

УДК [591.613+598.271.8] 57.088.7

МЕТОДЫ ГЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА РЕПРОДУКТИВНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВОЛНИСТЫХ ПОПУГАЙЧИКОВ (*MELOPSITTACUS UNDULATUS*)

О.А. МАРКОВА, Л.А. АТРАМЕНТОВА

Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина
Украина, 61077, г. Харьков, пл. Свободы, 4,
e-mail: arabesca@gala.net

Проанализированы направления и дан обзор результатов генетических исследований волнистых попугайчиков. Описаны методы генетического анализа репродуктивных показателей, адаптированные к особенностям размножения этого вида в неволе. Выяснено, что волнистого попугайчика можно использовать в качестве модели для изучения генетических аспектов репродуктивной биологии имматуронатных птиц.

Ключевые слова: генетический анализ, репродуктивные показатели, волнистый попугайчик.

Волнистый попугайчик (*Melopsittacus undulatus* Show, 1805) искусственно разводится в Европе с середины XIX века. Породы у этого вида не созданы, но получено множество цветовых вариаций. Описано 34 мутации генов, контролирующих окраску оперения волнистых попугайчиков [1]. На территории Украины волнистый попугайчик – наиболее распространённая декоративная птица. Украинские селекционеры вели отбор попугайчиков на увеличение плодовитости птиц, в то время как на западе селекция проводилась на увеличение размеров тела и головы птиц, при этом репродуктивные показатели птиц снизились [2].

Репродуктивный цикл этого вида состоит из следующих этапов: яйцекладка, выкармливание птенцов, вылет слётков, период отдыха. Хотя половой зрелости птицы достигают в возрасте 6–9 месяцев, их рекомендуют допускать к размножению по достижении 12 месяцев [3, 4]. Разводят волнистых попугайчиков в вольерах или в клетках. Гнездовой сезон начинается с установки гнездового домика. Самка откладывает через день по одному яйцу, начинает насиживание, снеся первое-третье яйцо. В кладке от 4 до 13 яиц. Срок насиживания отдельных яиц составляет 15–20 суток, птенцы вылупляются асинхронно. Волнистый попугайчик относится к имматуронатным птицам: птенцы у него вылупляются голые, слепые, не способные поддерживать температуру тела. Через семь дней у птенцов открываются глаза, в возрасте двух недель тело покрывается пухом, в возрасте тридцати дней – покровными, маховыми и рулевыми перьями. Находящихся в гнезде птенцов родители кормят до вылета из гнезда и после вылета до перехода к самостоятельному питанию. Самец играет очень важную роль в процессе размножения волнистых попугайчиков, так как обеспечивает пищу самку, насиживающую кладку, и птенцов старше

недельного возраста. Пока птенцы слепые, самка практически не выходит из гнезда и кормит их так называемым “зобным молочком”, которое образуется из пищи, принесённой самцом. Птенцы находятся в гнезде от 30 до 40 суток и вылетают из гнезда асинхронно. Заботу о вылетевших птенцах до перехода их к самостоятельному питанию осуществляет в основном самец. В продажу волнистые попугайчики поступают в основном в возрасте 1,5 – 2 месяца, то есть практически сразу после вылета из гнезда и перехода к самостоятельному питанию. Птицы, приобретённые в этом возрасте, обладают наибольшей способностью к приручению и имитации человеческой речи. После вылета птенцов самки начинают откладывать яйца в то же гнездо, формируя следующую кладку, и процесс повторяется. В год самки обычно имеют две-три кладки, иногда одну или четыре. По нашим наблюдениям, пара волнистых попугайчиков производит в среднем $5,70 \pm 0,09$ птенцов в кладке. Гнездо снимают после вылета всех птенцов последней кладки и птицы около полугода отдыхают. При такой схеме размножения птицы сохраняют способность к репродукции до трёх-пяти лет. Некоторых птиц выбраковывают из-за отсутствия кладки, низкой оплодотворённости яиц, высокой эмбриональной и постэмбриональной смертности птенцов, плохого ухода за птенцами, агрессивного поведения, болезней. Разведение волнистых попугайчиков – трудоёмкий процесс. Птиц необходимо кормить 2–3 раза в сутки, регулярно осуществлять чистку клеток и гнёзд, уборку помещений, где содержатся птицы, постоянно наблюдать за развитием птенцов, своевременно отсаживать птенцов от родителей, проводить профилактику заболеваний и лечить птиц.

Генетический анализ является неотъемлемой частью селекционных работ,

тем не менее, для декоративных животных он пока мало используется. Большинство репродуктивных признаков волнистых попугайчиков, по которым ведут селекцию птиц, относятся к количественным. Это размер кладки, оплодотворённость и выводимость яиц, вывод птенцов, количество вылупившихся птенцов, выживаемость и количество вылетевших птенцов. Разнообразие по этим показателям обозначается математической величиной, получившей название фенотипическая дисперсия. Целью генетического анализа является выяснение того, в какой степени разнообразие по изучаемому признаку обусловлено разнообразием генотипов животных, а в какой мере различий в условиях жизни, то есть, разложение фенотипической дисперсии на генетическую и средовую составляющие. Этот метод называется компонентным анализом [5, 6]. Генетическая составляющая фенотипической дисперсии (наследуемость) имеет важное практическое значение для селекционера: чем выше этот показатель, тем эффективнее селекция. Генетическая дисперсия состоит из аддитивной, доминантной и эпистатической компонент. Аддитивная дисперсия – это главная причина сходства родственников, и тем самым главный фактор, который определяет наблюдаемые генетические свойства популяции и ответ её на отбор. Показатель (коэффициент) наследуемости является характеристикой группы, указывающим на уровень её генетического разнообразия. Если фенотипическое разнообразие обусловлено в основном условиями среды (низкая наследуемость признака), то селекция малоэффективна. В зависимости от целей генетического анализа находят наследуемость в узком (отношение аддитивной дисперсии к фенотипической) и наследуемость в широком смысле (отношение генетической дисперсии к феноти-

