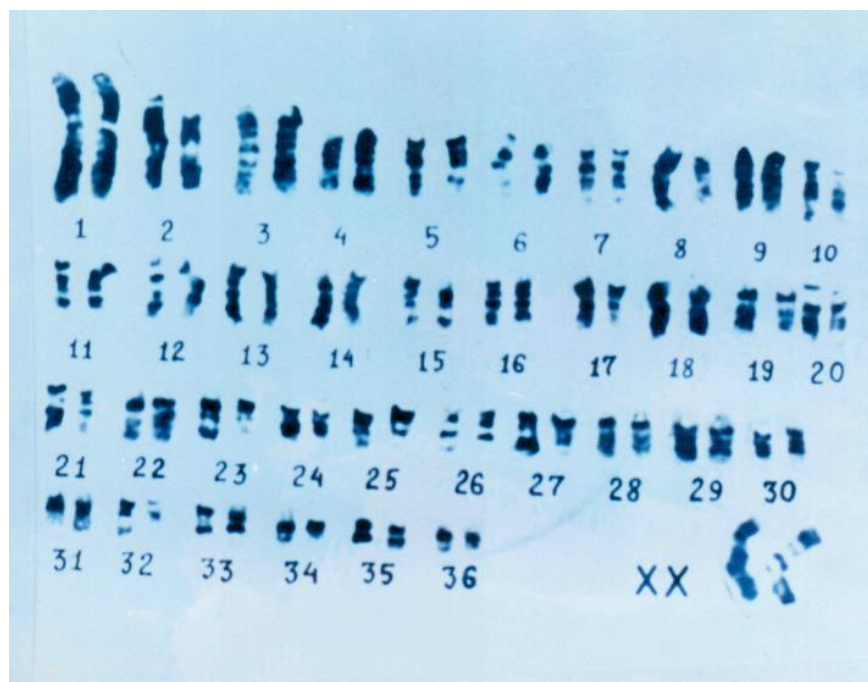


Рисунок 67 - Ключ для идентификации хромосом кариотипа верблюдов. [По И.К. Шарипову и Д.А.Баймуканову, 2005 г.].

Половые хромосомы. X-хромосома – крупная непарная хромосома, по размерам сходная с шестой или седьмой хромосомами. Характерной чертой хромосомы является наличие срединной темной полосы, ограниченной от проксимального и дистального блока положительных полос отчетливым светлым участком. Y - хромосома - очень мелкая хромосома овальной формы. В Y - хромосоме при очень внимательном рассмотрении можно различить две слабо окрашенные узкие позитивные полосы - в проксимальной и дистальной частях хромосомы. Трудно идентифицируемая хромосома. В целом, в хромосомном наборе верблюдов достаточно уверенно распознаются 20-25 пар гомологичных хромосом (в зависимости от качества полученных препаратов и степени длины хромосом).

С целью облегчения идентификации хромосом верблюдов на практике нами разработан специальный определитель хромосом – ключ (рисунок 67) для идентификации хромосом верблюдов (нумерация хромосом дана в убывающем по их размерам порядке).

1. Крупные акроцентрические хромосомы со сходным рисунком узких положительно окрашенных полос, равномерно расположенных по всей длине хромосомы. В хромосоме №2 полосы в ее дистальной части и проксимальной области более сближены по

- сравнению с хромосомами №1 и №3. Часто заметны вторые короткие плечи.....**1-3**
 (цифры после ряда точек указывают на номера хромосом).
2. Крупные хромосомы, в проксимальной и дистальной частях которых расположено по 4 темноокрашенных полосы. Одна из хромосом (№4) отличается от другой более тесной сближенностью позитивных полос, что видно при внимательном рассмотрении.....**4-5**
3. Хромосома легко распознается по четко окрашенной полосе в прицентромерной области**6**
4. Легко идентифицируемая хромосома по наличию 4-х симметричных блоков положительных полос**7**
5. Довольно крупная хромосома распознается по наличию широкого светлого участка в срединной части**8**
6. В темноокрашенной хромосоме при внимательном рассмотрении можно заметить 10-12 узких полос**9**
7. В растянутых хромосомах по всей длине выделяются 8-9 полос, в более спирализованных хромосомы объединены в 4 крупных блока, причем в хромосоме №11 два срединных блока более тесно сближены, чем в хромосоме №10**10-11**
8. Три хромосомы средней величины. В первой из них видны три блока полос, во второй – пять и в третьей хромосоме, в ее срединной части 3-4 узкие темные полосы**12-13-14**
9. Распознавание хромосом возможно методом исключения и с помощью схемы полос**15-30**
10. Самая крупная из метацентрических аутосом. В средней части хромосомы видны две узкие сближенные полосы**31**
11. В прицентромерном районе метацентрической хромосомы видны две четко окрашенные темные полосы**32**
12. В хромосоме имеются две положительные полосы: вблизи центромеры и в ее дистальной части**33**
13. В проксимальной части плеча видна одна темная полоса**34**
14. Хромосома сходна по рисунку полос с хромосомой №33, но меньше ее по размерам**35**
15. Примерно в средней части хромосомы расположена одна темная полоса.....**36**

Половые хромосомы:

Крупная непарная субметацентрическая хромосома. В срединной части имеется темная полоса, ограниченная от проксимального и дистального блока отчетливым светлым промежутком.....X

Очень мелкая непарная хромосома овальной формыY

Как показали наши исследование ЯОР (Ag NOR) в кариотипе верблюдов локализованы в тех хромосомах, которые являются гомологичными по картине G-полос с соответствующими хромосомами, то есть наблюдается видовой консерватизм по числу ЯОР и их локализации. В 50 изученных метафазных пластинках хромосом верблюдов казахского бактриан 2 (4%) имели 5 ЯОР на клетку, 6 (12%) – 6 ЯОР на клетку, 19 (38%) – 7 ЯОР на клетку, 17 (34%) – 8 ЯОР на клетку, 2 (4%) – 9 ЯОР на клетку и 4 (8%) – 10 ЯОР на клетку.

ГЛАВА 7

МОРФОМЕТРИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ХРОМОСОМ КАРИОТИПА ВЕРБЛЮДОВ

При определении линейных параметров хромосом верблюдов разных пород выявлена общая закономерность, указывающая на внутри - индивидуальную изменчивость абсолютных размеров хромосом, обусловленная различной степенью их спирализации. В кариотипе верблюдов казахского бактриана при сильной спирализации больше всего укорачиваются аутосомы группы А и В сравнении С и М, связанная с так называемым эффектом дифференциальной спирализации хромосом (таблица 4).

В метафазных пластинках с длиной 1-й хромосомы менее 4 мкм размеры 1-й, 2-й и 3-й хромосом почти одинаковые ввиду проявления эффекта дифференциальной спирализации, а пластинки с длиной 1-й хромосомы более 6 мкм довольно редко встречаются.

По абсолютным размерам четко отличаются хромосомы в группе «А» (1-6). В группе «В» (7-15) прослеживается равномерное уменьшение хромосом. В группе «С» (15-30) хромосомы не четко отличаются по абсолютным размерам, то есть при сильной дифференциальной спирализации морфометрический анализ их затруднен. Хромосомы группы «М» (31-36) также как и в группе «В» равномерно уменьшаются.

Определены абсолютная и относительная длина хромосом верблюдов разных пород с учетом принятой нами классификации хромосом кариотипа по группам (А, В, С, М, Х).

Различия по длине между Х - хромосомами между туркменским дромедаром и казахским бактрианом достигает 4%, между курт IV и бактрианом почти 10% (таблица 5).

Центромерный индекс Х - хромосомы составляет у бактриана казахской породы $42,8 \pm 0,15\%$, дромедара туркменской породы $41,5 \pm 0,20\%$ и курт IV $41,9 \pm 0,18\%$. То есть по абсолютной и относительной длине, а также центромерному индексу Х – хромосом у изученных животных существенной разницы не установлено ($P < 0,90$).

Проведенный морфометрический анализ хромосом верблюдов разных пород (к гаплоидному женскому набору) не позволили вы-

явить полиморфизм по длине хромосом как внутри породы, так и между сравниваемыми группами.

Таблица 4 - Линейные параметры хромосом казахского бактриана (из выборки метафаз с длиной 1-й хромосомы 4-6 мкм)

№ хромосомы	Абсолютная длина, мкм $\bar{X} \pm m_x$	Относительная длина, %% $\bar{X} \pm m_x$	№ хромосомы	Абсолютная длина, мкм $\bar{X} \pm m_x$	Относительная длина, %% $\bar{X} \pm m_x$
1	2	3	4	5	6
1	4,75±0,30	5,73±0,11	20	1,65±0,1	1,99±0,04
2	4,28±0,25	5,17±0,08	21	1,53±0,11	1,85±0,04
3	4,0±0,27	4,83±0,07	22	1,52±0,1	1,83±0,05
4	3,75±0,23	4,53±0,08	23	1,44±0,09	1,74±0,06
5	3,54±0,24	4,27±0,06	24	1,43±0,11	1,73±0,05
6	3,40±0,23	4,10±0,03	25	1,35±0,09	1,63±0,04
7	3,19±0,21	3,85±0,05	26	1,21±0,12	1,46±0,06
8	3,0±0,18	3,62±0,04	27	1,20±0,08	1,45±0,05
9	2,81±0,12	3,39±0,04	28	1,18±0,06	1,42±0,04
10	2,8±0,14	3,38±0,05	29	1,03±0,05	1,25±0,05
11	2,79±0,15	3,37±0,08	30	0,83±0,04	1,0±0,09
12	2,45±0,19	2,96±0,09	31	2,54±0,23	3,07±0,25
13	2,41±0,12	2,91±0,05	32	2,12±0,15	2,56±0,17
14	2,22±0,10	2,68±0,04	33	2,01±0,19	2,43±0,19
15	2,01±0,11	2,43±0,04	34	1,56±0,15	1,88±0,13
16	1,94±0,10	2,34±0,02	35	1,32±0,11	1,60±0,11
17	1,85±0,1	2,23±0,03	36	1,03±0,10	1,24±0,1
18	1,75±0,09	2,11±0,04	X	3,3±0,26	3,98±0,25
19	1,65±0,09	1,99±0,05			

Примечание: 1-30-я пары – акроцентрические аутосомы, 31-36-я – метацентрические

Таблица 5 - Морфометрическая характеристика половых хромосом бактриана, дромедара и курт IV

Вид животных	Гonosомы	Абсолютные размеры, мкм	Относительные размеры, %%	Центромерный индекс, %
Казахский бактриан	X	3,44±0,27	4,04±0,17	42,8±0,15
	Y	1,22±0,08	1,14±0,07	-
Туркменский дромедар	X	3,31±0,15	3,85±0,15	41,5±0,20
	Y	0,80±0,05	0,93±0,04	-
Курт IV	X	3,36±0,25	3,39±0,12	41,9±0,18
	Y	0,91±0,07	0,98±0,05	-
Лама	X	3,57±0,19	3,93±0,09	43,7±0,14
	Y	1,01±0,05	1,08±0,03	-
Гуанако	X	3,48±0,35	3,99±0,13	45,8±0,14
	Y	1,42±0,1	1,51±0,07	-

ГЛАВА 8

СПЕКТР ХРОМОСОМНЫХ АБЕРРАЦИИ И ГЕНОМНЫХ НАРУШЕНИИ КАРИОТИПА КУЛЬТИВИРОВАННЫХ ЛИМФОЦИТОВ КРОВИ ВЕРБЛЮДОВ

Вопрос о вкладе различных мутаций в генетическую изменчивость верблюдов еще окончательно не решен. Изучение хромосомных аномалий имеет большое значение в селекционно-племенной работе с целью профилактики распространения нежелательных мутаций.

Некоторые мутаций, возникшие у верблюда в единичном случае, распространяются в некоторых популяциях в результате *эффекта родоначальника*. Мутантные гены распространяются в популяциях в течении длительного времени. Появление особей с мутантными генами обусловлено сегрегацией генов в соответствии с законами Г.Менделя. Поэтому часть генетического груза, обусловленная передающимися и расщепляющимися в потомстве генами, называются *сегрегационным грузом*. Часть носителей появляются в результате вновь возникающих в каждом новом поколении мутаций. Мутации генов, возникающие заново в каждом поколении, составляют *мутационный груз*.

У верблюдов выявлены некоторые мутаций, которые существенно не влияют на их приспособленность, и, поэтому не исключено широкое распространение в популяциях. Одним из ценных свойств мутаций является случайный характер их возникновения. Не следует путать случайность с беспричинностью.

В массовых цитогенетических исследованиях рекомендуем определять частоту гетероплоидных клеток. В воспроизводстве животных необходимо использовать взрослые особи, имеющие низкую частоту гетероплоидии в соматических клетках.

При изучении спонтанных хромосомных aberrации в соматических клетках необходимо определить: тип и частоту спонтанных хромосомных aberrаций, генетический риск образования аномальных клеток по методике Д.А.Баймуканова и др.; частоту клеток с хромосомными aberrациями хромосомного и хроматидного типа в

сравнительном аспекте с общей частотой; преобладающие хромосомных аберраций с частотой более 5%.

Для цитогенетических исследований необходимо отбирать метафазные пластики с числом хромосом соответствующие видовой норме с погрешностью в сторону уменьшения 2 и увеличения 1, что позволит достоверно определить конституциональный кариотипический статус и изменчивость кариотипа.

Анеуплоидия – изменение числа хромосом, не кратное гаплоидному набору. Анеуплоидия представляет собой добавление или потерю одной или двух хромосом диплоидного набора (рисунки 68-71).

Основной механизм возникновения анеуплоидии нерасхождение и потери отдельных хромосом в митозе и мейозе. Анеуплоидия приводит к понижению жизнестойкости и нередко к гибели анеуплоидов, особенно у животных (анеуплоидия лежит в основе ряда хромосомных болезней).

Относительно числа гиподиплоидных клеток мы считаем, что большинство из них являются артефактами, вызванными техническими манипуляциями. То есть, истинным показателем анеуплоидии служит число гипердиплоидных клеток, которые мы рекомендуем учитывать при определении показателя генетической анеуплоидии. У сельскохозяйственных животных обычно частота гиподиплоидных клеток выше гипердиплоидных.

В исследовании Д.А.Баймуканова было установлено, что частота образования анеуплоидных клеток у гибридных самцов выше в сравнении с чистопородными казахскими бактрианами (таблица 6).

Полиплоидия - это геномная мутация, заключающаяся в увеличении числа хромосом, кратного к гаплоидному набору.

Полиплоидия – увеличение числа полных хромосомных наборов в четное и нечетное число раз. У верблюдов зарегистрированы триплоидия ($3n$) и тетраплоидия ($4n$) (рисунки 72, 73).

Имеются данные о том, что у верблюдов казахской породы бактрианов с увеличением удоя наблюдается повышение образования анеуплоидных клеток, в частности гипердиплоидных клеток.

У верблюдов выявлена обратная зависимость уровня хромосомных аберраций у матерей и их верблюжат. Причины этого до сих пор не выявлены.

Можно предположить, что причиной обратной зависимости уровня хромосомных aberrации у матерей и их верблюжат являются: во-первых, презиготическая селекция на уровне гамет, направленная на отбор клеток с низким уровнем мутаций; во-вторых, с возрастом в результате давления мутагенов число клеток с aberrациями возрастает; в третьих возможность разной чувствительности организма матери и плода к действию мутагенных факторов.



