

636.082  
Г-445



П. Б. ГОФМАН-НАДОШНИКОВ И С. Х. ЛАРЦЕВА

# Руководство к практическим занятиям по генетике

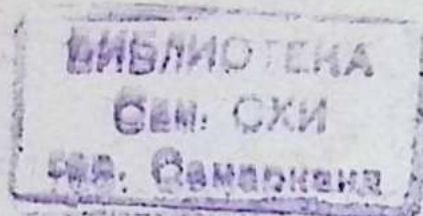


636.0  
Г-74  
УЧЕБНИКИ И УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ ДЛЯ ВЫСШИХ  
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ

П.Б. ГОФМАН-НАДОШНИКОВ И С.Х. ЛАРЦЕВА

# Руководство к практическим занятиям по генетике

Допущено Главным управлением высшего и среднего сельскохозяйственного образования Министерства сельского хозяйства СССР в качестве учебного пособия для сельскохозяйственных вузов по специальности «Зоотехния» и «Ветеринария»



МОСКВА «КОЛОС» 1975





636

Г 74

УДК 636.082.12+631.523(075.8)

**Гофман-Кадошников П. Б. и Ларцева С. Х.**

Г 74 Руководство к практическим занятиям по генетике. М., «Колос», 1975.

224 с. с ил. (Учебники и учеб. пособия для высш. с.-х. учеб. заведений).

В издаваемом впервые пособии содержится материал для лабораторно-практических занятий по разделам: основы биометрии, цитологические и биохимические основы наследственности, закономерности наследования признаков, хромосомная теория наследственности, иммуногенетика и популяционная генетика. В приложении даны материалы, необходимые для вычисления биометрических показателей.

Книга может быть использована специалистами-селекционерами.

Г  $\frac{40702-022}{035(01)-75}$  235-75

636+631

© Издательство «Колос», 1975



Генетика относится к числу точных наук. Количественный характер закономерностей наследственности и изменчивости определяет специфику ее преподавания. Для усвоения основ генетики необходимо не только изучение общих закономерностей, но и развитие навыков, позволяющих использовать генетические знания и методы в практической работе.

Задача предлагаемого руководства и заключается в том, чтобы помочь студенту освоить на практических занятиях основные методы генетики.

При изучении явлений изменчивости важно научиться самостоятельно применять биометрические методы обработки материала, составлять вариационные ряды и вычислять показатели, характеризующие среднее значение и изменчивость признаков сельскохозяйственных животных, научиться рассчитывать показатели корреляции и регрессии и оценивать достоверность биометрических показателей. При изучении закономерностей наследственности следует прежде всего освоить определенные методы и приобрести практические навыки, связанные с гибридологическим анализом и изучением наследования хозяйственно полезных признаков сельскохозяйственных животных. Для этого и предлагается разбор задач на моногибридное, полигибридное и анализирующее скрещивание.

Для понимания современной молекулярной генетики в практикум включен также раздел, посвященный цитологическим и биохимическим основам генетики.

В настоящем пособии рассматриваются преимущественно примеры, имеющие значение для практической работы в области зоотехнии и ветеринарии, что, однако, не исключает использования классических объектов генетики.



## Биометрические методы в генетических исследованиях

### Основные понятия и символика

Биометрия — это наука о статистическом анализе групповых свойств в биологии. Объектом изучения биометрии является разнообразие признаков и организмов. Групповые свойства могут изучаться по характеру межгруппового и внутригруппового разнообразия при любой численности объектов, начиная с двух.

Методы биометрии основаны на теории вероятности и теории ошибок. Предположим, что интересующая нас группа животных составляет 500 тыс. голов. Все особи изучаемой категории будут составлять генеральную совокупность. Нет никакой возможности (да и необходимости) изучить такую многочисленную группу методом сплошного обследования. Поэтому для изучения свойств или признаков генеральной совокупности отбирают часть животных, т. е. составляют выборку. В случаях, когда изучение связано с убоем животных, метод сплошного обследования совершенно неприемлем.

Чтобы выборка правильно отображала генеральную совокупность, она должна быть правильно составлена. Для этого в выборку следует отобрать в одинаковом количестве и пропорционально генеральной совокупности особей с малым, средним и высоким значением изучаемого признака или свойства, что практически тоже невозможно сделать. Поэтому отбор из генеральной совокупности проводится по принципу случайности. Вероятность попадания в выборку той или иной особи из генеральной совокупности случайна. Отсюда вытекает, что при изучении генеральной совокупности по выборке, т. е. характеристике целого по его части, и случайном отборе особей в выборку из генеральной совокупности неизбежна ошибка (более подробно об этом см. в теме: «Ошибка репрезентативности»).