пической), различные составляющие средовой компоненты. Методологической базой для генетического анализа является корреляционный и регрессионный анализ при использовании информации о родителях и потомках. Коэффициент наследуемости по данным матерей и дочерей (отцов и сыновей) находят как удвоенный коэффициент регрессии, по данным сибсов – как удвоенный коэффициент внутриклассовой корреляции, по данным полусибсов – как учетверённый коэффициент внутриклассовой корреляции [7].

Коэффициент генетической корреляции r_G находится по формулам Хейзелера [8, 9, 10]:

$$r_G = \sqrt{\frac{r_{xMyd} \cdot r_{yMxd}}{r_{xMxd} \cdot r_{yMyd}}}, \quad (1)$$

$$r_G = \frac{0,5(r_{xMyd} + r_{yMxd})}{\sqrt{r_{xMxd} \cdot r_{yMyd}}}, \quad (2)$$

где r – коэффициент фенотипической корреляции между матерями (M) и дочерьми (d) с разным сочетанием признаков x и y : в числителе – крест-накрест, то есть у матерей учитывается признак x , у дочерей y ; в знаменателе – это пары одинаковых признаков. Формула (1) используется в случае, если r_{xMyd} и r_{yMxd} имеют одинаковые знаки. Если в числителе у коэффициентов корреляции знаки разные, то рекомендуется пользоваться формулой (2).

Значение коэффициента наследуемости, полученное с помощью регрессионного анализа данных матерей и дочерей, может быть завышено из-за проявления материнского эффекта в наследовании. Значение коэффициента наследуемости, полученное с помощью корреляционного анализа сибсов может быть завышено из-за влияния общих условий развития сибсов. С помощью дисперсионного ана-

лиза иерархических комплексов можно получить коэффициент внутриклассовой корреляции полусибсов. Применение дисперсионного анализа по сравнению с другими методами даёт более надёжные значения коэффициентов наследуемости, так как при этом можно точнее выделить из фенотипической дисперсии аддитивный компонент, чем при использовании корреляционного и регрессионного анализов. Для построения иерархического комплекса самцов скрещивают с различными самками, причём у каждого самца свои самки, от каждого скрещивания оставляют на развод дочерей и оценивают их репродуктивные показатели [5, 6]. Схема дисперсионного анализа представлена в таблице 1. В нём определяют три вида дисперсии: s_m^2 – дисперсия показателей дочерей от разных самцов (отцовский компонент), s_f^2 – дисперсия показателей дочерей от самок, спарившихся с одним и тем же самцом (материнский компонент), и s_e^2 – дисперсия показателей дочерей от одной и той же самки (случайный или средовой компонент). Полученные дисперсии состоят из следующих компонент:

$$s_m^2 = \frac{1}{4}s_A^2; \quad s_f^2 = \frac{1}{4}s_A^2 + \frac{1}{4}s_D^2 + s_{EC}^2;$$

$$s_e^2 = \frac{1}{2}s_A^2 + \frac{3}{4}s_D^2 + s_{EW}^2;$$

$$s_p^2 = s_m^2 + s_f^2 + s_e^2 = s_A^2 + s_D^2 + s_{EC}^2 + s_{EW}^2,$$

где s_A^2 – аддитивная дисперсия, s_D^2 – доминантная дисперсия, s_{EC}^2 – компонент средовой дисперсии, обусловленный общей средой развития сибсов, s_{EW}^2 – компонент средовой дисперсии, не зависящий от родственных связей между особями, s_p^2 – фенотипическая дисперсия признака.

На основании полученных данных могут быть посчитаны коэффициенты внутриклассовой корреляции между полусибсами и полными сибсами.

$$r_{HS} = \frac{s_m^2}{s_p^2}, \quad r_{FS} = \frac{s_m^2 + s_f^2}{s_p^2}.$$

Коэффициент наследуемости в узком смысле находят по формуле [5, 6]:

$$h^2 = \frac{s_A^2}{s_p^2} = \frac{4s_m^2}{s_m^2 + s_f^2 + s_e^2}.$$

У волнистых попугайчиков возможно проведение генетического анализа количественных признаков на основе диаллельных скрещиваний. В этом случае в первый год самца №1 скрещивают с самкой №1, самца №2 – с самкой №2, а на следующий год – самца №1 с самкой №2 и самца №2 с самкой №1 и т.д. Полученный комплекс анализируют с помощью двухфакторного дисперсионного анализа. Сложность этого метода заключается в том, что одно скрещивание занимает целый год, поэтому одного самца в течение жизни можно скрестить с ограниченным числом самок. Объём данных, который можно получить при скрещиваниях по иерархической схеме, значительно выше, так как в этом случае самок не нужно скрещивать с другими самцами. У волнистых попугайчиков не возможен анализ количественных признаков с использованием инбредных линий, так как они не созданы. Близкородственные скре-

щивания у этого вида практически не проводят, так как это снижает репродуктивные показатели [11].