Рисунок 68 - Метафазная пластинка хромосом самки туркменского дромедара №27, анеуплоид - гиподиплоид, $2n < 74$ ($2n = 72$).
[По Д.А.Баймуканову, 2011 г.]



Рисунок 69 - Метафазная пластинка хромосом самки туркменского дромедара №28, анеуплоид - гиподиплоид, $2n < 74$ ($2n = 73$).
[По Д.А.Баймуканову, 2011 г.]



Рисунок 70 - Метафазная пластинка хромосом самки «Арада» №29, анеуплоид - гиподиплоид, $2n < 74$ ($2n = 73$). [По Д.А.Баймуканову, 2011 г.]

Таблица 6 - Частота гетероплоидных клеток культивированных лимфоцитов крови верблюдов самцов

Порода	Всего	В том числе клетки, в процентах	
		полиплоидные	анеуплоидные
Казахский бактриан	11,5	0,5	11,0
Туркменский дромедар	13,5	1,5	12,0
Казахский дромедар	10,0	1,0	9,0
Нар (F ₁)	20,5	3,5	17,0
Инер (F ₁)	20,0	3,0	17,0
Коспак 1 (F ₂ b)	18,0	3,5	14,5
Коспак 2 (F ₃ b)	17,0	3,0	14,0
Коспак 3 (F ₄ b)	16,0	2,5	13,5
Кез-нар 1 (F ₃)	18,0	3,0	15,0
Курт-нар 3(F ₅)	17,0	2,5	14,5
Кез – нар2 (F ₄)	18,5	3,5	15,0
Арада	12,0	1,0	11,0
Курт IV	13,0	2,0	11,0
Бай - нар	14,5	2,0	12,5
Берекет - нар	19,0	3,0	16,0
Байдара	15,0	1,5	13,5
Берекет- коспак	23,0	4,5	18,5
Байтур	16,0	2,5	13,5
Бекдас-нар	16,5	2,5	14,0
Байдасбек	15,5	2,5	13,0
Лама	14,5	2,0	12,5
Гуанако	12,0	1,0	11,0



Рисунок 71 - Метафазная пластинка хромосом самки казахского бактриана урало-букеевского типа №30, анеуплоид - гиподиплоид, $2n < 74$ ($2n = 70$).
[По Д.А.Баймуканову, 2011 г.]



Рисунок 72 - Метафазная пластинка самки казахского бактриана южно-казахстанского типа, полиплоид – триплоид ($3n = 111$).
[По Д.А.Баймуканову и И.К.Шарипову, 2002 г.]



Рисунок 73 - Метафазная пластинка самки казахского бактриана южно-казахстанского типа, полиплоид - тетраплоид ($4n=148$).
[По Д.А.Баймуканову и И.К.Шарипову, 2002 г.]

При межвидовой гибридизации достоверно увеличивается частота анеуплоидных клеток на 70% в сравнении с казахскими бактрианами и на 30% в сравнении с туркменскими дромедарами. Общая частота полиплоидных клеток у нар-мая выше по сравнению с казахскими бактрианами в 1,7 раза, с туркменскими дромедарами в 1,2 раза.

Частота гетероплоидных клеток культивированных лимфоцитов крови оказалась выше у межвидовых гибридных самцов (14,5-23,0%) в сравнении с казахскими бактрианами (11,5%), туркменскими дромедарами (13,5%), казахскими дромедарами (10,0%) и гибридными самцами арада (12,0%).

В таблице 7 приведены сведения о динамике генетического риска образования аномальных клеток в культуре лимфоцитов крови верблюдов разных генотипов. Генетический риск образования аномальных клеток (ГРОАК) у казахских бактрианов составил - $7,6 \pm 0,01\%$, туркменских дромедаров - $7,7 \pm 0,09\%$, нар - мая F_1 - $12,0 \pm 0,44\%$, коспак F_2 - $11,0 \pm 0,19\%$, кез-нар F_3 - $10,0 \pm 0,36\%$.

Транслокации хромосом. Основные направления исследования кариотипа млекопитающих связаны с выявлением цитогенети-

ческих аномалий, из которых широкое распространение получили Rtr-робертсоновские транслокации.

Транслокации – взаимные обмены между негомологичными хромосомами (рисунок 74). При образовании обычной транслокации происходит разрыв хромосомы в двух местах и обмен участками.

Робертсоновские транслокации – особый тип транслокаций, который приводит к изменению числа хромосом. Робертсоновские транслокации могут приводить как к слиянию акроцентрических хромосом в метацентрические, так и к разделению метацентрических хромосом на акроцентрические в области центромеры. Центрические слияния (Робертсоновские транслокации) представляют собой слияние двух негомологичных акроцентрических хромосом с образованием одной субметацентрической хромосомы. При разделении, наоборот, одна субметацентрическая хромосома делится на две акроцентрические хромосомы. При этом должна образоваться новая центромера, иначе хромосома без центромеры будет потеряна при митозе.

Таблица 7 - Генетический риск образования аномальных клеточверблюдов разных генотипов в процентах

Признаки	Группа				
	казахский бактриан (n=10)	туркменский дромедар (n=6)	нар-мая F ₁ (n=8)	коспак F ₂ (n=8)	кез-нар F ₃ (n=6)
Анеуплоидия	12,6±0,21	14,0±0,22	18,0±1,23	15,0±0,26	18,3±0,17
Генетическая анеуплоидия	4,8±0,26	4,7±0,23	5,0±0,33	4,0±0,0	6,0±0,49
Полиплоидия	1,6±0,13	1,7±0,14	4,0±0,26	3,5±0,29	1,7±0,16
Хромосомная aberrация	1,2±0,16	1,3±0,15	3,0±0,18	3,5±0,29	2,3±0,17
ГРОАК	7,6±0,01	7,7±0,09	12,0±0,44	11,0±0,19	10,0±0,36

Робертсоновские перестройки приводят к изменению числа хромосом в кариотипе, не влияя на общее количество генетического материала в клетке. Робертсоновские транслокации в природе встречаются часто, и поэтому являются одним из основных путей эволюции кариотипа.

Установлено, что у носителей транслокации в мейозе возможны три типа расхождения перестроенных хромосом. Первый – обе гаметы получают сбалансированный набор хромосом (одна полностью сбалансированный, другая – условно сбалансированный с транслокацией). Второй – несбалансированный набор (одна гамета с дупликацией хромосом, другая – с делецией по одной из хромосом, вовлеченная в транслокацию). Третьи – несбалансированный набор (одна гамета с делецией хромосом, другая – с дупликацией). Поэтому от животных с транслокацией наряду с нормальным потомством, время от времени (и от потомства с условно сбалансированным кариотипом) можно ожидать особей с генетическим дефектом. Метод контроля производителей по качеству потомства в этом случае мало эффективен, т.к. вредное действие несбалансированного набора может проявляться не сразу, а через поколение.



Рисунок 74 - Транслокация хромосом множественного типа в клетке культивированных лимфоцитов крови гибридного верблюда первого поколения Нар - мая (указано стрелками). [По Д.А.Баймуканову и И.К.Шарипову, 2002 г.]

Частота и типы хромосомных aberrации. Индивидуальный учет частоты и типа хромосомных aberrаций, культивированных клеток лейкоцитов крови верблюдов и ламы (таблица 8, рисунок 75 - 76) позволил достоверно идентифицировать одиночные и парные фрагменты, ацентрические кольца и разрывы в центромере (рисунки 77 -82). Из всех выявленных хромосомных aberrаций лишь раз-

рыв в центромере влияет на плодовитость верблюдов. Влияние других типов хромосомных мутаций на продуктивность, воспроизводительную способность верблюдов не установлено.



Рисунок 75 - Метафазная пластинка хромосом культивированных лимфоцитов крови казахско-калмыцкого F^{1/4} бактриана, норма, 2n=74.
[По Д.А.Баймуканову, 2011 г.].



Рисунок 76 - Метафазная пластинка самки ламы (Шымкентский зоопарк), норма, 2n=74. [По И.К.Шарипову и Д.А.Баймуканову, 2008 г]

В практическом плане цитогенетические исследования хромосомных мутаций в соматических клетках млекопитающих позволяет, во-первых, своевременно проводить выбраковку животных по

результатам комплексного цитогенетического контроля, во-вторых, идентифицировать отцовские и материнские хромосомы у межвидовых гибридов, в третьих проводить раннюю цитогенетическую оценку кариотипа молодняка выращиваемые для племенного использования.



Рисунок 77 - Хромосомная aberrация разрыв в центромере – указано стрелкой. [По Д.А. Баймуканову, 2002 г].

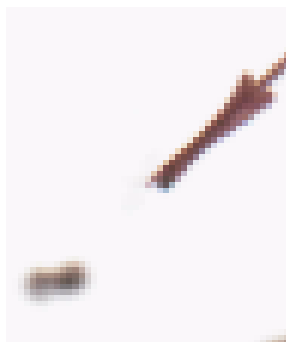


Рисунок 78- Хромосомная aberrация – парный ацентрический фрагмент (стрелка). [По Д.А.Баймуканову, 2011 г].

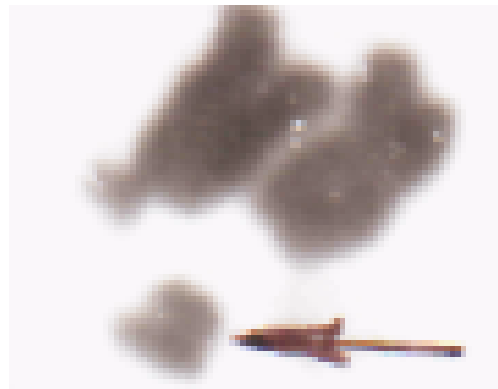


Рисунок 79 - Хромосомная aberrация одиночный фрагмент (стрелка) в метафазной пластинке культивированных лимфоцитов крови. [По Д.А.Баймуканову, 2007 г.]

В таблице 8 нами приводятся данные по частоте клеток с хромосомными aberrациями у изученных верблюдов самцов.



Рисунок 80 - Парный ацентрический фрагмент (стрелка) в метафазной пластинке хромосом культивированных лимфоцитов крови туркменского дромедара. [По Д.А.Баймуканову, 2011 г.]

Таблица 8 - Частота клеток с хромосомными aberrациями
в процентах

Порода	Всего	В том числе		
		одиночный фрагмент	парный фрагмент	прочее
Казахский бактриан	0,5	0,5	0,0	0,0
Туркменский дромедар	1,0	0,0	1,0	0,0
Казахский дромедар	1,0	0,5	0,5	0
Нар (F ₁)	3,0	0	0,5	2,5
Инер (F ₁)	2,5	0,5	0,0	2,0
Коспак 1 (F ₂ b)	2,5	1,0	0,5	1,0
Коспак 2 (F ₃ b)	2,0	1,0	0,5	0,5
Коспак 3 (F ₄ b)	1,5	1,0	0,5	0,0
Кез-нар (F ₃)	2,5	0,5	0,5	1,5
Куртнар (F ₃)	2,5	0,5	1,0	1,0
Арада	1,5	0,5	1,0	0,0
Байнар	2,5	0,5	1,0	1,0
Берекет нар	2,5	0,0	1,0	1,5
Байдара	2,0	0,5	0,5	1,0
Байдасбек	2,0	0,5	0,5	1,0
Байтур	2,5	0,5	0,5	1,5
Бекдас-нар	2,0	0,5	0,5	1,0
Лама	1,5	0,0	0,0	1,5

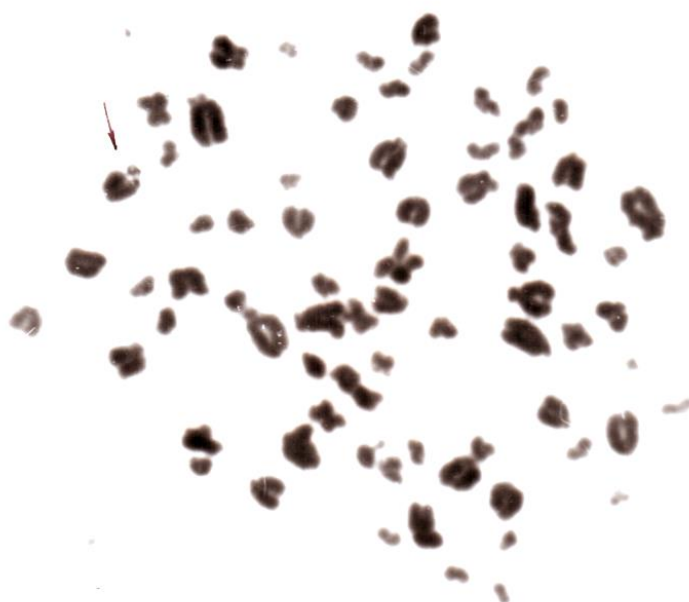


Рисунок 79 - Метафазная пластинка хромосом культивированных лимфоцитов крови казахско - калмыцкого F^{1/2} бактриана с хромосомной aberrацией разрыв в центромере – указано стрелкой. [По Д.А.Баймуканову, 2002 г.]

Установлено, что видовой особенностью является наличие у казахских бактрианов одиночного фрагмента (0,5%), туркменских дромедаров парного фрагмента (1,0%). Общее количество aberrаций хромосом, дано нами на основании прямого микроскопического анализа пораженных клеток лейкоцитов периферической крови.



Рисунок 80 - Хромосомная aberrация одиночный фрагмент (стрелка) в метафазной пластинке хромосом культивированных лимфоцитов крови казахского бактриана. [По Д.А.Баймуканову, 2007 г.]

ПОСЛЕСЛОВИЕ

На основании, многолетних, цитогенетических исследований установлено, что в культивированных клетках лимфоцитов крови общая частота клеток с хромосомными aberrациями для всех групп верблюдов в среднем составляет $1,52 \pm 0,4\%$. В общем спектре aberrаций перестройки хромосомного типа уступали хроматидным (36,9% и 63,1%).

Выявлена положительная корреляция по числу анеуплоидных клеток у верблюдоматок и их верблюжат: $r=0,53$ при $tr=1,36$. Частота клеток с хромосомными aberrациями составляет у верблюдоматок от 0,5% до 2,0% (в среднем 1,6%), верблюжат от 0% до 4,0% (в среднем 2,8%).

Коэффициент корреляции по частоте хромосомных aberrаций между верблюдоматками и верблюжатами отрицательный $r=-0,50$ при $tr=1,36$. У верблюдов казахской породы бактрианов хромосомные aberrации в клетках культивированных лимфоцитов крови преимущественно формируются за счет нестабильных перестроек, такие как парные и одиночные фрагменты, обмены хромосомного и хроматидного типов, которые при последующих делениях элиминируются.

У верблюдоматок частота образования анеуплоидных клеток составляет от 6,0 до 12,0% (в среднем 10,0%), а их верблюжат – от 6,0% до 10,0% (в среднем 8,8%).