Определение коэффициента наследуемости даёт возможность прогнозировать результаты отбора по количественным признакам. Считается, что при коэффициенте наследуемости большем 0,4 можно успешно вести массовый отбор по фенотипу [12]. Дифференциал отбора – разность между средней величиной признака в популяции и средней величиной признака у отобранных особей. Интенсивность отбора находят как частное от деления дифференциала отбора на стандартное отклонение признака. Селекционный ответ является произведением интенсивности отбора, стандартного отклонения признака и коэффициента наследуемости в узком смысле.

Относительную генетическую гетерогенность популяции Γ по изучаемому признаку, относительную наследственную стабильность полигенного признака g^2 и потенциальную вероятность эффективного массового отбора генотипа по фенотипу P вычисляют по формулам [13]:

$$\Gamma = \frac{s_A^2}{\bar{x}^2 + s_A^2}; \quad g^2 = \frac{\bar{x}^2 - s_E^2}{\bar{x}^2}; \quad P = \frac{s_k}{s_k + 1};$$

Таблица 1. Схема дисперсионного анализа иерархического комплекса

Источник вариации	df	MS	F	Состав среднего квадрата
Самцы	s-1	MS _m	$\frac{MS_m}{MS_f}$	$MS_m = s_e^2 + ks_f^2 + dks_m^2, s_m^2 = \frac{MS_m - MS_f}{dk}$
Самки	s(d-1)	MS _f	$\frac{MS_f}{MS_e}$	$MS_f = s_e^2 + ks_f^2, s_f^2 = \frac{MS_f - MS_e}{k}$
Дочери	sd(k-1)	MS _e		$s_e^2 = MS_e$

Примечания: df – число степеней свободы; MS – средний квадрат; s – число самцов; d – число самок на одного самца; k – число дочерей на одну мать; F – критерий Фишера.

$$s_k = \sqrt{\frac{g^2}{1-g^2}},$$

где s_A^2 – аддитивная дисперсия, \bar{x} – среднее арифметическое значение признака, s_E^2 – средовая дисперсия, s_k – критерий селекционной значимости признака.

Если $\Gamma=0$, то популяция генетически однородна относительно данного признака, если $\Gamma=0,5$, то в ней с одинаковой частотой встречаются два различных генотипа, определяющих величину данного полигенного признака. Высокая генетическая гетерогенность популяции указывает на возможность желательного изменения её генотипической структуры в процессе отбора. Величина относительной наследственной стабильности признака изменяется от 0 до 1. Чем выше значение этого показателя, тем большая эффективность отбора генотипа по фенотипу. Эффективный массовый отбор генотипа по фенотипу возможен лишь в случае $\Gamma < P$. Доля особей, которую необходимо отобрать для получения генетически гомогенной популяции равна $T=\Gamma/P$. После отбора генотипов по фенотипу, при выделении из популяции $T\%$ особей, генетическая гомогенность F будет равна показателю потенциальной вероятности эффективного массового отбора генотипов по фенотипу P , гетерогенность полученной популяции по нежелательному генотипу будет равна $\Gamma=1-F$. Проведя повторный, но уже негативный массовый отбор, селекционер получит полностью гомогенную по генотипу популяцию [13].

Если коэффициент наследуемости менее 0,4, то для изменения среднего значения признака может быть эффективна семейная селекция. Семейный отбор – это метод отбора, по которому целые семьи отбираются в соответствии с семейными средними значениями признака, он эффективен при низкой наследуемости признака, низкой изменчивости призна-

ка, обусловленного общей для семьи средой, и при большом размере семей. Сибс-отбор – это вариант семейного отбора, при котором отобранные особи не включаются в расчёт семейного среднего значения, для разведения оставляют половину сибсов. При внутрисемейном отборе в каждой семье выбираются особи, наиболее отличающиеся от семейного среднего (семейным средним при этом придаётся нулевой вес), он эффективен при большой величине компоненты средовой изменчивости, общей для членов семьи. В ряде случаев наиболее эффективным оказывается комбинированный отбор, когда учитываются как индивидуальные значения признака у особи, так и среднее значение семьи. При комбинированном отборе каждой особи присваивают индекс ценности. Спрогнозировать эффективность различных методов отбора можно по следующим формулам [5]:

$R_i = ish^2$, где R_i – ответ при массовом отборе;

$R_f = ish^2 \frac{1+(n-1)r}{\sqrt{n(1+(n-1)t)}}$, где R_f – ответ при семейном отборе;

$R_s = ish^2 \frac{nr}{\sqrt{n(1+(n-1)t)}}$, где R_s – ответ при сибс-отборе;

$R_w = ish^2(1-r) \sqrt{\frac{n-1}{n(1-t)}}$, где R_w – ответ при внутрисемейном отборе;

$R_c = ish^2 \sqrt{1 + \frac{(r-t)^2(n-1)}{(1-t)(1+(n-1)t)}}$,

где R_c – ответ при комбинированном отборе;

в приведенных формулах: i – интенсивность отбора, s – стандартное отклонение признака, h^2 – коэффициент наследуемости признака в узком смысле слова, n – число особей в семье (сибсов или по-

лусибсов), r – коэффициент родства (для полных сибсов – 0,5, для полусибсов – 0,25), t – коэффициент внутрикласовой корреляции полных сибсов или полусибсов.

Индекс ценности отдельной особи при комбинированном отборе определяют по формуле:

$$I = P + \left(\frac{(r-t)n}{(1-r)(1+(n-1)t)} \right) P_f,$$

где P – индивидуальная оценка особи, P_f – отклонение семейного среднего от популяционного среднего.