Установлено, что чем выше молочная продуктивность, тем выше физиологическая гиподиплоидия. У молодых животных физиологическая гиподиплоидия достоверно ниже, чем у возрастных лактирующих верблюдоматок ($P < 0,05$). Частота образования генетически анеуплоидных клеток выше у низкопродуктивных верблюдоматок (8,0%) в сравнении с высокопродуктивными (4,0%) и в среднем по стаду. Однако, у высокоудойных верблюдоматок выше частота образования физиологически гиподиплоидных клеток (8,0%), в то время как средние показатели составляют 6,8%, а у низкопродуктивных верблюдоматок – 6,0% и ниже.

Генетический риск образования аномальных клеток у верблюдоматок в среднем составляет 8,0%, а у верблюжат – 11,2%. Численно генетический риск образования аномальных клеток у вер-

блюдов достоверно выше, чем выход физиологически гиподиплоидных клеток.

Результаты анализа влияния различных вариантов подбора чистопородных казахских бактрианов, туркменских дромедаров породы Арвана на цитогенетические показатели показывает эффективность использования верблюдов-производителей, с низкой и средней частотой хромосомных и геномных нарушений кариотипа в спаривании с верблюдоматками для получения потомства с оптимальной кариологической нормой (частота %): анеуплоидные клетки (10-12); полиплоидные клетки (1-2); клетки с хромосомными aberrациями (1-2); генетический риск образования аномальных клеток (6-10).

На основании проведенного цитогенетического мониторинга верблюдов казахского бактриана разработан способ отбора верблюдов включающий дополнительную цитогенетическую оценку и отбор по оптимальной кариологической норме (Предварительный патент РК на изобретение №16357). Доказана эффективность отбора и подбора родительских пар по цитогенетическому статусу. Потомство, полученное от цитогенетически отобранных верблюдов, имеют удои молока 1700 кг с жирностью 5,2%, настриг шерсти 7,0 кг и 100%-ную оплодотворяемость, а сверстницы полученные традиционным способом селекции соответственно 1200 кг - 5,3% - 6,0 кг - 70%.

AgNOR в кариотипе верблюдов локализованы в тех хромосомах, которые являются гомологичными по картине G-полос с соответствующими хромосомами, то есть наблюдается видовой консерватизм по числу ЯОР и их локализации, причем чаще всего встречаются пластинки с 7-8 ЯОР (ядрышкообразующиеся районы).

Генетические методы исследований позволяют своевременно выявлять как генетические аномалии, так и большое число генетических маркеров с различными функциями. Поэтому развитие так называемой маркер-опосредованной селекции (MAS-селекция — marker-assisted selection) в верблюдоводстве является перспективным направлением. Анализируя молекулы ДНК, определяя их полиморфизм, изучая гены и локусы селекционер может отбирать высокоценных особей не только по фенотипу, но и по генотипу. Секвенирование геномов отечественных пород верблюдов позволяет надеяться, что генетический мониторинг обогатится методами от-

носителем нового направления генетики - геномики, изучающей геном, индивидуальные гены и их экспрессию.

Генетический мониторинг позволяет сделать обоснованный выбор и определить оптимум и пределы допустимых изменений. В дальнейшем накопленные знания по структурным генам, полилокусным спектрам ампликонов ДНК, мутационной изменчивости у малочисленных популяции отечественных пород верблюдов могут стать незаменимыми источниками информации при фундаментальных геногеографических исследованиях и выборе генетических стратегий для программ по сохранению пород и дальнейшей селекции новых генотипов верблюдов Казахстана с заданными признаками.

При сохранении пород *in situ* преследуется задача сохранить сбалансированную систему генов обуславливающих развитие уникальных экстерьерных и продуктивно-биологических особенностей, которые обуславливают фенотипические породные характеристики. Именно перечисленные в данной монографии особенности, отличающие чистопородные, помесные и гибридные генотипы верблюдов показывают необходимость их сохранения и увеличения численности в генофондных хозяйствах.

Без соответствующего контроля, систематического наблюдения, разработки методов прогноза, четких критериев и эффективных средств оценки состояния генофонда пород верблюдов невозможно смоделировать процесс разведения и выбрать оптимальную программу сохранения *in situ* редких исчезающих и малочисленных генотипов. Генетический мониторинг может носить локальный (стадо, популяция в породе) или глобальный характер (контролируется все породное разнообразие как внутри республике, так и в сопредельных государствах).

ЛИТЕРАТУРА

1. Боголюбский С.Н. Происхождение верблюдов // Верблюдоводство. - Алматы - Москва: Казахское краевое изд-во, 1934.-С. 57-71.
2. Лакоза И.И. Верблюдоводство. Москва, 1953.- 312 с.
3. Кугенев П.В. Верблюдоводство.- Москва, 1982. – 87 с.
4. Fowler M.E. Evolutionary history and differences between camelids and ruminants // Journal of Camel practice and research, 1997. -V 4. - Pp.99-105
5. Баймуканов Д.А. Эволюция и систематическое положение верблюдов //Верблюдоводство Казахстана XXI века. – Алматы: Баस्ताу, 2009. –С.12-13.
6. Баймуканов Д.А., Баймуканов А. Генетика, эволюция и систематика верблюдов (полное издание) //Монография. – Шымкент: Полиграф, 2011. -117с.
7. Тимофеев - Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. - Москва, 1973. -277с.
8. Тимофеев - Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. – Москва: Наука, 1977. -301с.
9. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). - Москва: АН СССР, 1946. -396с.
10. Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. – Москва: Мир, 1973. -227с.
11. Наумов Н.П. Экология животных. - Москва: Наука, 1963. - 618с.
12. Грант В. Эволюция организмов. – Москва: Мир, 1980. - 407с.
13. Патент РК на изобретение 13740 // Способ отбора верблюдов казахского дромедара для селекции. Оpubл. 15.12.2006, бюл.№12 (Баймуканов А., Турумбетов Б.С., Баймуканов Д.А.).
14. Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику. – Москва: Мир, 1984. -230с.
15. Баймуканов Д.А., Баймуканов А. Цитогенетика верблюдов (альбом). – Алматы: Светоч, 2011. – 97.

16. Баймуканов Д.А., Баймуканов А. Генетика, эволюция и систематика верблюдов (полное издание) //Монография. – Шымкент: Полиграф, 2011. -117с.

17. Баймуканов Д.А. Цитогенетика и селекция двугорбых, одnogорбых верблюдов и их гибридов. – Алматы: Бастау, 2002. -160 с.

18. Леватин Р.К. Генетические основы эволюции. – Москва: Мир, 1978. -351с.

19. Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция, -Москва: Мир, 1986.-402с.

20. Шмальгаузен И.И. Значение корреляций и эволюция животных // Сб. тр. Ин-та эволюц. Морфологии животных посв. Памяти академика А.Н.Северцова. – Москва, 1939. – Т.1. –С.175. – 230.

21. Шмальгаузен И.И. Естественный отбор и информация //Известия АН СССР, - Москва, 1960. Серия биологическая. - №1. – С.19-38.

22. Шишкин М.А. Фенотипические реакции и эволюционный прогресс //Экология и эволюционная теория. – Ленинград: Наука, 1984. –С.196-216.

23. Способ селекции чистопородных туркменских дромедаров //Предварительный патент РК №14891. - Оpubл. 15.10.2004, бюл. №10.

24. Способ отбора верблюдов казахского дромедара // Патент РК на изобретение №13740. - Оpubл. 15.12.2006, бюл. №12.

25. Способ получения гибридных верблюдов Коспак // Патент РК на изобретение №14890. - Оpubл. 15.10.2008, бюл. №10.

26. Способ выведения гибридных верблюдов «Арада» // Патент РК на изобретение №15452. - Оpubл. 15.07.2009, бюл. №7.

27. Способ выведения гибридных верблюдов «Байдара» // Патент РК №15884. - Оpubл. 15.07.2009, бюл. №7.

28. Способ выведения гибридных верблюдов «Бай-нар» //Предварительный патент РК №15885. - Оpubл. 12.07.2005, бюл. №7.

29. Способ выведения гибридных верблюдов «Берекет-нар» //Патент РК № 16748. Оpubл. 15.01.2010, бюл. №1.

30. Способ гибридных верблюдов «Кез-нар» //Патент РК №14148. - Оpubл. 15.08.2008, бюл. №8.

31. Способ получения гибридных верблюдов «Курт-нар» // Патент РК №14147. - Оpubл. 15.07.2009, бюл. №7.

32. Способ селекции гибридных верблюдов мясо-молочного направления // Патент РК №14246. - Оpubл. 15.08.2008, бюл. №8.

33. Баймуканов Д.А. Селекция верблюдов породы казахский бактриан и методы их совершенствования. – Алматы: Бастау, 2009. -280с.

34. Способ выведения гибридных верблюдов «Байдасбек» //Патент РК №23600.. – Оpubл. 15.12.2010, бюл №12.

35. Способ выведения гибридных верблюдов «Байтур» // Патент РК №23602. –Оpubл. 15.12.2010, бюл №12.

36. Способ выведения гибридных верблюдов «Бекдас - нар» //Патент РК №23601. – Оpubл. 15.12.2010, бюл №12.

37. Баймуканов Д.А. Изучение хромосомных наборов верблюдов Казахстана //Ж.Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. - Алматы: Бастау, 1996. -№5. -С.124-128.

38. Баймуканов Д.А. Изучение возможности использования цитогенетических методов для раннего прогнозирования племенных и продуктивных качеств верблюдов и их воспроизводительных способностей (Шифр 84.95.ФН) //Отчет о НИР за 1995г заключительный /ГР №0196РК00207. Инв.№0296РК00357. –Шымкент: РФПиВВ «Camel», 1996. -12с.

39. Баймуканов Д.А. Цитогенетические методы прогнозирования племенных и продуктивных качеств верблюдов //Ж.Новости науки Казахстана: научно-технический сборник. – Алматы: КазГосИНТИ, 1997. –Вып.2. –С.73-74.

40. Баймуканов Д.А., Шарипов И.К. Цитогенетические исследования верблюдов Казахстана (Шифр 269.96.ФН) //Отчет о НИР за 1996-1997гг заключительный /ГР №0196РК00207. Инв.№0297РК00575. – Шымкент: РФПиВВ «Camel», 1997. -65с.

41 Баймуканов Д.А. Түйенің кариотипі туралы //Ж.Жаршы. - Алматы: Бастау, 1998. -№3. -С.23-25.

42. Баймуканов Д.А., Шарипов И.К. Кариологические нарушения хромосом казахского бактриана созакской популяции и влияние их на фенотип //Роль молодых ученых в развитии пустынного животноводства и аридного кормопроизводства /Матер. межд. научн.-практ. конф. молодых ученых аграриев, посв.10-летию независимости РК. -Шымкент, 2001. -С.71-74.

43. Баймуканов А., Баймуканов Д.А., Шарипов И.К. Разработка и внедрение прогрессивных биотехнологических приемов повы-

шения воспроизводительной способности верблюдов (Шифр 08.05.07) //Отчет о НИР за 1996-2000гг заключительный /ГР №0198РК00220. –Шымкент: НАЦАИ (КазНИИК), 2001. -28с.

44. Баймуканов Д.А. Эволюция, экология распространения и систематическое положение рода *Camelus* (аналитический обзор) //Ж.Поиск. Серия естественных и технических наук. - Алматы: Высшая школа Казахстана, 2002. -№1. -С.108-119.

45. Шарипов И.К., Ахметова Ж.Ш., Беккулов Х.Б., Баймуканов Д.А., Баймуканов А., Зайтбеков Е. Цитогенетическое исследование гуанако //Ж.Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. - Алматы: Бастау, 2002. -№11. -С.39-41.

46. Баймуканов Д.А. Цитогенетика и селекция двугорбых, одногорбых верблюдов и их гибридов //Монография (ISBN9965-13-382-4). -Алматы: Бастау, 2002. -160с.

47. Баймуканов Д.А. Семейный анализ частоты хромосом аббераций у верблюдов //Каракулеводство, верблюдоводство и аридное кормопроизводство /Сб.науч.трудов КазНИИК. - Алматы: Бастау, 2003. -Т.24. -С.171-174.

48. Шарипов И.К., Графодатский А.С., Баймуканов Д.А., Баймуканов А., Зайтбеков Е. Идентификация хромосом кариотипа верблюдов //Ж.Поиск. Серия естественных и технических наук. - Алматы: Высшая школа Казахстана, 2003. -№3 (2). -С.108-111.

49. Баймуканов Д.А., Зайтбеков Е.Д., Шарипов И.К., Баймуқанов А. Қазақ дромедары боталарының цитогенетикалық ерекшеліктері //Ж.Жаршы. - Алматы: Бастау, 2003. -№12. -С.16-18.

50. Баймуканов Д.А., Баймуканов А., Алиханов О., Татибеков А., Есбай С., Зайтбеков Е., Шарипов И.К. Изменчивость молочной продуктивности верблюдоматок казахской породы бактрианов и цитогенетическая аттестация ремонтного молодняка //Ж.Поиск. Серия естественных и технических наук. - Алматы: Высшая школа Казахстана, 2004. -№1 (2). -С.124-132.

51. Баймуканов Д.А., Шарипов И.К., Баймуканов А., Зайтбеков Е. Взаимосвязь цитогенетических показателей верблюдов казахского бактриана с их продуктивными особенностями //Ж.Поиск. Серия естественных и технических наук. - Алматы: Высшая школа Казахстана, 2004. - №1 (2). -С.116-124.

52. Баймуканов Д.А., Зайтбеков Е.Д., Баймұқанов А., Шарипов И.К. Қазақ бактрианы тұқымы түйелерінің кариологиялық

көрсеткіштері және өнімділігі //Ж. Жаршы. - Алматы: Бастау, 2004. -№2. -С.28-30.

53. Баймұқанов Д.А., Шарипов И.К., Баймұқанов А., Зайтбеков Е. Camelidae тұқымдарының цитогенетикалық ерекшеліктері. //Ж.Жаршы. - Алматы: Бастау, 2004. - №7. - С.17-19.

54. Баймұқанов Д.А., Шарипов И.К., Баймұқанов А., Зайтбеков Е.Д. Түйе кариотипіндегі AgNOR //Ж. Жаршы. - Алматы: Бастау, 2005. -№5. - Б.12-15.

55. Баймұқанов Д.А., Алибаев Н.Н., Шарипов И.К., Баймұқанов А., Зайтбеков Е.Д. Способ приготовления культуры лейкоцитов для препаратов хромосом верблюдов //Описание изобретения №13840 /Промышленная собственность Казахстана. - Оpubл. 15.08.2006, бюл. №8. -4с.

56. Баймұқанов Д.А. Түйелер селекциясындағы цитогенетика. //Ж.Поиск: Серия естественных и технических наук. - Алматы: Высшая школа Казахстана, 2006. -№4. -С.112-130.

57. Баймұқанов Д.А. Цитогенетическая структура кариотипа верблюдов Казахстана //Современное состояние и перспективы развития зоотехнической науки и практики животноводства: Матер. межд. науч.-практ. конф. (Шымкент, 23-24 ноября 2007 г.). – Шымкент: Жебе 2007. – С.225-230.

58. Баймұқанов Д.А., Зайтбеков Е.Д. Қазақ бактрианы тұқымы түйелерінің селекциясында кариологиялық көрсеткіштерді пайдалану //Современное состояние и перспективы развития зоотехнической науки и практики животноводства: Матер. межд. науч.-практ. конф. (Шымкент, 23-24 ноября 2007 г.). – Шымкент: Жебе 2007. – С.230-231.

59. Баймұқанов Д.А. Селекция верблюдов породы казахский бактриан южно-казахстанского типа молочной продуктивности //Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора сельскохозяйственных наук (06.02.01). –Шымкент: ЮЗНПЦСХ, 2007. - 46с.

60. Баймұқанов Д.А., Зайтбеков Е.Д. Түйе кариотипінің хромосомалық және геномдық бұзылуы //История и перспективы развития каракулеводства в Казахстане: Матер. междун. науч.–практ. конф. (г. Шымкент, 5-6 декабря 2008 г.). – Шымкент: Жебе, 2008. С. 81-83.

61. Баймұқанов Д.А., Зайытбеков Е.Д. Түрлі генотиптегі түйелерде аномальды жасушалар генетикалық қауіптің пайда болуы //История и перспективы развития каракулеводства в Казахстане: Матер. междун. науч.-практ. конф. (г. Шымкент, 5-6 декабря 2008 г). – Шымкент: Жебе, 2008. С. 84-85.

62. Баймұқанов Д.А., Зайытбеков Е.Д. Тұраралық будан түйелердің кариотиптерінің цитогенетикалық құрылымы // Проблемы экологии, аридного кормопроизводства и животноводства в Казахстане: Матер. межд. науч.-практ. конф.(г. Шымкент, 26 марта 2009г.) – Шымкент: Жебе, 2009. –С.214-216.

63. Баймұқанов Д.А., Алибаев Н.Н., Шарипов И.К. Гетероплоидия и хромосомные аберрации кариотипа чистопородных и гибридных верблюдов //Аграрная наука – сельскохозяйственному производству Казахстана, Сибири и Монголии: Труды XII-ой межд.науч. – практ. конф.(г. Шымкент, 16-17 апреля 2009г.). - Алматы: Бастау, 2009. –Т.2. (Животноводство). – С.237-239.

64. Баймұқанов Д.А., Зайытбеков Е.Д. Таза тұқымды қазақ бактрианы түйелерінің цитогенетикалық картасы //Аграрная наука – сельскохозяйственному производству Казахстана, Сибири и Монголии: Труды XII-ой межд. науч. – практ. конф. (г. Шымкент, 16-17 апреля 2009г.). - Алматы: Бастау, 2009. –Т.2. (Животноводство). – С.239-242.

65. Баймұқанов Д.А., Баймұқанов А., Турумбетов Б.С. Генефонд верблюдов Казахстана //Верблюдоводство Казахстана XXI века (к 70-летию профессора Асылбека Баймұқанова). – Алматы: Бастау, 2009. –С.20-34.

66. Баймұқанов Д.А. Селекция верблюдов породы казахский бактриан и методы их совершенствования //Монография (ISBN9965-413-90-8). –Алматы: Бастау, 2009.-280 с.

67. Баймұқанов Д.А. Актуальные проблемы изучения хромомомных мутации в соматических клетках млекопитающих (аналитический обзор) //Ж.Поиск:Серия естественных и технических наук.-Алматы:ВШК, 2010.-№3. –С.22-30.

68. Баймұқанов Д.А., Баймұқанов А. Генетические исследования верблюдов //Монография. – Шымкент, 2011. - 108с.

69. Баймұқанов Д.А., Баймұқанов А. Эволюция и систематика верблюдов //Монография. – Шымкент: Полиграф, 2011. -70с.

70. Баймуканов Д.А., Баймуканов А. Микроэволюция верблюдов //Актуальные вопросы животноводства и растениеводства: Материалы международной научно – практической конференции. – Алматы: Бастау, 2011. – С. 178 – 182.

71. Баймуканов Д.А. Внутривидовая дифференциация верблюдов в локальных условиях существования // Традиционные отрасли животноводства (коневодство и верблюдоводство): Четвертая Международная научно-практическая конференция. - Костанай, 2013. – С. 134- 139.

72. Alibaev N.N., Vaimukanov D.A. Systematic position of the genus *Camelus* // Селекционно-технологические аспекты развития продуктивного верблюдоводства, каракулеводства и аридного кормопроизводства в Казахстане: Матер. междуна. науч.-практ. конф.(Шымкент, 25-26 ноября 2012г.). –Шымкент, 2012. –С. 191-194.

73. Vaimukanov D.A. Cytogenetics of Camels // Селекционно-технологические аспекты развития продуктивного верблюдоводства, каракулеводства и аридного кормопроизводства в Казахстане: Матер. междуна. науч.-практ. конф.(Шымкент, 25-26 ноября 2012г.). –Шымкент, 2012. –С. 200-204.

74. Дошанов Д.А., Баймуканов Д.А., Юлдашбаев Ю.А. Казахстанские «корабли пустыни» // Ж. Агробизнес.Опубл 17.03.2015г.

75. Баймуканов А., Баймуканов Д.А., Дошанов Д. Воспроизводительная способность верблюдов породы калмыцкий и казахский бактриан /Материалы 4-ой конференции ISOCARD «Верблюды шелкового пути: исследования камелидов для устойчивого развития //Ж.Ветеринария, №2, 2015. – С. 364-365.

76. Омбаев А.М., Баймуканов Д.А., Тоханов М. Молочная продуктивность верблюдов разных генотипов и физико – химические свойства верблюжьего молока /Материалы 4-ой конференции ISOCARD «Верблюды шелкового пути: исследования камелидов для устойчивого развития //Ж.Ветеринария, №2, 2015. – С. 411-412.

ГЛОССАРИЙ

Аберрация хромосомная (или хромосомная аномалия) — обобщенное название любого из типов хромосомных мутаций: делеций, транслокаций, инверсий, дупликаций. Иногда также обозначают и геномные мутации (анеуплодии, трисомии и т. д.).

Аберрации хромосом (синоним - структурные мутации) — изменения структуры одной или группы хромосом.

Аллель — одна из двух или более альтернативных форм гена, каждая из которых характеризуется уникальной последовательностью нуклеотидов; аллели, как правило, отличаются последовательностями нуклеотидов.

Аллель дикого типа (нормальный) — нуклеотидная последовательность гена, обеспечивающая его нормальную работу.

Аллель доминантный - аллель, наличие которого проявляется в фенотипе.

Аллель мутантный - мутация, приводящая к изменению последовательности аллеля дикого типа.

Аллель рецессивный - аллель, фенотипически проявляющийся только в гомозиготном состоянии и маскирующийся в присутствии доминантного аллеля.

Аллельные серии - моногенные наследственные заболевания, вызванные различными мутациями в одном и том же гене, но относящиеся к разным нозологическим группам по своим клиническим проявлениям.

Ампликон- внехромосомная единица амплификации.

Амплификатор ДНК (термоциклер) - прибор, необходимый для проведения полимеразной цепной реакции (ПЦР); позволяет задавать нужное количество циклов и выбирать оптимальные временные и температурные параметры для каждой процедуры цикла.

Амплификация— увеличение числа копий генов (количества ДНК).

Амплификация ДНК - выборочное копирование определённого участка ДНК.

Амфидиплоиды— эукариотические клетки, содержащие два двойных набора хромосом в результате объединения двух геномов.

Анеуплоидия – увеличение числа хромосом в клетке на одну, более одной (гипердиплоидный набор хромосом) или уменьшение на одну, две (гиподиплоидный набор хромосом) в кариотипе.

Анеуплоидия (от греч. an. – отрицательная частица, eu – хорошо, вполне, ploos – кратный, eidos – вида). Гетероплоидия, явление при котором клетки организма содержат измененное число хромосом, не- кратное гаплоидному набору. Основным механизмом возникновения анеуплоидии – не расхождение и потери отдельных хромосом в митозе и мейозе. Анеуплоидия приводит к понижению жизнестойкости и нередко к гибели анеуплоидов, особенно у животных (анеуплоидия лежит в основе ряда хромосомных болезней). В генетическом анализе с помощью анеуплоидии (скрещивая мутантов с анеуплоидами по определенным хромосомам) определяют, в какой группе сцепления находится исследуемый ген. (Биология. БЭС. М.: БРЭ, 1999. –С.27).

Антикодон - последовательность из трёх нуклеотидов в молекуле транспортной РНК, комплементарная кодирующему триплету в молекуле мРНК.

Антимутагенез - процесс предотвращения закрепления (становления) мутации, т. е. возврат первично повреждённой хромосомы или гена в исходное состояние.

Аутбридинг (англ. out – вне, breeding – разведение), скрещивание или система скрещиваний неродственных форм одного вида. «Неродственность» подразумевает отсутствие общих предков в ближайших 4-6 поколениях. Аутбридинг используют для повышения или сохранения определенной степени гетерозиготности особей (гетерозиготы часто превосходят по многим биологическим параметрам гомозиготные формы). (Биология. БЭС. М.: БРЭ, 1999. - С.44.).

Аутосомы (от греч. autos – сам, soma – тело), все хромосомы в клетках раздельнополых животных, растений и грибов, за исключением половых хромосом. (Биология. БЭС. М.: БРЭ, 1999. -С.44.

Аутосома - любая неполовая хромосома. У человека имеется 22 пары аутосом.

Аутосомно-доминантное наследование - тип наследования, при котором одного мутантного аллеля, локализованного в аутосоме, достаточно, чтобы болезнь (или признак) могла быть выражена.

Аутосомно-рецессивное наследование - тип наследования признака или болезни, при котором мутантный аллель, локализованный в аутосоме, должен быть унаследован от обоих родителей.

Бактериофаг - вирус бактерий: состоит из ДНК или РНК, упакованной в белковую оболочку.

Банк (библиотека) генов - полный набор генов данного организма, полученный в составе рекомбинантных ДНК.

Белковая инженерия - создание искусственных белков с заданными свойствами путём направленных изменений (мутаций) в генах или путём обмена локусами между гетерологичными генами.

Биопсия хориона - процедура, осуществляемая на 7—11-й неделе беременности, с целью получения клеток для пренатальной диагностики.

Биогенез (от греч. bios – жизнь, genesis – происхождение, возникновение) – образование органических соединений живыми организмами. (Биология. БЭС. М.: БРЭ, 1999. - С.60.).

Биогенетический закон, обобщение в области взаимоотношений, онтогенеза и филогенеза организмов, установленное Ф.Мюллером (1864) и сформулированное Э.Геккелем (1866). Онтогенез всякого организма есть краткое и сжатое повторение (рекапитуляция) филогенеза данного вида.

Биогеоценоз (bios – жизнь, греч. ge – Земля, koinos – общий), однородный участок земной поверхности с определенным составом живых (биоценоз) и косных (приземный слой атмосферы, солнечная энергия, почва и др.) компонентов, объединенных обменом вещества и энергии в единый природный комплекс. (Биология. БЭС. М.: БРЭ, 1999. - С.62).

Биологическое долголетие – это длительность жизни животного, прерываемая естественной смертью.

Биологическая номенклатура, система научных названий в биологии для групп организмов, связанных той или иной степенью родства – таксонов. Биологическая номенклатура обеспечивает единство и стабильность научных названий животных.

Биология развития, раздел биологии, изучающий причинные механизмы и движущие силы индивидуального развития (онтогенеза) животных и растений. (Биология. БЭС. М.: БРЭ, 1999. - С.67).

БИОМ (англ. – biome, от греч. bios – жизнь и лат. oma – окончание, обозначающее совокупность), совокупность различных

групп организмов и среды их обитания в определенной ландшафтно-географической зоне. (Биология. БЭС. М.: БРЭ, 1999. - С.68).

Биометрия (от bios – жизнь и греч. metreo – измеряю) раздел вариационной статистики с помощью методов которого производят обработку экспериментальных данных и наблюдений, а также планирование количественных экспериментов в биологических исследованиях.

Биосинтез (от bios – жизнь и греч. synthesis – соединение), образование органических веществ из более простых соединений, происходящее в живых организмах под действием биокатализаторов – ферментов.

Биосфера (от био... и греч. sphaira – шар), оболочка Земли, состав, структура и энергетика которой определяются совокупной деятельностью живых организмов.

Биотехнология (от био..., греч. techne – искусство, мастерство и ...логия...) использование живых организмов и биологических процессов в производстве.

Биотип (от био... и тип) совокупность особей в составе популяции, имеющих сходный генотип, мельчайшая таксономическая категория из которой складывается вид. (Биология. БЭС. М.: БРЭ, 1999. - С.70).

Биохимия, биологическая химия, наука о химическом составе живой материи и о химических процессах, происходящих в живых организмах и лежащих в основе их жизнедеятельности.

Биоценоз (от био... и ценоз) совокупность животных, растений, грибов и микроорганизмов, совместно населяющих участок суши или водоема.

Биоцикл (от био... и греч. kyklos – круг) закономерная смена фаз или стадии развития организма.

Биоэлектрические потенциалы, электрические потенциалы, возникающие в тканях и отдельных клетках живых организмов, важнейшие компоненты процессов возбуждения и торможения.

Биоэнергетика совокупность процессов преобразования энергии в биологических системах, а также раздел биологии, изучающий эти процессы.

Борьба за существование, одно из основных понятий в теории эволюции Ч.Дарвина, которое он употреблял для обозначения всей совокупности отношений между особями и различными факторами

внешней среды. Эти отношения определяют успех или неудачу данной особи в выживании и оставлении потомства и включают внутривидовую и межвидовую конкуренцию, а также отношения хищник-жертва, взаимодействие организмов с абиотическими факторами внешней среды.

Бонитировка – определение уровня племенной ценности животных путем оценки их по комплексу признаков (породность, продуктивные качества, экстерьерно-конституциональные особенности) с присвоением соответствующего класса.

Блоттинг - перенос молекул ДНК, РНК или белка из геля, в котором шёл электрофорез, на фильтр (мембрану).

Саузерн блоттинг - метод идентификации участков ДНК, содержащих комплементарные ДНК-зонду последовательности, среди электрофоретически разделенных фрагментов ДНК, фиксированных на твердом матриксе (нитроцеллюлозных или нейлоновых фильтрах).

Вакцина - препарат ослабленного или убитого инфекционного агента (вируса, бактерии и т. п.) или его отдельных компонентов, несущих антигенные детерминанты, способный вызывать образование иммунитета к данной инфекции у животных (человека). Кроме того, в последнее время появились вакцины, произведенные методами генной инженерии (примером такой вакцины может служить вакцина против гепатита В).

Везикулы - мембранные пузырьки. Кроме того, везикулами в медицине называют любые элементы сыпи, представляющие собой пузырьки.

Вектор - молекула ДНК, способная к включению чужеродной ДНК и к автономной репликации, служащая инструментом для введения генетической информации в клетку.

Ветеринария (область ветеринарии) – область специальных научных знаний и практической деятельности, направленная на изучение болезней и пищевых отравлений (поражений) животных, их профилактику, диагностику, лечение и ликвидацию, обеспечение соответствия объектов государственного ветеринарного надзора требованиям законодательства Республики Казахстан в области ветеринарии, а также защиту населения от болезней, общих для животных и человека.

Ветеринарно-санитарная безопасность – состояние объектов государственного ветеринарного надзора, не представляющее опасности для здоровья животных и человека при обычных (установленных) условиях их использования.