В ходе селекции сельскохозяйственных животных широко применяют индексы, основанные на нескольких хозяйственно-важных признаках и на данных, полученных о разных родственниках [14]. Разработка сложных индексов может стать направлением селекции волнистых попугайчиков, позволяющим выделять наиболее ценных в репродуктивном отношении особей.

Если между репродуктивными признаками существует фенотипическая и генетическая корреляция, то является возможным предсказать коррелированный ответ по одному признаку при отборе по другому признаку. Для этого пользуются следующей формулой [6]:

$$CR_y = i h_x h_y r_G s_y,$$

где CR_y – коррелированный ответ по признаку y , i – интенсивность отбора по признаку x , h_x – корень из коэффициента наследуемости признака x , h_y – корень из коэффициента наследуемости признака y , r_G – коэффициент генетической корреляции между признаками, s_y – стандартное отклонение признака y .

Для того, чтобы оценить, какой отбор эффективнее – прямой или косвенный, следует разделить ответ при косвенном отборе на ответ при прямом отборе:

$$\frac{CR_y}{R_y} = r_G \frac{i_x h_x}{i_y h_y},$$

где R_y – прямой ответ по признаку y , i_x – интенсивность отбора по признаку x , i_y – интенсивность отбора по признаку y .

Только в том случае, если полученное отношение будет больше единицы, эффективнее вести отбор не по самому признаку, а по коррелированному с ним. Сравнивая предположительные ответы на различные методы отбора, селекционер может выбрать наиболее оптимальную стратегию селекционной работы.

Нами был проведён генетический анализ репродуктивных признаков самок волнистых попугайчиков: размера кладки, оплодотворённости яиц, выводимости яиц, количества вылупившихся птенцов, количества вылетевших птенцов и выживаемости птенцов. Анализ показал, что в структуре общей фенотипической дисперсии всех изученных признаков средовая дисперсия превышает генетическую. Наибольший компонент аддитивной генетической дисперсии обнаружен у размера кладки, он составил 29,5 – 39,8% [15]. В исследованиях на диких птицах были определены коэффициенты наследуемости размера кладки: большой синицы (*Parus major*) $h^2 = 0,29 - 0,50$ [16, 17], мухоловки-белошейки (*Ficedula albicollis*) $h^2 = 0,29 - 0,35$ [18, 19], скворца обыкновенного (*Sturnus vulgaris*) $h^2 = 0,33$ [20]. Выявлено, что коэффициент наследуемости размера кладки волнистых попугайчиков близок к коэффициентам, полученным на других имматуронатных птицах. Наибольший интерес представлял признак “количество вылетевших птенцов в кладке”, так как увеличение количества слётков является основной задачей селекции волнистых попугайчиков в Украине. Коэффициент наследуемости этого признака составил 0,086, то есть эффективность отбора по этому признаку крайне низка. Эффективный отбор самок по размеру кладки возможен в слу-

чае массового отбора с высоким дифференциалом. Семейный, sibс-отбор и внутрисемейный отбор по размеру кладки будут менее эффективны, а ответ на комбинированный отбор не будет значимо отличаться от ответа на индивидуальный отбор. Между средним размером кладки и средним количеством вылетевших птенцов в кладке существует положительная фенотипическая ($r = 0,660, p < 0,01$) и генетическая ($r_G = 0,73$) корреляция. Отношение коррелированного ответа на отбор по размеру кладки к прямому ответу на отбор по количеству вылетевших птенцов при одинаковой интенсивности отбора составило 1,57. Косвенный отбор по размеру кладки для увеличения количества слётков эффективнее прямого отбора по количеству вылетевших птенцов.

Повторяемость (R) – показатель степени сходства в проявлении признаков у одной и той же группы животных в разные периоды их жизни. Повторяемость часто определяют для репродуктивных признаков, так как многие животные в течение жизни воспроизводятся неоднократно. Этот показатель имеет важное значение в селекционной практике, так как чем меньше меняются признаки в отдельные периоды жизни, тем эффективнее будет селекция по этим признакам в раннем возрасте [12].

Дисперсию значений признака можно разложить на компоненты, одна из

которых (внутрииндивидуальная) даёт меру различий между проявлениями признака у одной и той же особи, а другая (межиндивидуальная) – меру постоянных различий, существующих между разными особями. Внутрииндивидуальная компонента s^2_{Es} имеет целиком средовое происхождение, межиндивидуальная компонента отчасти является средовой, отчасти генетической ($s^2_G + s^2_{Eg}$). Повторяемость признака является отношением межиндивидуальной компоненты к общей фенотипической дисперсии признака:

$$R = \frac{s^2_G + s^2_{Eg}}{s^2_P}, \quad (1)$$

где s^2_G – генетическая дисперсия, s^2_{Eg} – средовая дисперсия, составляющая часть межиндивидуальной компоненты, s^2_P – фенотипическая дисперсия признака. Из уравнения (1) можно видеть, что повторяемость устанавливает верхний предел наследуемости признака, s^2_G/s^2_P [6]. Для определения коэффициента повторяемости используют дисперсионный анализ, схема которого представлена в таблице 2.

Коэффициент повторяемости вычисляется по формуле [6, 21]:

$$R = \frac{s^2_k}{s^2_k + s^2_e}.$$

Нами были выявлены значимые коэффициенты повторяемости: размера клад-

Таблица 2. Схема анализа дисперсионного комплекса

Вариация	df	MS	F	Компоненты дисперсии
Межиндивидуальная	$a - 1$	MS_m	$\frac{MS_m}{MS_b}$	$s^2_k = \frac{MS_m - MS_b}{k}$
Внутрииндивидуальная	$a(k - 1)$	MS_b		$s^2_e = MS_b$

Примечания: df – число степеней свободы; MS – средний квадрат; a – число самок; k – число наблюдений признака для каждой самки; F – критерий Фишера; s^2_k – компонент дисперсии, обусловленный различиями между особями; s^2_e – компонент дисперсии, обусловленный различиями признака внутри особей.

ки волнистого попугайчика по данным первых-третьих кладок трёх сезонов размножения ($R = 0,425 - 0,478, p < 0,001$), среднего размера кладки по данным однолетних и двулетних самок ($R = 0,624, p < 0,001$) и двулетних и трёхлетних самок ($R = 0,468, p < 0,05$). Повторяемость размера кладки по данным первых и вторых кладок в течение гнездового сезона была определена у следующих птиц: большой синицы $R = 0,45 - 0,54$ [17, 22], скворца обыкновенного $R = 0,47$ [23], деревенской ласточки (*Hirundo rustica*) $R = 0,25$ [24]. Выявлено, что коэффициент повторяемости размера кладки волнистых попугайчиков близок к коэффициентам, полученным на других иммаатуронатных птицах. Также было выяснено, что наибольшим сходством обладают вторые и третьи кладки волнистых попугайчиков в сезоне размножения однолетних и двулетних птиц ($R = 0,610, p < 0,001$, и $R = 0,556, p < 0,001$, соответственно). Коэффициент повторяемости первых кладок также значим $R = 0,406 (p < 0,01)$ и превышает таковой, полученный на домовом крапивнике (*Troglodytes aedon*) $R = 0,27$ [25] и чёрном дрозде (*Turdus merula*) $R = 0,29$ [26].

Статистически значимые коэффициенты повторяемости были нами получены при анализе процента самцов в потомстве первых и вторых кладок в сезоне размножения по данным однолетних и двулетних птиц ($R = 0,264, p < 0,05$ и $R = 0,307, p < 0,05$ соответственно), а статистически не значимые – по данным кладок одного гнездового сезона ($R = 0 - 0,281$) и по данным птиц разного возраста ($R = 0 - 0,105$). Полученные данные свидетельствуют о непостоянстве соотношения полов у отдельных самок волнистых попугайчиков в течение гнездового сезона и в разные годы жизни. Определение коэффициента повторяемости соотношения полов проводилось на различных птицах. В исследова-

ниях на древесной ласточке (*Tachycineta bicolor*) анализ первых и вторых кладок показал высокий коэффициент повторяемости процента самцов в выводках отдельных самок $R = 0,657$, а в результате анализа первого и второго годов жизни коэффициент повторяемости процента самцов в выводках составил $R = 0,688$ [27]. Была обнаружена статистически значимая повторяемость соотношения полов по данным первого и второго годов жизни у лазоревки (*Parus caeruleus*) как для самцов $R = 0,44$, так и для самок $R = 0,52$ [28]. В исследованиях на лазоревке, проведённом другими учёными, не была выявлена статистически значимая повторяемость соотношения полов как для самцов, так и для самок ($R = 0,17$ и $R = -0,20$ соответственно) [29], также как и в исследованиях на большой синице [30].

Выявление генетических связей между хозяйственно-полезными количественными признаками и альтернативными качественными признаками, характер наследования которых известен, является одним из направлений генетического анализа. Разнообразие цветовых вариаций у волнистых попугайчиков ставит вопрос о влиянии мутаций окраски оперения на репродуктивные показатели. Для выявления этого влияния применяют гибридологический метод – скрещивают обычных птиц (контрольное скрещивание), обычных и мутантных птиц, а также мутантных особей. Если вариантов скрещиваний больше двух, используется дисперсионный анализ с последующей оценкой разности межгрупповых средних. Нами было обнаружено, что использование для размножения птиц с редкими мутациями окраски оперения: серокрылых, коричневых и перламутровых, – значимо не изменяет плодовитость птиц [31].

Одно из направлений использования мутаций окраски оперения – форми-

рование аутосексных пар [32]. Наблюдение за птицами свидетельствует, что самцы в большей мере, чем самки, способны имитировать человеческую речь, поэтому ценятся больше. Для приручения наиболее пригодны птицы сразу после вылета из гнезда (в возрасте 30–45 дней). В этом возрасте пол птиц определяют по цвету восковицы (кожа вокруг ноздрей). Как правило, у самцов восковица розово-фиолетовая, у самок бело-голубая [3, 4]. У некоторых особей окраска промежуточная: возле ноздрей восковица беловатая, как у самок, а остальная розово-фиолетовая, как у самцов. Это затрудняет определение пола. Более точно установить пол птенца можно при формировании аутосексных родительских пар. Для этого используют птиц, мутантных по генам, сцепленным с полом и влияющим на окраску оперения, пуха, глаз. В скрещивание берутся самцы, гомозиготные по рецессивным мутациям, локализованным в Z-хромосоме, и гемизиготные самки с обычным фенотипом. Использование аутосексных пар оправдано, если их плодовитость не ниже плодовитости обычных пар. Подобный анализ был нами проведён и показал, что наибольшая продуктивность по количеству вылетевших из гнезда птенцов наблюдается в скрещиваниях опалиновых самцов и обычных самок ($6,09 \pm 0,42$), и коричных опалиновых самцов и обычных самок ($6,29 \pm 0,33$). Именно эти пары рекомендованы нами для использования птицеводами-любителями. Наименьшая продуктивность по количеству вылетевших из гнезда птенцов наблюдается в скрещиваниях самцов-иносов и обычных самок ($5,25 \pm 0,49$).