Ветеринарно-санитарная экспертиза – проверка соответствия животных, продуктов и сырья животного происхождения, ветеринарным нормативам комплекса органолептических, биохимических, микробиологических, паразитологических, токсикологических и радиологических исследований в порядке, установленном уполномоченным государственным органом в области ветеринарий.

Ветеринарные мероприятия – комплекс противоэпизоотологических, ветеринарно-санитарных процедур, направленных на предотвращение возникновения, распространения или ликвидацию болезней животных, включая их профилактику, лечение или диагностику; обезвреживание (обеззараживание), изъятие и уничтожение животных; обеспечение безопасности продуктов и сырья животного происхождения, включая процедуры идентификации, в целях защиты здоровья животных человека от заразных болезней, в том числе, общих для животных и человека.

Вид (Species), основная структурная единица в системе живых организмов, качественный этап их эволюции. Основная таксономическая категория в биологической систематике. Обычно под видом понимается совокупность популяции особей, способных к скрещиванию с образованием плодovитого потомства, населяющих определенный ареал, обладающих рядом общих морфологических признаков и типов взаимоотношений с абиотической и биотической средой и отделенных от других таких же групп особей практически полным отсутствием гибридных форм. (Биология. БЭС. М.: БРЭ, 1999. - С.94-95).

Виды это группы скрещивающихся естественных популяций, репродуктивно изолированные от других таких групп (определение по Э.Майру 1974 г. так называемая биологическая концепция вида).

Видообразование, процесс возникновения новых видов посредством разветвления предковой филетической линии на несколько новых, постепенное превращение (во времени) одного вида в другой (так называемое филетическое видообразование происходящее без увеличения числа видов), а также образование новых видов путем гибридизации.

Вектор для клонирования - любая небольшая плаزمиды, фаг или ДНК-содержащий вирус животных, в которые может быть встроена чужеродная ДНК.

Виды гистонов - существуют пять видов гистонов: Н1 (очень богатый лизином), Н2А и Н2В (богатые лизином), Н3 (богатый аргинином) и Н4 (богатый глицином и аргинином).

Вирусы - инфекционные агенты неклеточной природы, способные в процессе реализации генетической информации, закодированной в их геноме, перестроить метаболизм клетки, направив его в сторону синтеза вирусных частиц. Вирусы могут иметь белковую оболочку, а могут и состоять только из ДНК или РНК.

Водородная связь - образуется между электроотрицательным атомом молекулы (кислород, азот) и электроположительным ядром водорода (протоном), который, в свою очередь, ковалентно связан с другим электроотрицательным атомом той же или соседней молекулы.

Внутрипопуляционный хромосомный полиморфизм у млекопитающих - в книге В.Н.Орлова (1974) «Кариосистематика млекопитающих» есть интересный пример у хлопковой крысы 30 хромосом, большинство акроцентрики. Но в маленькой популяции на юге-западе штата Нью-Мексико (США) у некоторых особей обнаружено 29 хромосом, в т.ч. новый метацентрик. Исследование мейоза показало, что этот метацентрик гомологичен двум акроцентрикам (Hsu, Mead, 1969), т.е. образовался в результате Робертсоновской транслокации.

Врождённые болезни - болезни, имеющиеся при рождении, могут быть как наследственными, так и дефектами индивидуального развития организма.

β-Галактозидаза - фермент, гидролизующий – β-галактозиды, в частности лактозу, с образованием свободной галактозы.

Габитус, хабитус (от лат.habitus – внешность, наружность) внешний облик организма, совокупность признаков, характеризующих общий тип телосложения.

Гамета - зрелая половая клетка.

Гамета (от греч. gamete – жена, gametes – муж) половая клетка, репродуктивная клетка животных и растений. Гаметы обеспечивают передачу наследственной информации от родителей потом-

кам. Гаметы обладают гаплоидным набором хромосом, что обеспечивается сложным процессом гаметогенеза.

Гаметогенез (от гамета и ... генез), развитие половых клеток (гамет). Гаметогенез у большинства животных бывает локализованный (гаметы развиваются в половых железах – ганадах).

Гамия (от греч. gamos – брак), часть сложных слов, означающая отношение между полами, половой процесс, оплодотворение.

Гаплоид - клетка, содержащая одинарный набор генов или хромосом.

Гаплоид (от греч. haploos – одиночный, простой и eidos – вид), организм (клетка, ядро) с одинарным (гаплоидным) набором хромосом, который обозначается латинской буквой n. У млекопитающих гаплоидны только половые клетки.

Гемизигота (от греч. hemi – полу и зигота) диплоидный организм, у которого имеется только одна доза определенных генов. Гемизиготное состояние может возникнуть вследствие анеуплоидии и делеций. В норме оно характерно для генов, локализуемых в половых хромосомах у особей гетерогаметного пола. Рецессивные аллели (мутации) в гемизиготном состоянии проявляются фенотипически, что используют, например, при оценке мутагенности анализируемых факторов. У человека гемизиготными по генам X-хромосоме являются мужчины, поэтому рецессивные наследственные заболевания обусловленные такими генами (гемофилия, цветовая слепота, мышечная дистрофия и др.), встречаются чаще у мужчин, чем у женщин. (Биология. БЭС. М.: БРЭ, 1999. - С.120).

Гемизиготность - состояние организма, при котором какой-то ген представлен в одной хромосоме.

Ген - последовательность нуклеотидов в ДНК, которая кодирует определённую РНК.

Генез (от греч. genesis – происхождение, возникновение), происхождение, процесс, образование, часть сложных слов, например, онтогенез.

Генетика (от греч. genesis – происхождение), наука о наследственности и изменчивости живых организмов и методах управления ими.

Генетическая карта - схема расположения структурных генов и регуляторных элементов в хромосоме.

Генетический код - соответствие между триплетами в ДНК (или РНК) и аминокислотами белков.

Генетика поведения – раздел общей генетики, изучающий наследственную детерминацию поведения животных. Поведенческие реакции животных, как и многие их другие признаки и свойства, обусловлены наследственностью и влиянием факторов внешней среды. Генотип служит наследственной информацией, которая реализуется в процессе индивидуального развития в виде того или иного поведения животного. Контролируемое генотипом поведение животного совершенствуется под действием условий среды адаптации к данным животным.

Генная инженерия - совокупность приемов, методов и технологий получения рекомбинантных РНК и ДНК, выделения генов из организма (клеток), осуществления манипуляций с генами и введения их в другие организмы.

Генетическая инженерия – это новое направление в современной биологии, ставящее своей задачей моделирование желательных для практики и науки формы генетических программ и затем воплощать их в жизнь. В 1934 г. Н.П.Дубинин с помощью рентгеновских лучей создал у дрозофилы измененный кариотип по заранее предсказанной модели. В 1971 г. В.А.Струнников используя генетические манипуляции на генном и хромосомном уровне получил особей тутового шелкопряда, пол которых был мечен окраской гены, что достигалось транслокацией между аутосомой и половой хромосомой.

Генетическая инженерия, генная инженерия, раздел молекулярной генетики, связанный с целенаправленным созданием *in vitro* новых комбинаций генетического материала, способного размножаться в клетке-хозяине и синтезировать конечные продукты обмена.

Генетической инженерией называют прикладную молекулярную и клеточную генетику, разрабатывающую приемы экспериментального вмешательства, позволяющего по заранее намеченному плану перестраивать геном организмов, изменяя содержащуюся в нем генетическую информацию (О.М.Гершензон //Основы современной генетик. –Киев: Науковадумка, 1983. -558 с.

Генетическая инженерия – прикладная молекулярная генетика, имеющая дело с элементарными генетическими системами –

молекулами ДНК и их отдельными фрагментами. В основе генетической инженерии лежит технология рекомбинантной ДНК.

Генетическая инженерия сельскохозяйственных животных – прикладной раздел молекулярной генетики, разрабатывающий технологию гибридной (рекомбинантной) ДНК в целях повышения комбинативной наследственной изменчивости и создания животных с новыми генетическими признаками.

Генетическая информация, информация о свойствах организма, которая передается по наследству. Генетическая информация записана последовательностью нуклеотидов молекул нуклеиновых кислот (ДНК, у некоторых вирусов также РНК). У многоклеточных организмов при половом размножении. Генетическая информация передается из поколения в поколение посредством половых клеток.

Генетическая карта хромосомы, схема взаимного расположения генов, находящихся в одной группе сцепления. Расстояние между генами на генетической карте хромосом определяют по частоте кроссинговера между ними.

Генная терапия - введение генетического материала (ДНК или РНК) в клетку для восстановления нормальной функции.

Геном - общая генетическая информация, содержащаяся в генах организма, или генетический состав клетки.

Генотип 1) вся генетическая информация организма; 2) генетическая характеристика организма по одному или нескольким изучаемым локусам.

Ген-регулятор - ген, кодирующий регуляторный белок активирующий или подавляющий транскрипцию других генов.

Ген-репортер - ген, чей продукт определяется с помощью простых и чувствительных методов и чья активность в тестируемых клетках в норме отсутствует. Используется в генно-инженерных конструкциях для подтверждения наличия вектора.

Ген-усилитель (энхансер) - короткий сегмент ДНК, который влияет на уровень проявления (экспрессии) определённых генов, увеличивая частоту инициации и транскрипции *Генетический анализ*, совокупность методов исследования наследственных свойств организма (его генотипа). К основным методам генетического анализа относятся: селекционный метод, с помощью которого осуществляют подбор или создание исходного материала, подвергающегося дальнейшему анализу: гибридологический метод, представ-

ляющий собой систему специальных скрещиваний и учета результатов; цитогенетический метод, заключающийся в цитологическом анализе генетических структур и явлений на основе гибридологического анализа с целью сопоставления генетических явлений со структурой и поведением хромосом и их участков (анализ хромосомных и геномных мутаций, построение цитологических карт хромосом, цитохимическое изучение активности генов и т.п.). (Биология. БЭС. М: БРЭ, 1999. - С.124).

Генетическая анеуплоидия – показатель доли генетически анеуплоидных клеток, определяется как удвоенное число доли гипердиплоидных клеток.

Генетическая аномалия (синоним генетический риск образования аномальных клеток) – определяет долю клеток, ставших аномальными вследствие численных или структурных изменений отдельных хромосом или всего генома. Генетическая анеуплоидия определяется суммированием числа полиплоидных клеток, клеток с хромосомными aberrациями и генетически анеуплоидных клеток.

Генетический груз, часть наследственной изменчивости популяции, которая определяет появление менее приспособленных особей, подвергающихся избирательной гибели в процессе естественного отбора.

Генетический груз в популяции верблюдов – это распространение в популяции скрытых рецессивных генов, которая обуславливает в дальнейшем генетическую изменчивость и ухудшение приспособленности к среде в результате действия вредных аллелей, либо снижение жизнеспособности и плодовитости особей. В верблюдоводстве генетический груз, являясь источником генетической изменчивости, имеет большое значение при искусственном отборе высокоценных генотипов верблюдов более приспособленных к условиям резкоконтинентального климата Казахстана и соответствующих селекционного процесса.

Генетический код, свойственная живым организмам единая система записи наследственной информации в молекулах нуклеиновых кислот в виде последовательности нуклеотидов: определяет последовательность включения аминокислот в синтезирующуюся полипептидную цепь в соответствии с последовательностью нуклеотидов ДНК гена.

Генетический материал. Компоненты клетки, структурно-функциональное единство, которых обеспечивает хранение, реализацию и передачу наследственной информации при вегетативном и половом размножении.

Генокопия (от ген и лат. copia – множество, запас), одинаковые изменения фенотипа, обусловленные аллелями различных генов.

Геном (нем. – Genom). Совокупность генов, характерных для гаплоидного набора хромосом данного вида организмов; основной гаплоидный набор хромосом.

Геномный анализ, метод цитогенетического анализа, заключающийся в определении геномного состава аллополиплоидов и общности геномов в пределах родственных систематических групп организмов (видов, родов и др.). Геномный анализ основан на анализе поведения хромосом в мейозе у гибридных форм. Конъюгация между хромосомами, полученными гибридом от разных родителей, свидетельствует о наличии у родительских форм общих геномов, а обнаружение унивалентов об отсутствии общности. Окончательные выводы делают после количественного учета числа хромосом, уни – и бивалентов у гибрида. Генетический анализ позволяет делать предположения о происхождении и степени родства между изучаемыми видами. (Биология. БЭС. М.: БРЭ, 1999. –С.126).

Геномные мутации (синоним - числовые мутации хромосом) – изменения числа хромосом в кариотипе, подразделяются на полиплоидию и анеуплоидию.

Генотип (от ген и греч. typos – отпечаток), генетическая (наследственная) конституция организма, совокупность всех наследственных зачатков данной клетки или организма, включая аллели генов, характер физического сцепления в хромосомах и наличие хромосомных перестроек. Генотип контролирует развитие, строение и жизнедеятельность организма, то есть совокупность всех признаков организма - его фенотип. Особи с разным генотипом могут иметь одинаковый фенотип, поэтому для определения генотипа организма необходимо проводить его генетический анализ, например анализирующее скрещивание. Особи с одинаковым генотипом могут отличаться друг от друга по фенотипу. Поэтому в генетике используют понятие о норме реакции – возможном размахе фенотипической изменчивости без изменения генотипа под влиянием внешних условий (генотип определяет пределы нормы реакции).

(Инге-Вечтонов С.Г. Система генотипа // Физиологическая генетика, Л., 1976, С.57-114).

Гетеро... (от греч. heteros – иной, другой), часть сложных слов, означающая разнородность, чужеродность (противоположное гомо... или гомео...) например гетерогамия, гетерокарпия.

Гетерогаметность (от гетеро... и гаметы), характеристика организма или группы организмов, имеющих в своем хромосомном наборе одну половую хромосому (тип XO) или пару различающихся половых хромосом (X и Y) и вследствие этого образующих разные гаметы. Пол, представленный особями с такими наборами половых хромосом называют гетерогаметным.

Гетерогенез (от гетеро... и ...генез) внезапное появление особей, резко отличающихся по ряду признаков от родительских форм.

Гетерозигота (от гетеро... и зигота) организм (клетка) у которого гомологичные хромосомы несут различные аллели (альтернативные формы) того или иного гена. Гетерозиготность, как правило, обуславливает высокую жизнеспособность организмов, хорошую приспособляемость их к изменяющимся условиям среды и поэтому широко распространено в природных популяциях. В экспериментах гетерозигот получают скрещиванием между собой гомозигот по различным аллелям. Термин гетерозигота используют и для хромосомных перестроек (говорят о гетерозиготе по инверсии, транслокации и т.п.). (Биология. БЭС. М.: БРЭ, 1999. - С.129-130).

Гетерозигота - клетка (или организм), содержащая два различных аллеля в конкретном локусе гомологичных хромосом.

Гетерозиготность - наличие разных аллелей в диплоидной клетке.

Гетерозиготный организм - организм, имеющий две различные формы данного гена (разные аллели) в гомологичных хромосомах.

Гетерохроматин - область хромосомы (иногда целая хромосома), имеющая плотную компактную структуру в интерфазе из-за отсутствия транскрипции.

Гибридизация in situ - гибридизация между денатурированной ДНК клеток на предметном стекле и меченной радиоактивными изотопами или иммунофлюоресцентными соединениями одноцепочечной РНК или ДНК.

Гибридизация ДНК - образование в опыте двуцепочечной ДНК или дуплексов ДНК:РНК в результате взаимодействия комплементарных нуклеотидов.