Более высокий коммерческий спрос на самцов волнистых попугайчиков стимулирует поиск способов увеличения их удельного веса в потомстве. Изучение этого вопроса выявило, что в первых клад-

ках сезона наблюдается значимое преобладание количества самцов над количеством самок в среднем в 1,19 раз. Использование для создания родительской пары самца, вылупившегося в первой кладке сезона, и самки, вылупившейся в третьей кладке в сезоне, а также использование для создания родительской пары самца, полученного от однолетних родителей, и самки, полученной от двухлетних и трёхлетних родителей, позволит получать самцов в потомстве больше, чем самок в 1,44 – 1,79 раз [33]. На соотношение полов у диких и домашних птиц влияют различные факторы. Физическое состояние родителей влияет на соотношение полов в потомстве древесной ласточки, клуши (*Larus fuscus*), большой синицы. У изученных видов птицы в лучшей “физической форме” производят больше птенцов мужского пола [27, 34–36]. У лазоревки соотношение полов меняется в зависимости от ультрафиолетовой окраски самца [37]. Обнаружено, что волнистые попугайчики тоже видят в ультрафиолетовом спектре, и самки, имея возможность выбора, предпочитают более ярких самцов [38]. В связи с этим можно проверить соотношение полов волнистых попугайчиков в зависимости от ультрафиолетовой окраски самца. У зебровых амадин (*Poephila guttata*) соотношение полов менялось в зависимости от диеты: самки, содержащиеся на низкокачественной диете, производили больше дочерей в маленьких кладках и больше сыновей в больших кладках [39]. Возраст размножающихся птиц влияет на соотношение полов у красноплечего чёрного трупиала (*Agelaius phoeniceus*). У этого вида старые матери производят больше птенцов мужского пола, матери среднего возраста производят приблизительно одинаковое число самцов и самок, а молодые матери производят в два раза больше самок, чем самцов [40]. В большинстве вы-

шеперечисленных исследований пол птиц определяли с помощью ПЦР-анализа [41]. Нами не было обнаружено влияния возраста птиц на процент самцов в потомстве, но выяснилось, что возраст родителей производителей оказывает влияние на соотношение полов. Преобладание количества самцов над количеством самок в первых кладках можно объяснить тем, что в первых кладках размножающиеся птицы находятся в лучшей “физической форме” [33].

Интересным направлением генетического анализа птиц мог бы стать анализ этологических признаков: интенсивность кормления птенцов, забота самца о самке в период насиживания кладки и выкармливания птенцов, общипывание птенцов, агрессивность. Представляется перспективной, хотя и трудной, селекция волнистых попугайчиков на сообразительность, приручаемость, способность имитировать человеческую речь. К сожалению, методики, по которым можно было бы оценивать перечисленные признаки, ещё недостаточно разработаны.

Новые перспективы в селекции волнистых попугайчиков открывают молекулярные методы генетического анализа. У сельскохозяйственных птиц обнаружены полиморфные системы белков и групп крови, при этом показано, что при повышении гетерозиготности у птиц увеличивается жизнеспособность, оплодотворённость и выводимость яиц [12]. Источником изучения полиморфизма белков может быть белок яиц. К сожалению, взятие крови для анализа у волнистого попугайчика нередко имеет фатальные последствия. Несомненно, технологический прогресс позволит разработать методики, не приносящие ущерба здоровью этих птиц. Анализ генома волнистых попугайчиков начался относительно недавно, на данный момент расшифрованы митохондриаль-

ная ДНК этого вида и некоторые микросателлитные последовательности [42]. Этот уровень расшифровки ДНК не позволяет производить идентификацию локусов количественных признаков. Известно, что у волнистого попугайчика 60 хромосом, из них 13 пар – макрохромосомы, остальные – микрохромосомы [43, 44].

Заслуживает внимания селекция на устойчивость к заболеваниям. Одним из заболеваний, приносящим разводчикам волнистых попугайчиков очень значительный ущерб, является французская линька. Это заболевание впервые было выявлено во Франции в 1870-х годах, и проявляется в потере птенцами 20–40-дневного возраста маховых и рулевых перьев, в результате птица теряет способность к полёту. Было установлено, что заболевание вызывается вирусом рода *Polyomavirus*, семейства *Papovaviridae* [45, 46]. Разработан ПЦР-анализ, позволяющий точно идентифицировать носителей этого заболевания [47]. Генетический анализ устойчивости к этому заболеванию можно провести по схеме, принятой для признаков с пороговым проявлением [5]. Если полученный в результате анализа коэффициент наследуемости будет достаточно высок, то селекция устойчивой к заболеванию птицы может быть эффективной. При изучении наследования заболеваний также следует использовать генеалогический и сегрегационный методы анализа.

Волнистый попугайчик, безусловно, заслуживает применения методов генетического анализа в его селекции. Низкая скорость воспроизводства волнистого попугайчика не позволяет назвать его удобным объектом генетических исследований. Тем не менее, его можно с успехом использовать в качестве модели для изучения генетических аспектов репродуктивной биологии имматуронатных птиц.

Список литературы

1. *Martin T.* A Guide to colour mutations and genetics in parrots. – AVK Publications, 2002. – 296 p.
2. *Gebhardt H., Sabine G., Steiger A.* Differences in clutch size and reproductive behavior in show versus pet budgerigars (*Melopsittacus undulatus*) // *Bird Behavior*. – 2005. – Vol. 17, №1. – P. 19–28.
3. *Вегерс Зд.* Разведение волнистых попугайчиков. – М.: Лесная промышленность, 1987. – 175 с.
4. *Винс Т.* Волнистые попугайчики / Пер. с нем. – М.: ООО “АКВАРИУМ БУК”, 2003. – 152 с.
5. *Фолконер Д.С.* Введение в генетику количественных признаков. – М.: Агропромиздат, 1985. – 486 с.
6. *Рокицкий П.Ф.* Введение в статистическую генетику. – Мн.: Вышэйшая школа, 1978. – 448 с.
7. *Merila J., Sheldon B.C.* Avian quantitative genetics // *Current Ornithology*. – 2001. – Vol. 16. – P. 179–255.
8. *Brown G.H.* An empirical study of the distribution of the sample genetic correlation coefficient // *Biometrics*. – 1969. – Vol. 25, №1. – P. 63–72.
9. *Hazel L.N.* The genetic basis for constructing selection indexes // *Genetics*. – 1943. – Vol. 28. – P. 476–490.
10. *Меркурьева Е.К.* Генетические основы селекции в скотоводстве. – М.: “Колос”, 1977. – 239 с.
11. *Daniell A., Murray N.D.* Effects of inbreeding in the budgerigar *Melopsittacus undulatus* (Aves: Psittacidae) // *Zoo Biology*. – 2005. – Vol. 5, Issue 2. – P. 233 – 238.
12. *Кочиш И.И.* Селекция в птицеводстве. – М.: Колос, 1992. – 272 с.
13. *Генетический анализ количественных и качественных признаков с помощью математико-статистических методов* // Под ред. Федина М.А., Драгавцева В.А. – ВНИИТЭИСельхоз, 1973. – 115 с.
14. *Петухов В.Л., Эрнст Л.К., Гудилин И.И.* Генетические основы селекции животных. – М.: Агропромиздат, 1989. – 448 с.
15. *Маркова О.О.* Генетичний аналіз репродуктивних показників самиць хвилястих папужок // Науково-технічний бюлетень інституту біології тварин та державного науково-дослідного контрольного інституту ветпрепаратів та кормових добавок. – 2008. – Вип. 9, №4. – С. 241–247.
16. *McCleery R.H., Pettifor R.A., Armbruster P., Meyer K., Sheldon B.C., Perrins C.M.* Components of variance underlying fitness in a natural population of the great tit *Parus major* // *The American Naturalist*. – 2004. – Vol. 164. – P. 1–11.
17. *Van Noordwijk A.J., van Balen J.H., Scharloo W.* Genetic and environmental variation in clutch size of the great tit (*Parus major*) // *Netherlands Journal of Zoology*. – 1981. – Vol. 31. – P. 342–372.
18. *Sheldon B.C., Kruuk L.E.B., Merila J.* Natural selection and the inheritance of breeding time and clutch size in the collared flycatcher // *Evolution*. – 2003. – Vol. 57. – P. 406–420.
19. *Schluter D., Gustafsson L.* Maternal inheritance of condition and clutch size in the collared flycatcher // *Evolution*. – 1993. – Vol. 47. – P. 658–667.
20. *Flux J.E.C., Flux M.M.* Artificial selection and gene flow in wild starlings, *Sturnus vulgaris* // *Naturwissenschaften*. – 1982. – Vol. 69. – P. 96–97.
21. *Lessells C.M., Boag P.T.* Unrepeatable repeatabilities: A common mistake // *The Auk*. – 1987. – Vol. 104. – P. 116–121
22. *Van der Jeugd H.P., McCleery R.H.* Effects of spatial autocorrelation, natal philopatry and phenotypic plasticity on the heritability of laying date // *Journal of Evolutionary Biology*. – 2002. – Vol. 15. – P. 380–387.
23. *Christians J.K., Evanson M., Aiken J.J.* Seasonal decline in clutch size in European starlings: a novel randomization test to distinguish between the timing and quality hypotheses // *Journal of Animal Ecology*. – 2001. – Vol. 70. – P. 1080–1087.
24. *Bañbura J., Zieliński P.* Repeatability of reproductive traits in female barn swallows *Hirundo rustica* // *Ardea*. – 2000. – Vol. 88. – P. 75–80.
25. *Kennedy E.D., White D.W.* Repeatability of clutch size in house wrens // *Wilson Bulletin*. – 1991. – Vol. 103. – P. 552–558.