Гибридизация соматических клеток - слияние неполовых клеток, способ получения соматических гибридов.

Гибридомы - гибридные лимфоидные клетки, полученные путём слияния опухолевой миеломной клетки с нормальными лимфоидными клетками иммунизированного животного или человека.

Гистоны – это хромосомные основные белки с высоким содержанием аминокислот аргинина и лизина. Гистоны прочно соединяются с молекулами ДНК, чем препятствуют считыванию заключенной в ней биологической информации. В этом состоит их регуляторная роль. Кроме того, эти белки выполняют структурную функцию, обеспечивая пространственную организацию ДНК в хромосомах.

Гликозилирование - присоединение к белку углеводного остатка.

Голандрическое наследование - наследование, сцепленное с Y-хромосомой.

Гомозигота - клетка (или организм), содержащая два одинаковых аллеля в конкретном локусе гомологичных хромосом.

Гомозиготность - наличие одинаковых аллелей в диплоидной клетке.

Гомозиготный организм - организм, имеющий две идентичные копии данного гена в гомологичных хромосомах.

Гомологичные хромосомы - хромосомы, одинаковые по набору составляющих их генов.

Группа сцепления - все гены, локализованные в одной хромосоме.

Гетерозис (от греч. heterosis – изменение, превращение), «гибридная мощь», превосходство гибридов по ряду признаков и свойств над родительскими формами. Термин гетерозис предложен Дж.Шеллом в 1914. Как правило, гетерозис характерен для гибридов первого поколения, полученных при скрещивании неродственных форм: различных линий, пород, видов. В дальнейших поколениях (скрещивание гибридов между собой) его эффект ослабляется и исчезает. В животноводстве гетерозис у животных нередко приводит к значительному повышению продуктивности. Однако, его

использование часто недостаточно эффективно, так как до сих пор не решена проблема закрепления гетерозиса в ряду поколений. (Биология. БЭС. М.: БРЭ, 1999. - С.130).

Гетерохроматин (от гетеро... и хроматин) участки хроматина, находящиеся в конденсированной (плотно упакованном) состоянии в течение всего клеточного цикла. Интенсивно окрашиваются ядерными красителями и хорошо видны в световой микроскоп даже во время интерфазы. Различают факультативный и конститутивный (структурный) гетерохроматин. Факультативный гетерохроматин присутствует только в одной из гомологичных хромосом. Пример гетерохроматина такого типа - вторая X-хромосома у женской особи млекопитающих, которая в ходе раннего эмбриогенеза инактивируется вследствие ее необратимой конденсации. Структурный гетерохроматин содержится в обеих гомологичных хромосомах, локализован преимущественно в экспонированных участках хромосомы – в центромере, теломере, ядрышковом организаторе (во время интерфазы он располагается неподалеку от ядерной оболочки), обеднен генами. (Биология. БЭС. М.: БРЭ, 1999. - С.131).

Гибрид (от лат. *hibrida, hybrida* – помесь), организм (клетка), полученный в результате объединения материала генотипически разных организмов (клеток), то есть гибридизаций. Отдаленные гибриды (разных таксонов видов и выше) в природе встречаются довольно редко и, как правило, бесплодны. (Биология. БЭС. М.: БРЭ, 1999. - С. 132).

Гибридизация, процесс образования или получение гибридов, в основе которого лежит объединение генетического материала разных клеток в одной клетке. Может осуществляться в пределах одного вида (внутривидовая гибридизация, гибриды характеризуются гетерозиготностью по многим или анализируемому гену) и между разными систематическими группами (отдаленная гибридизация, при которой происходит объединение разных геномов). Для первого поколения гибридов часто характерен гетерозис, выражающийся в лучшей приспособляемости, большей плодовитости и жизнеспособности организма. При отдаленной гибридизации гибриды, как правило, неплодовиты. (Биология. БЭС. М.: БРЭ, 1999. -С. 132).

Гибридологический анализ, анализ характера наследования признаков с помощью системы скрещиваний. Гибридологический анализ заключается в получении гибридов и дальнейшем их сравни-

тельном анализе в ряду поколений (анализ расщепления). Информация, полученная при гибридологическом анализе, необходима для получения организмов с заданными генетическими свойствами. (Биология. БЭС. М.: БРЭ, 1999. - С. 132- 133).

Гиподиплоидные клетки (синоним гипоплоидия) – уменьшение числа хромосом в кариотипе, у верблюдов $2n < 74$ (70,72,73).

Гипердиплоидные клетки (синоним гиперплоидия) – увеличение числа хромосом в кариотипе, у верблюдов $2n > 74$ (75,76,78).

Гомогаметность (от гомо... и гамета), характеристика организма имеющего в хромосомном наборе пару или несколько пар гомологичных половых хромосом и вследствие этого образующих одинаковые по набору хромосом гаметы. Пол, представленный такими особями называют гомогаметными. Для млекопитающих гомогаметность характерна для женского пола (XX) у птиц гомогаметны самцы (ZZ).

Гомозигота (от гомо... и зигота), диплоидная или полиплоидная клетка (особь), гомологичные хромосомы которой несут идентичные аллели того или иного гена. Получают гомозигот, как правило, с помощью инбридинга той или иной степени.

Гомологических рядов наследственной изменчивости закон, устанавливает параллелизм в наследственной изменчивости организмов со сходным набором генов. Закон объясняет полиморфность видов и, таким образом, обосновывает целостность вида, несмотря на существование в его пределах морфологически четко различающихся форм. С другой стороны, закон вносит ясность в явление фенотипической однородности множества видов, которая может быть связана с их гетерозиготностью и явлением доминирования, что и выявляется при инбридинге. Закон гомологических рядов отражая общую закономерность мутационного процесса и формообразования организмов является биологической основой методов целенаправленного получения нужных наследственных изменений. (Биология. БЭС. М.: БРЭ, 1999. -С.152-153).

Гомологичные хромосомы содержат одинаковый набор генов, сходных по морфологическим признакам, конъюгируют в профазе мейоза. В диплоидном наборе хромосом каждая пара хромосом представлена двумя гомологичными хромосомами, которые могут различаться аллелями, содержащихся в них генов и обмениваться участками в процессе кроссинговера.

Гомология (от греч. homologia – соответствие, согласие) соответствие органов у организмов разных видов, обусловленные их филогенетическим родством.

Группа крови, иммуногенетический признак крови, обусловленные специфическими антигенами (изоантигенами) и позволяющие делить кровь особей одного вида на группы.

Дактилоскопия генная - выявление вариаций в числе и длине tandemных повторов ДНК.

Дегенерация (от лат. degenero – вырождаюсь), упрощение структуры органов и тканей в процессе онтогенеза организмов. Редукция отдельных органов и целых систем в процессе филогенеза.

Дезоксирибонуклеиновые кислоты, ДНК, нуклеиновые кислоты, содержащие в качестве углеводного компонента дезоксирибозу, а в качестве азотистых оснований аденин (А), гуанин (Г), цитозин (Ц), тимин (Т). Присутствует в клетках любого организма, а также входит в состав многих вирусов.

Дезоксирибонуклеотиды, нуклеотиды, содержащие углевод дезоксирибозу, пуриновое (аденин или гуанин) или пиримидиновое (цитозин или тимин) основание и остатки фосфорной кислоты; мономеры, из которых построены ДНК. (Биология. БЭС. М.: БРЭ, 1999. - С.171).

Деление, форма размножения некоторых организмов и многих клеток, входящих в состав клеток многоклеточных.

Делеция (от лат. deletion – уничтожение), тип хромосомной перестройки, в результате которой выпадает участок генетического материала. Размер делеции от нескольких нуклеотидных пар до фрагментов, содержащих ряд генов.

Делеция - тип хромосомной мутации, при которой утрачивается участок хромосомы; тип генной мутации, при которой выпадает участок молекулы ДНК.

Денатурация - нарушение пространственной структуры молекулы в результате разрыва внутри- или межмолекулярных нековалентных связей.

ДНК-полимераза - фермент, ведущий матричный синтез ДНК.

Диплоид (от греч. diploos – двойной и eidos – вид), организм, клетки которого несут два гомологичных набора хромосом.

Дифференциальная окраска хромосом - При дифференциальной окраске каждая хромосома приобретает свой специфический

рисунок – чередование светлых и темных полос, отражающих различную функциональную активность отдельных районов хромосом. Окрашенные участки – это низкоактивные в генетическом отношении гетерохромативные районы хромосом, а неокрашенные сильно-активные эухроматиновые районы. Гетерохроматин, как показывает дифференциальное окрашивание, существует в двух формах: 1) конститутивной – постоянно действующей в хромосоме и 2) факультативной, края выявляются лишь в части клеточного цикла или в одной из пар хромосом.

Домашние гены (Housekeeping gene) - это гены, которые транскрибируются с относительным постоянством и используются в качестве нормализатора (стандарта) в РСР (полимеразной цепной реакции), поскольку предполагается, что на их экспрессию не влияют условия эксперимента.

Доминантность - преимущественное проявление только одного аллеля в формировании признака у гетерозиготной клетки.

Доминантность, участие только одного аллеля в определении признаков у гетерозиготных особей. Когда нет доминирования различают следующие варианты фенотипа: промежуточный (неполное доминирование), более функциональный по данному признаку (сверхдоминирование) и фенотип, обусловленный обоими аллелями (кодоминантность).

Доминантный - признак или соответствующий аллель, проявляющийся у гетерозигот.

Дрейф генов, генетико-автоматические процессы изменения частоты генов в популяции в ряду поколений под действием случайных (стохастических) факторов, приводящее, как правило, к снижению наследственной изменчивости популяции. В генотипической структуре популяции под действием дрейфа генов происходит усиление процесса гомозиготизации, которая нарастает с уменьшением численности популяции. Связано это с тем, что в популяциях ограниченного размера увеличивается частота близкородственных скрещиваний, и в результате заметных случайных колебаний частот отдельных генов происходит закрепление от них аллелей при одновременной утрате других. (Биология. БЭС. М.: БРЭ, 1999. - С. 185).

Дрейф генов - изменение частот генов в ряду поколений, обусловленное случайными событиями митоза, оплодотворения и размножения.

Дупликация - тип хромосомной мутации, при которой удвоен какой-либо участок хромосомы; тип генной мутации, при которой удвоен какой-либо участок ДНК.

Задачи сельскохозяйственной биотехнологии – выведение трансгенных животных с улучшенной продуктивностью и более высоким качеством продукции, резистентностью к болезням, а также создание так называемых животных – биореакторов – продуцентов биологически активных веществ.

Зонд генетический - короткий отрезок ДНК или РНК известной структуры или функции, меченный каким-либо радиоактивным или флуоресцентным соединением.

Идиограмма – графическое изображение хромосом с учетом их морфологических деталей: длины, расположения центромеры, вторичных перетяжек и при дифференциальной окраске расположения положительно и негативно окрашенных полос. Идиограмма может быть построена по обобщенным данным или для конкретного кариотипа. Число хромосом в ядрах клеток всех особей одного вида постоянно и представляет собой один из его признаков. У верблюдов кариотип представлен 74 хромосомами, из них 12 метацентрические аутосомы, 60 акроцентрические аутосомы, XX (у самок) и XY (у самцов) половые хромосомы – гоносомы. То есть, кариотип – это набор хромосом соматической клетки свойственный тому или иному виду животных или растений.

Изменчивость - вариабельность (разнообразие) признаков среди представителей данного вида.

Иммунитет - механизм борьбы организма с инфекционными агентами типа вирусов и микробов.

Иммунотоксин - комплекс между антителом и каталитической субъединицей какого-либо белкового яда (дифтерийного токсина, рицина, абрина и др.).

Инбридинг в современной селекции - Ин - эндинбридинг – родственное разведение в нескольких поколениях. Клозебридинг – кровосмешение (близкородственное разведение). Инбредлайнкроссинг – спаривание животных из разных инбредных линий одной породы. Страинкроссинг – спаривание животных из близкородственных линий. Топкроссинг – спаривание инбредных самцов с неинбредными самками. Боттомкроссинг – спаривание инбредных самок с аутбредными самцами. Топкроссбридинг – скрещивание инбредных

самцов одной породы с инбредными самками другой породы. Инкроссбридинг – скрещивание инбредных самцов одной породы с инбредными самками другой породы. Боттомкроссбридинг – скрещивание инбредных самок одной породы с аутбредными самцами другой породы.

Инбредная депрессия в верблюдоводстве - Инбредная депрессия – снижение продуктивности и жизнеспособности животных в результате использования инбридинга. Сила проявления инбредной депрессии зависит от индивидуальных особенностей инбридируемых животных, степени их исходной гетерозиготности, конституциональной крепости, пола (самцы более подвержены инбредной депрессии в сравнении с самками), возраста (при спаривании особей в раннем и старости инбредная депрессия проявляется сильнее), природы признака, скорости падения гетерозиготности и числа инбридированных поколений (чем теснее инбридинг, тем сильнее проявление инбредной депрессии), условий среды (оптимальное условие среды способствует ослаблению инбредной депрессии, повышению продуктивности животных, то есть лучшей реализации их генетических возможностей).

Индекс спирализации - определение дано В.М.Гиндилисом в 1966 г. – это отношение суммарной длины 2-х хромосом человека из группы F (19 и 20 пары) к суммарной длине 2-х хромосом из группы A (1-й и 2-я пары) в процентах.

Индуктор - фактор (вещество, свет, теплота), вызывающий транскрипцию генов, находящихся в неактивном состоянии.

Индукция профага - инициирование вегетативного развития фага в лизогенных клетках.

Интеграза — фермент, осуществляющий внедрение какого-либо генетического элемента в геном через специфический сайт.

Интегроны - генетические элементы, которые содержат в себе ген интегразы, специфический сайт и рядом с ним промотор, что придает им способность интегрировать в себя мобильные генные кассеты и экспрессировать присутствующие в них беспромоторные гены.

Интерфероны - белки, синтезируемые клетками позвоночных в ответ на вирусную инфекцию и подавляющие их развитие.

Интрон - некодирующий участок гена, который транскрибируется, а затем удаляется из предшественника мРНК при её редактировании сплайсинге.

Интронированный ген - ген, содержащий интроны.

Интроны - повторяющиеся последовательности нуклеотидных остатков в ДНК.

Каллус - масса недифференцированных клеток, образующаяся при повреждении растения. Может образовываться из единичных клеток при их культивировании на искусственных средах.

Капсид - белковая оболочка вируса.

Кассета экспрессионная - фрагмент ДНК, содержащий все необходимые генетические элементы для экспрессии внедренного в него гена.

Кариотип – совокупность признаков хромосомного набора (число, размер, форма), характерных для того или иного вида, устанавливается путем определения постоянного диплоидного набора хромосом в клетке. Диплоидный набор хромосом верблюдов $2n=74$.

Кариограмма – микрофотографии хромосом индивидуума, систематизированного по группам в зависимости от морфологического строения.

Кариосистематика – раздел систематики, изучающий структуру клеточного ядра у разных групп организмов. Кариосистематика развивалась на стыке систематики с цитологией и генетикой, обычно изучает строение и эволюцию хромосомного набора кариотипа. Этот раздел биологической науки очень важен при изучении верблюдов разных видов, пород, помесных и гибридных верблюдов.