26. Postma E., van Noordwijk A.J. Genetic variation for clutch size in natural populations of birds from a reaction norm perspective // Ecology. – 2005. – Vol. 86. – P. 2344–2357.
27. Whittingham L.A., Dunn P.O., Nooker J.K. Maternal influences on brood sex ratios: an experimental study in tree swallows // Proceedings: Biological Sciences. – 2005. – Vol. 272. – P. 1775–1780.
28. Griffith S., Ornborg J., Russell A., Andersson S., Sheldon B.C. Correlations between ultraviolet coloration, overwinter survival and offspring sex ratio in the blue tit // Journal of Evolutionary Biology. – 2003. – Vol. 16 – P. 1045–1054.
29. Leech D.I., Hartley I.R., Stewart I.R.K., Griffith S.C., Burke T. No effect of parental quality or extrapair paternity on brood sex ratio in the blue tit (*Parus caeruleus*) // Behavioral Ecology. – 2001. – Vol. 12. – P. 674–680.
30. Oddie K.R., Reim C. Egg sex ratio and paternal traits: using within-individual comparisons // Behavioral Ecology. – 2002. – Vol. 13 – P. 503–510.
31. Маркова О.А. Репродуктивные показатели волнистых попугайчиков при использовании для размножения птиц с редкими мутациями окраски оперения // Вісник Українського товариства генетиків і селекціонерів. – 2008. – Т. 6, № 2. – С. 262–268.
32. Бондаренко Ю.В. Генетические основы выведения и использование аутосексной птицы: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Харьков, 1995. 48 с.
33. Маркова О.А. Анализ соотношения полов в потомстве волнистых попугайчиков (*Melopsittacus undulatus*) в зависимости от параметров размножения и подбора производителей // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія. – Харків, 2007. – Вип. 6, №788. – С. 48–53.
34. Whittingham L.A., Dunn P.O. Offspring sex ratios in tree swallows: females in better condition produce more sons // Molecular Ecology. – 2000. – Vol. 9. – P. 1123–1129.
35. Kalmbach E., Nager R.G., Griffiths R., Furness R.W. Increased reproductive effort results in male-biased offspring sex ratio: an experimental study in a species with reversed sexual size dimorphism // Proceedings: Biological Sciences. – 2001. – Vol. 268. – P. 2175–2179.
36. Kolliker M., Heeb P., Werner I., Mateman A.C., Lessells C.M., Richner H. Offspring sex ratio is related to male body size in the great tit (*Parus major*) // Behavioral Ecology. – 1999. – Vol. 10. – P. 68–72.
37. Sheldon B.C., Andersson S., Griffith S.C., Ornborg J., Sendecka J. Ultraviolet colour variation influences blue tit sex ratios // Nature. – 1999. – Vol. 402. – P. 874–877.
38. Pearn S.M., Bennett A.T., Cuthill I.C. Ultraviolet vision, fluorescence and mate choice in a parrot, the budgerigar *Melopsittacus undulatus* // Proceedings: Biological Sciences. – 2001. – Vol. 268. – P. 2273–2279.
39. Arnold K.E., Griffiths R., Stevens D.J., Orr K.J., Adam A., Houston D.C. Subtle manipulation of egg sex ratio in birds // Proceedings: Biological Sciences. – 2003. – Vol. 270. – P. 216–219.
40. Blank J.L., Nolan V. Offspring sex ratio in red-winged blackbirds is dependent on maternal age // PNAS. – 1983. – Vol. 80. – P. 6141–6145.
41. Griffiths R., Double M.C., Orr K., Dawson R.J.G. A DNA test to sex most birds // Molecular Ecology. – 1998. – Vol. 7. – P. 1071–1075.
42. Kamara D., Geng T., Xu J., Guynn S., Hopwood K., Smith E.J. Isolation and characterization of microsatellite markers from the budgerigar, *Melopsittacus undulatus* // Molecular Ecology Notes. – 2006. – Vol. 7, Issue 3, – P. 507–509.
43. Crew F.A.E., Lamy R. Autosomal colour mosaics in the budgerigar // Journal of Genetics. – 1935. – Vol. 30, № 2. – P. 233–241.
44. Rothfels K., Aspden M., Mollison M. The W-chromosome of the budgerigar, *Melopsittacus undulatus* // Chromosoma. – 1963. – Vol. 14, № 5. – P. 459–467.
45. Bozeman L.H., Davis R.B., Gaudry D. Characterization of a Papovavirus isolated from fledgling budgerigars // Avian Diseases. – 1981. – Vol. 25, № 4. – P. 972–980.

46. Krautwald M.E., Muller H., Kaleta E.F. Polyomavirus infection in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*): clinical and aetiological studies // Journ.Vet.Med. – 1989. - Vol. B, № 36. – P. 459–467.
47. Ogawa H., Yamaguchi T., Fukushi H. Duplex shuttle PCR for differential diagnosis of budgerigar fledgling disease and psittacine beak and feather disease // Microbiology and Immunology. – 2005. – Vol. 49, №3. – P. 227–237.

Представлено С.С. Малютою
Ндійшла 1.06.2009

МЕТОДИ ГЕНЕТИЧНОГО АНАЛІЗУ
РЕПРОДУКТИВНИХ ПОКАЗНИКІВ
ХВИЛЯСТИХ ПАПУЖОК
(*MELOPSITTACUS UNDULATUS*)

О.О. Маркова, Л.О. Атраментова

Харківський національний університет імені
В.Н. Каразіна
Україна, 61077, м. Харків, пл. Свободи, 4
e-mail: arabesca@gala.net

Проаналізовано напрямки і зроблено огляд результатів генетичних досліджень хвилястих папужок. Описані методи генетичного аналізу репродуктивних показників, адаптовані до осо-

бливостей розмноження цього виду в неволі. З'ясовано, що хвилястого папужку можна використовувати як модель для вивчення генетичних аспектів репродуктивної біології імагуро-натних птахів.

Ключові слова: генетичний аналіз, репродуктивні показники, хвилястий папужка.

METHODS OF GENETIC ANALYSIS
FOR REPRODUCTIVE PARAMETERS
OF BUDGERIGARS (*MELOPSITTACUS
UNDULATUS*)

О.А. Markova, L.О. Atramentova
V.N. Karazin Kharkiv National University
Ukraine, 61077, Kharkiv, Svobody sq., 4
e-mail: arabesca@gala.net

Trends were analyzed and the results on the genetic researches of budgerigars have been reviewed. The methods of the genetic analysis of reproductive parameters, adapted to the features of the breeding of this species in captivity, have been described. It was found, that budgerigar can be used as a model for study of the genetic aspects of reproductive biology of altrice birds.

Key words: genetic analysis, reproductive parameters, budgerigar.