кДНК - однонитевая ДНК, синтезируемая *in vivo* по матрице РНК с помощью обратной транскриптазы.

Клон - группа генетически идентичных клеток, возникших неполовым путём от общего предка.

Клонирование ДНК - процесс получения рекомбинантных молекул ДНК путем встраивания чужеродной ДНК в векторную молекулу ДНК или РНК и введение этой конструкции в фаговые, бактериальные или эукариотические клетки хозяина.

Клонирование клеток - их деление путём посева в питательной среде и получение колоний, содержащих потомство от изолированной клетки.

Кодон - тройка расположенных подряд нуклеотидных остатков в ДНК или РНК, кодирующая определённую аминокислоту или являющаяся сигналом окончания трансляции.

Компартментализация - ограничение процесса (продукта) определённой областью клетки.

Компетентность - способность клеток к трансформации.

Комплементарность (в генетике) - свойство азотистых оснований образовывать с помощью водородных связей парные комплексы аденин—тимин (или урацил) и гуанин—цитозин при взаимодействии цепей нуклеиновых кислот.

Конкатемерная ДНК - линейная ДНК, в которой некоторый элемент (например, фаговый геном) повторен несколько раз.

Контиг - в секвенировании группа из нескольких последовательно соединенных участков ДНК.

Конъюгат - комплекс из нескольких ковалентно связанных молекул.

Конъюгация - способ обмена генетической информацией у бактерий, при котором вследствие физического контакта между клетками происходит перенос клеточной, плазмидной или транспозонной ДНК от донорной клетки в реципиентную.

Космида - вектор, содержащий *cos*-сайт ДНК фага λ .

Коэффициент отбора – это количественное выражение давления отбора на конкретный аллель локуса.

Кроссинговер - явление обмена участками гомологичных хромосом во время конъюгации при мейозе.

Лектины - белки, связывающие углеводы.

Лигаза - фермент, образующий фосфодиэфирную связь между двумя полинуклеотидами.

Лиганд - молекула, распознаваемая специфической структурой, например, клеточным рецептором.

Лидерная последовательность - N-концевая последовательность секретируемых белков, обеспечивающая их транспорт через мембрану и отщепляющаяся при этом.

Лизис - распад клетки, вызванный разрушением её оболочки.

Лизогения - явление носительства бактериальными клетками фага в виде профага.

Линия клеток - генетически однородные клетки животных или растений, которые можно выращивать *in vitro* в течение неограниченно долгого времени.

Линкер - короткий синтетический олигонуклеотид, применяемый для соединения фрагментов ДНК *in vitro*; обычно содержит участок узнавания определённой рестриктазой.

Липкие концы - комплементарные однонитевые участки ДНК, расположенные на концах молекул ДНК.

Липосомы - капельки жидкости, окруженные искусственной мембраной; искусственные липидные везикулы.

Литическое развитие фага - фаза жизненного цикла фага, начинающаяся инфекцией клетки и завершающаяся её лизисом.

Локус - участок ДНК (хромосомы), где расположена определённая генетическая детерминанта.

Маркерный ген - ген в рекомбинантной ДНК, кодирующий селективный признак.

Материнского эффекта гены - гены, проявляющиеся в яйцеклетке и определяющие фенотип потомства вне зависимости от генотипа самца.

Межвидовые гибриды - гибриды, полученные от слияния клеток, принадлежащих к разным видам.

Метаболизм - совокупность ферментативных процессов, обеспечивающих существование и воспроизведение клетки.

Метаболит - вещество, образующееся в химических реакциях живой клетки.

Метилазы - ферменты, присоединяющие метильную группу к определённым азотистым основаниям в ДНК.

Методы исследований в генетической инженерии. 1) Рестрикция – расщепление ДНК, необходимо для выделения генов и манипуляции с ними. 2) Гибридизация нуклеиновых кислот – используется для выявления специфической последовательности ДНК и РНК, а также совмещению различных генетических элементов. Используется в полимеразной цепной реакции для амплификации ДНК *in vitro*. 3) Клонирование ДНК – осуществляется путем введения фрагмента ДНК или их групп в быстрореплицирующиеся генетические элементы (плазмиды или вирусы), что дает возможность размножать гены в клетках бактерии, дрожжей или эукариот. 4) Секвенирование – определение нуклеотидных последовательностей в

клонированном фрагменте ДНК. Позволяет определить структуру генов и аминокислотную последовательность кодируемых ими белков. 5) Химико-ферментативный синтез полинуклеотидов – часто необходим для целенаправленной модификации генов и облегчения манипуляции с ними.

Механизм действия колхицина - колхицин препятствует «дособиранию» элементов веретена, если колхицин начал действовать в процессе уже начавшейся сборки веретено (микротубули). Доказательством служит то, что колхицин не действует на уже сформировавшееся веретено.

Механизм дифференциальной окраски еще окончательно не выяснены, различные гипотезы изложены в обзорах А.Ф.Захарова, 1975, А.А.Прокофьева-Бельговской, 1977. Считается, что компоненты краски связываются исключительно с ДНК хромосомы. Предложены две гипотезы: первая так называемая ДНК-вая гипотеза. ДНК-вая исходит из того, что в дифференциальную окраску вовлекается ДНК хромосомы. Если удалить ДНК из хромосомы, то она теряет способность к окраске. То есть, если удалить ДНК, эффект исчезает. Это связывание ступенчато: сначала с ДНК реагирует циклическая молекула метиленового синего, затем молекула эозина с последующим взаимодействием этих молекул между собой и формированием красящего компонента (комплекса). Разная степень или прочность связи красителя с ДНК будет зависеть и от особенностей конфигурации и взаиморасположения ДНК в хромосоме.

Вторая белковая гипотеза исходит из того, что после воздействия трипсином (обработка протеолитическими ферментами) из хромосомы вымываются кислые белки и эти участки не окрашиваются и получается полосатость. Но так как ДНК связана в хромосомах с разными белками, то можно в целом полагать, что рисунок сегментации хромосом зависит от особенностей организации целостного комплекса ДНК в белок.

Механизм образования анеуплоидии - основным механизмом образования анеуплоидии является нерасхождение хромосом в митозе и мейозе, а также отставание хромосом при расхождении в анафазе (Синдром Тернера 45x0), частичное артефактное происхождение. Изучение анеуплоидии представляется очень важным, так как некоторые химические вещества вызывают исключительно геномные мутации. Геномные и структурные мутации изучались

попутно, с точки зрения оценки качества, методики. Специальных исследований по качественному составу анеуплоидии не проводили, так как необходимо изучать много клеток с применением дифференциальной окраски, чтобы знать одни и те же хромосомы теряются каждый раз или разные. Это задача наших дальнейших исследований.

Механизм образования полиплоидии - полиплоидия возникает в результате удвоения хромосом без их расхождения в результате эндоредупликации, объединения двух наборов хромосом при гибридизации аллоплоидия в результате искусственного воздействия колхицином – К митозы.

Механизм центрических слияний хромосом Rtr - соединение двух акроцентриков в одну хромосому может происходить 3 способами:

1. В результате реципрокных tr-транслокации с последующей утерей одной из 2-х центромер с небывалым количеством околоцентромерного гетерохрома-тина.
2. Вследствие разрыва в центромерах и слияния центромер.
3. Вследствие разрыва в коротких плечах акроцентриков и соединения обеих центромер.

Механизм цитогенетического действия фитогемагглютинина (ФГА) - в основе механизма цитогенетического действия ФГА лежит иммунологический механизм, который возникает как реакция «антиген-антитело».

Микросателлит - микросателлитный локус (STR – от английского Short Tandem Repeats): участок ДНК с определённой геномной локализацией, содержащий короткие tandemные повторы.

Миниклетки - клетки, не содержащие хромосомной ДНК. Модификация биополимера — изменение его структуры.

Микрофотографирование хромосом кариотипа - позволяет детально изучить морфологию, подсчитать число хромосом в метафазной пластинке, измерить каждую из них. Парижская конференция (1989) рекомендовала следующие основные типы дифференциальной окраски при микрофотографировании и последующего анализа кариотипа: Q – окраска и полосы, выявляемые флуоресцентными красителями (акрихин). G – окраска и полосы. Окраска хромосом красителем Гимзы после воздействия (трипсин, р-р солей и t⁰C). Наиболее информативный метод. G – окраска и полосы выяв-

ляются в районе центромеры. Показано, что в этих областях хромосомы находятся гетерохроматин, содержащий ДНК. N – метод, выявляющий ЯОР в хромосомах ядрышка в интерфазном ядре. При Q и G – окраске затрагиваются одни и те же участки хромосом, ярко флуоресцирующий сегмент при Q окраске соответствует темноокрашенные G-полосы.

Мобильные элементы генома - последовательности ДНК, способные перемещаться внутри генома живых организмов.

Моногибридное скрещивание - скрещивание форм, отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных признаков.

Мониторинг (от англ. monitoring) – представляет собой постоянное наблюдение за каким-либо процессом для выявления его соответствия желаемым параметрам или первоначальным предположениям.

Мониторинг – комплексная система наблюдений, оценки и прогноза изменений состояния биосферы или отдельных элементов под влиянием антропогенных воздействий с целью контроля ее качества и изменений.

Морфологическое строение хромосом наиболее четко выражено в стадии метафазы. В этот период хромосома состоит из двух нитей – хроматид, интенсивно окрашивающихся основными красителями. В определении формы хромосом большое значение имеет положение ее обязательного структурного элемента – первичной перетяжки, в районе которой расположена центромера. Центромера делит хромосому на две части (называемые плечами) равной или различной длины. Объективным критерием для отнесения хромосом к той или иной группе служит центромерный индекс – отношение длины короткого плеча к длине хромосомы в процентах. К акроцентрическим хромосомам принято относить хромосомы с центромерным индексом 12,5%, к субметацентрическим от 12,6% до 37,0%, к метацентрическим от 37,1% до 50%.

Морфозы – это резкие изменения в строении органов и проявлении признаков в результате нарушения процесса органогенеза в эмбриональный период онтогенеза, они не наследуются и чаще всего имеют явную патологию. У животных отмечается образование дополнительных конечностей симбиоз (срастание) близнецов, развитие органов в непредназначенном месте.

Мутация – изменение типа, числа или порядка расположения нуклеотидов в генетическом материале.

Моноклональные антитела - антитела со специфичностью к определённому антигену, синтезируемые гибридомами.

Морфогенез - осуществление генетической программы развития организма.

Мутагенез - процесс индукции мутаций.

Мутагены - физические, химические или биологические агенты, увеличивающие частоту возникновения мутаций.

Мутация - изменение генетического материала, часто приводящее к изменению свойств организма.

Мутон - элементарная единица мутирования, т. е. наименьший участок генетического материала, изменение которого представляет собой улавливаемую фенотипически мутацию и приводит к нарушению функции к.-л. гена.

Наследственность - свойство организмов обеспечивать материальную и функциональную преемственность между поколениями, а также повторять определённый тип индивидуального развития.

Наследуемость - доля фенотипической изменчивости в популяции, обусловленная генетической изменчивостью (в отношении к определённому качественному или количественному признаку).

Нитрогеназа - фермент, осуществляющий фиксацию атмосферного азота.

Норма кариотипа (синоним конституциональный кариотипический статус) – особенности кариотипа, являющиеся обычными, то есть нормальными для клеток определенного типа или для всего организма. Норма кариотипа верблюдов: модальное число хромосом 74, в том числе 60 акроцентрических аутосом, 12 метацентрических аутосом и 2 половые хромосомы-гоносомы (XX - у самок, XY - у самцов).

Нуклеазы - общее название ферментов, расщепляющих молекулы нуклеиновых кислот.

Обратная транскриптаза - фермент, катализирующий реакцию синтеза ДНК на матрице РНК.

Олигонуклеотид - цепь ДНК, состоящая из нескольких (от 2 до 20) нуклеотидных остатков.

Онкогены - гены, чьи продукты обладают способностью трансформировать эукариотические клетки так, что они приобретают свойства опухолевых клеток.

Онкорнавирус - РНК-содержащий вирус, вызывающий перерождение нормальных клеток в раковые; содержит в своем составе обратную транскриптазу.

Оператор - регуляторный участок гена (оперона), с которым специфически связывается репрессор, предотвращая тем самым начало транскрипции.

Оперон - совокупность совместно транскрибируемых генов, обычно контролируемых родственными биохимическими функциями.

Отбор – это сохранение более приспособленных к определенным жизненным условиям и технологии производства особей или выбор человеком соответствующих его требованиям и устранение менее приспособленных, худших экземпляров.

Относительная длина хромосом – определяется путем отношения длины хромосомы к длине гаплоидного набора, включающего X-хромосому. Он необходим для построения кариограммы и идиограммы.

Пенетрантность генов – явление, когда один и тот же признак проявляется или не проявляется у особей родственных групп. Пенетрантность определяется по проценту особей в популяции, у которых данный ген проявился. Пенетрантность бывает полная (когда проявляется у 100% особей) и неполная (у определенной части особей).

Плаزمиды - кольцевая или линейная молекула ДНК, реплицирующаяся автономно от клеточной хромосомы.

Племенное животное – чистопородное, высококлассное, высокопродуктивное животное, отвечающее типу, направлению и уровню продуктивности, стандарту породы, имеющие документально подтвержденное происхождение.

Племенная продукция (материал) – племенное животное, его семя, эмбрионы.

Племенная ценность – уровень генетического потенциала племенного животного, влияющий на хозяйственно-полезные признаки потомства.

Плейотропным действием гена – называют влияние одного гена не на один, а одновременно на несколько признаков. Гены

плейотропного действия контролируют синтез ферментов, участвующих в разных обменных процессах в клетке и в организме в целом и оказывающих одновременно влияние на проявление и развитие других признаков.

Полиплоидия – увеличение числа полных хромосомных наборов в четное и нечетное число раз. У верблюдов зарегистрированы триплоидия ($3n$) и тетраплоидия ($4n$).

Полилинкер - синтетический олигонуклеотид, содержащий участки узнавания для нескольких рестриктаз (см. рестриктаза).

Полимеразы - ферменты, ведущие матричный синтез нуклеиновых кислот.

Полипептид - белок, полимер, состоящий из аминокислотных остатков, связанных пептидными связями.

Праймер - короткая олиго- или полинуклеотидная последовательность со свободной 3'ОН-группой, комплементарно связанная с однонитевой ДНК или РНК; с его 3'-конца ДНК-полимераза начинает наращивать полидезоксирибонуклеотидную цепь.

Прокариоты - организмы, у которых нет клеточного ядра.

Промотор - регуляторный участок гена (оперона), к которому присоединяется РНК-полимераза с тем, чтобы начать транскрипцию.

Протоонкогены - нормальные хромосомные гены, мутации которых могут привести к злокачественному перерождению клетки.

Протопласт - растительная или микробная клетка, лишённая клеточной стенки.

Профаг - внутриклеточное состояние фага в условиях, когда его литические функции подавлены.

Процессинг - частный случай модификации, когда в биополимере уменьшается число звеньев.

Регулон - система генов, разбросанных по всему геному, но подчиняющихся общему регуляторному белку.

Регуляция экспрессии генов - контроль над клеточной структурой и функцией, а также основа дифференцировки клеток, морфогенеза и адаптации.

Рекомбинантная молекула ДНК (в генетической инженерии) - получается в результате ковалентного объединения вектора и чужеродного фрагмента ДНК.

Рекомбинантная плазмида - плазмида, содержащая фрагмент(ы) чужеродной ДНК.

Рекомбинантный белок - белок, полученный в результате экспрессии с рекомбинантной молекулы ДНК, часто получаемый в кишечной палочке.

Рекомбинация in vitro - операции in vitro, приводящие к созданию рекомбинантных молекул ДНК.

Рекомбинация гомологическая - обмен генетическим материалом между двумя гомологичными молекулами ДНК.

Рекомбинация сайт-специфическая - объединение путём разрыва и слияния двух молекул ДНК или участков одной молекулы, происходящее по определённым сайтам.

Рекон - элементарная единица генетической рекомбинации, т. е. минимального участка генетического материала, в пределах которого возможна рекомбинация.

Ренатурация - восстановление исходной пространственной структуры молекул.

Репарация ДНК - исправление повреждений молекулы ДНК, восстанавливающее её первоначальную структуру.

Репликатор - участок ДНК, ответственный за инициацию репликации.

Репликация - процесс удвоения молекул нуклеиновых кислот.

Репликон - молекула ДНК или её участок, находящиеся под контролем репликатора.

Репрессия - подавление активности генов, чаще всего путём блокирования их транскрипции.

Репрессор - белок или антисмысловая РНК, подавляющие активность генов.

Рестриктазы - группа бактериальных сайт-специфических эндонуклеаз, которые узнают определённые участки ДНК длиной от четырёх и более пар нуклеотидов и расщепляют нуклеотидную цепь внутри участка узнавания или вне его, образуя "липкие" или "тупые" концы.

Рестрикты - фрагменты ДНК, образовавшиеся после её гидролиза рестриктазой.

Рестрикционная карта - схема молекулы ДНК, на которой указаны места разрезания её различными рестриктазами.

Рестрикционный анализ - установление мест расщепления ДНК рестриктазами.

Ретровирусы - РНК-содержащие вирусы животных, кодирующие обратную транскриптазу и образующие провирус с хромосомной локализацией.

Рецессивность - неучастие аллеля в формировании признака у гетерозиготной клетки.

Рибонуклеазы (РНКазы) - ферменты расщепляющие РНК.

Сайт - участок молекулы ДНК, белка и т. п.

Секвенирование - установление последовательности звеньев в молекулах нуклеиновых кислот или белков (полипептидов).

Селективные среды - питательные среды, на которых могут расти лишь клетки с определёнными свойствами.

Септум - структура образующаяся в центре бактериальной клетки в конце цикла деления и разделяющая её на две дочерние клетки.

Синдромами – называют комплекс патологических изменений фенотипа обусловленная отрицательным действием мутантного гена. То есть плейотропное действие гена может быть как отрицательным, так и положительным.

Скрининг - поиск в посевах клеток или фагов тех колоний, которые содержат рекомбинантные молекулы ДНК.

Слитый белок (полипептид) — белок, образованный слиянием двух различных полипептидов.

Соматические гибриды — продукт слияния неполовых клеток.

Соматические клетки - клетки тканей многоклеточных организмов, не относящиеся к половым.

Спейсер - в ДНК или РНК - некодирующая последовательность нуклеотидов между генами; в белках - аминокислотная последовательность, связывающая соседние глобулярные домены.

С-полосы – это по существу структурный гетерохроматин. Известно, что хромосома делится на районы эухроматина и гетерохроматина, причем последний подразделяется на собственно гетерохроматин (ГР) и гетерохроматизированный материал (факультативный гетерохроматин). Эухроматин и гетерохроматин различаются по плотности конденсации и это различие может иметь значение в восприятии красителя Гимза. Классическая точка зрения гетерохрома-

тин – это более поздно редуцированные участки хромосом. ГР образует центромеры, теломеры, большую часть половых хромосом. Функция ГР структурная, защитная роль, роль в клеточном метаболизме, транскрипции, эволюции кариотипов. Так, многочисленные повторы нуклеотидов ГР внутри эухроматических районов могут выполнять роль остановок в транскрипции или быть участками инициации для полимераз.

Сплайсинг - процесс формирования зрелой мРНК или функционального белка путём удаления внутренних частей молекул — интронов РНК или интеинов у белков.

Способ картирования G-полос – Дретсом и Сеунером (1974,1975) предложен способ картирования G-полос, основанный на количественной оценке относительной удаленности каждой полосы от центромеры.

Структурные мутации – это группа мутаций связана с изменениями формы, размеров хромосом, порядка расположения генов (изменения групп сцепления), утратой или добавкой отдельных фрагментов.

Суперпродуцент - микробный штамм, нацеленный на синтез определённого продукта в высокой концентрации.

Сущность генетической инженерии в животноводстве состоит в целенаправленном конструировании особых гибридных молекул вне организма с последующим их введением в организм животных. При этом гибридные молекулы (рекомбинантные ДНК) становятся составной частью генетического аппарата данного организма. В результате наследственная программа организма изменяется, ему сообщаются новые генетические, биохимические и физиологические свойства.

Сущность методики Раджабли (Цитология, Т.XV, №2, 1973, 1527-1538) - Это модификация методики Сибрайта (Seabright, 1971) и Ивенса с соавт. (1971 г.). Препараты на 15-20 сек. помещали в 0,25% раствор трипсина, нагретый до 28-30⁰С. Затем отмывали в буфере (0,6 м NaCl - 0,06 м цитрат натрия, pH 7,0) в течение 5 мин и затем инкубировали в течение 1 часа в свежей порции того же буфера при t-62⁰С.

Трансген - ген, интегрированный в ген реципиента, называют трансгеном. Благодаря переносу генов у трансгенных животных возникают новые признаки, которые при селекции закрепляются в

потомстве. Трансгенных животных получают путем микроинъекции рекомбинантной ДНК в извлеченные из донорских организмов эмбрионы и дальнейшей пересадки инъецированных эмбрионов в яйцеводы или после культивирования в матку синхронизированных реципиентов.

Трансгенные животные - животных, несущих в своем геноме рекомбинантный (чужеродный) ген.

Трансдукция - перенос фрагментов ДНК с помощью бактериофага.

Транскрипция - синтез РНК на ДНК-матрице; осуществляется РНК-полимеразой.

Транскрипт - продукт транскрипции, т. е. РНК, синтезированная на данном участке ДНК как на матрице и комплементарная одной из его нитей.

Транскриптаза обратная - фермент, синтезирующий по РНК как по матрице комплементарную ей однонитевую ДНК.

Трансляция - синтез полипептидной цепи белков, осуществляемый в рибосомах.

Транспозон - генетический элемент, реплицируемый в составе репликона и способный к самостоятельным перемещениям (транспозиции) и интеграции в разные участки хромосомной или внехромосомной ДНК.

Трансфекция - трансформация клеток с помощью изолированной ДНК.

Трансформация - изменение наследственных свойств клетки, вызванное поглощенной ДНК.

Трансформация (в молекулярной генетике) - перенос генетической информации посредством изолированной ДНК.

Трансформация (онкотрансформация) - частичная или полная дедифференцировка клеток, вызванная нарушением регуляции роста клеток.

Умеренный фаг - бактериофаг, способный лизогенизовать клетку и в виде профага находиться внутри бактериальной хромосомы или в плазмидном состоянии.

Фактор F (фактор фертильности, половой фактор) - конъюгативная F-плазида найденная в клетках *E. coli*.

Фенотип - внешнее проявление свойств организма, зависящих от его генотипа и факторов окружающей среды.

Фенокопия – это изменение признака под влиянием действия внешней среды, как и под влиянием действия генов, но возникшие особенности не являются наследственными. Разнообразные фенокопии могут возникнуть после перенесенных заболеваний во время беременности, нарушения баланса микро-макроэлементов и витаминов. У фенокопии нормальному действию не мутантного гена (аллеля) препятствуют факторы внешней среды.

Физиологическая гипоплоидия – показатель доли физиологически гиподиплоидных клеток, определяется как разница между долей гиподиплоидных клеток и гипердиплоидных клеток.

Физиологическая гипоплоидия возникает за счет физиологического явления ослабления осморезистентности клеток, не выдержавших гипотонизации. Мембраны клеток разрываются и хромосомы теряются.

Физиологическая гипоплоидия рассчитывается по формуле:

$$\Phi Г = Г_{по} - Г_{гр}$$

Гиподиплоидные – гипердиплоидные клетки

Например:

$$\Phi Г = 10 - 2,4 = 7,6\%$$

У сельскохозяйственных животных обычно частота гиподиплоидных клеток выше гипердиплоидных.

Химеры - лабораторные гибриды (рекомбинанты).

Хозяйственное долголетие – это длительность использования животного и способность его сохранять экономически выгодный уровень продуктивности и давать качественное потомство, то есть не утратившего способность к воспроизводству. Например, продолжительность жизни лошади составляет 67 лет, а хозяйственная 20.

Хроматин - нитчатые комплексные молекулы дезоксирибонуклеопротеида (ДНП), которые состоят из ДНК, связанной с гистонами.

Хроматиновая нить – это гистон и ДНК, объединенные в структуру, представляющая собой двойную спираль ДНК, окружающую гистоновый стержень. Хроматиновая нить образует спираль диаметром около 25 мкм, что находится на грани разрешающей способности современных световых микроскопов. По способности окрашиваться ядерными красителями хроматиновые нити подраз-

деляют на две группы: эухроматин и гетерохроматин. Последний окрашивается более интенсивно.

Хромосомы – органоиды клеточного ядра, являющиеся носителями генов и определяющие наследственные свойства клеток и организмов.

Хромосомы - представляют собой нитевидные нуклеопротеидные структуры, способные к саморепродукции и сохранению своих морфологических особенностей на протяжении ряда поколений. Они удваиваются в результате идентичной репродукции перед каждым клеточным делением, а затем распределяются поровну между дочерними клетками. Хромосомы состоят из хроматина, который содержит ДНК (40%), гистоны (40%), негистоновые хромосомные белки (20%) и небольшое количество РНК.

Цитогенетический мониторинг – комплексная система наблюдений, оценки и прогноза изменений кариотипа животных в разрезе вида, породы, возраста, половой принадлежности, условий содержания и кормления животных с целью контроля их качества и изменений.

Цель генетической инженерии – создание рекомбинантных ДНК, которые придавали бы организму новые, полезные для человека свойства.

Центромера - локус на хромосоме, физически необходимый для распределения гомологичных хромосом по дочерним клеткам.

Шайн-Далгарно последовательность - участок прокариотической мРНК, необходимый для посадки на неё рибосом и её правильной трансляции. Содержит последовательность нуклеотидов, комплементарную 3'-концу 16S рибосомной РНК.

Шаффлинг ДНК - рекомбинация фрагментов генов двух и более гомологичных белков. Трехступенчатый процесс, включающий разрушение родительских молекул ДНК и два раунда амплификации (без праймеров и со специально подобранными), с целью получения восстановленных по длине, но измененных по составу (с перетасованными последовательностями) химерных молекул ДНК, с существенно улучшенными или новыми свойствами кодируемых ими белков

Штамм - линия клеток, бактерий (или вирусов), ведущая начало от одной клетки (или вируса).

Экзон - сохраняющаяся при сплайсинге часть интронированного гена.

Экзонуклеаза - фермент, гидролизующий фосфодиэфирные связи с концов ДНК.

Эксплантат - выделенный из организма материал какой-либо ткани.

Экспрессия гена - процесс реализации информации, закодированной в гене. Состоит из двух основных стадий — транскрипции и трансляции.

Экспрессивность генов – это степень фенотипического проявления гена как мера силы его действия, определяемая по степени развития самого признака. В системе взаимосвязанных генов развитие одного признака может зависеть от взаимодействия многих генов и один ген может влиять на развитие и проявление нескольких признаков.

Электрофорез - разделение электрически заряженных полимеров в электрическом поле. Обычно ведется в гелях (гель-электрофорез), чтобы зоны разделяемых молекул не размывались тепловым движением.

Эндонуклеаза - фермент, гидролизующий фосфодиэфирные связи внутри нити ДНК.

Энхансер - регуляторный участок ДНК, усиливающий транскрипцию с ближайшего к нему промотора.

Эпизоотический мониторинг – система сбора количественных данных о распространении болезней животных, включая эпизоотологическое обследование и информацию о закономерностях развития конкретной болезни животных, природно-географических и экономических (хозяйственных) условиях территорий их обитания (содержания, разведения), проводимых ветеринарно-санитарных мероприятий, и последующая их статистическая обработка для анализа эффективности ветеринарно-санитарных мероприятий и прогнозирования возникновения, развития и ликвидации эпизоотий или панзоотий.

Эукариоты - организмы, клетки которых содержат ядра.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
ГЛАВА 1 СИСТЕМАТИКА И ЭВОЛЮЦИЯ ВЕРБЛЮДОВ	5
1.1 Систематика верблюдов	5
1.2 Эволюция верблюдов	5
1.3 Генетическая регуляция онтогенеза	27
ГЛАВА 2 БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВЕРБЛЮДОВ.	34
ГЛАВА 3 ГЕНОФОНД ВЕРБЛЮДОВ КАЗАХСТАНА	41
ГЛАВА 4 МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ ВЕРБЛЮДОВ	47
ГЛАВА 5 КАРИОТИП ВЕРБЛЮДОВ	59
ГЛАВА 6 ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ДИФФЕРЕНЦИ- АЛЬНО G- ОКРАШЕННЫХ ХРОМОСОМ КАРИОТИПА ВЕРБЛЮ- ДОВ	82
ГЛАВА 7 МОРФОМЕТРИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ХРОМО- СОМ КАРИОТИПА ВЕРБЛЮДОВ	92
ГЛАВА 8 СПЕКТР ХРОМОСОМНЫХ АБЕРРАЦИИ И ГЕНОМНЫХ НАРУШЕНИЙ КАРИОТИПА КУЛЬТИВИРОВАННЫХ ЛИМФО- ЦИТОВ КРОВИ ВЕРБЛЮДОВ	95
ПОСЛЕСЛОВИЕ	108
ЛИТЕРАТУРА	111
ГЛОССАРИЙ	118

Дастанбек Асылбекович БАЙМУКАНОВ

член – корреспондент Национальной академии наук Республики Казахстан, доктор сельскохозяйственных наук

Асылбек БАЙМУКАНОВ

Международный эксперт ФАО по генетическим ресурсам сельскохозяйственных животных и птиц по Казахстану, Центральной Азии и Монголии, доктор сельскохозяйственных наук, профессор

ЭНЦИКЛОПЕДИЯ ДОСТИКА

**ЦИТОГЕНЕТИКА ВЕРБЛЮДОВ
(АЛЬБОМ)**

Альбом: 3-е издание (с изменениями)

Бумага офсетная Формат 60x100 1/16
Плотность 80гр/м². Белизна 95%. Печать РИЗО.
Усл.печ.стр. 9.75. Объем 156 стр.



Подготовлено к изданию и отпечатано
в издательстве «Эверо»
РК, Алматы, ул. Байтурсынова, 22
тел.: 8 (727) 233 83 89, 233 83 43,
233 80 45, 233 80 42
e-mail: evero08@mail.ru