Объем генеральной совокупности может быть как очень большим, так и очень малым. Например, группа коров, по удою которых оценивается работа доярки или



скотника, уже представляет собой генеральную совокупность. Для определения среднего удоя по хозяйству генеральной совокупностью будет все стадо хозяйства, а при изучении продуктивности породы — все поголовье породы. Когда объем генеральной совокупности очень большой, то она приравняется к бесконечности ( $\infty$ ). Таким образом, генеральной называют такую совокупность, которая содержит в себе информацию, необходимую для решения определенной задачи.

Выборки составляют с учетом всех особенностей животных: породы, возраста, условий кормления и содержания.

Материалом для составления выборки служат первичные зоотехнические, ветеринарные, а также экспериментальные данные.

Величина признака отдельной особи называется вариантом и обозначается буквой  $x$ . Размер варианты зависит от многих условий. Например, суточный удой коровы зависит от наследственных факторов, физиологического состояния организма, условий кормления и содержания, климатических факторов и др. При этом возможны многообразные случайные сочетания факторов, положительно и отрицательно влияющих на признак и обуславливающих его разнообразие. Биометрия изучает случайные явления, которые в совокупностях обнаруживают определенные закономерности.

Очень важным вопросом является численность выборки. Определение численности выборки зависит от характера изучаемых вопросов, степени их изученности и других условий. Число особей в выборке обозначается буквой  $n$ , а в генеральной совокупности  $N$ . Различают большие и малые выборки, а в связи с этим и неодинаковые методы обработки показателей признаков. Большими называют выборки, численность особей в которых составляет 30 и более, малыми — выборки с численностью особей меньше 30. При отсутствии счетно-вычислительной техники и наличии многозначных показателей обработка методами больших и малых выборок имеет значение: в больших выборках расчет ведется не прямым способом, а путем группировки. При наличии же счетно-вычислительной техники деление на большие и малые выборки отпадает.

Методы биометрии позволяют дать математически точные характеристики свойств и признаков совокуп-



ностей. После того как выборка составлена, приступают к ее изучению.

К числу важнейших показателей, используемых в генетике и селекции, относятся:

I. Средние величины — средняя арифметическая, средняя взвешенная и др.

II. Показатели разнообразия признака — лимиты, среднее квадратическое отклонение, коэффициент вариации, дисперсия.

III. Показатели связи между признаками — коэффициенты фенотипической и генотипической корреляции, регрессии и др.

IV. Показатели соответствия выборочных данных параметрам генеральной совокупности, т. е. репрезентативности. Используют и ряд других характеристик.

Для облегчения пользования пособием ниже приводятся обозначения биометрических величин.

- $A$  — условная средняя
- $a$  — отклонение классов от условного среднего класса (в числе классных промежутков)
- $b$  — поправка к условной средней
- $C$  — сумма квадратов центральных отклонений (дисперсия)
- $C_v$  — коэффициент вариации
- $C_y$  — общая дисперсия
- $C_x$  — факториальная дисперсия
- $C_z$  — остаточная дисперсия
- $C_{\gamma}$  — дисперсия генотипическая
- $C_{\pi}$  — дисперсия паратипическая
- $C_{\varphi}$  — дисперсия фенотипическая
- $D$  — размах вариации признака
- $d$  — разность между двумя средними
- $E$  — теоретически ожидаемое число особей в группе
- $F$  — показатель достоверности Р. Фишера (при дисперсионном анализе)
- $f$  — частоты (число вариантов в классе)
- $\theta$  — показатель достоверности Н. А. Плохинского (при дисперсионном анализе)
- $k$  — величина классного промежутка
- $m$  — средняя ошибка (ошибка репрезентативности)
- $N$  — объем генеральной совокупности
- $n$  — объем выборки



|                 |                                                   |
|-----------------|---------------------------------------------------|
| $O$             | — наблюдаемое число особей в группе               |
| $\nu$           | — число степеней свободы                          |
| $P$             | — вероятность                                     |
| $R$             | — коэффициент регрессии                           |
| $r$             | — коэффициент корреляции                          |
| $\Sigma$        | — знак суммирования                               |
| $\sigma$        | — среднее квадратическое отклонение               |
| $\sigma^2$      | — варианса                                        |
| $t$             | — нормированное отклонение                        |
| $t_x$           | — показатель достоверности средней арифметической |
| $t_d$           | — показатель достоверности разницы                |
| $\bar{W}$       | — середина классного промежутка                   |
| $\bar{X}$       | — средняя арифметическая                          |
| $\bar{X}_{взв}$ | — средняя взвешенная                              |
| $x$             | — варианта. Числовое значение признака            |
| $\chi^2$        | — (хи-квадрат) — критерий соответствия            |

#### Тема 1. СОСТАВЛЕНИЕ ВАРИАЦИОННЫХ РЯДОВ И ИХ ГРАФИЧЕСКОЕ ИЗОБРАЖЕНИЕ

При изучении генеральной совокупности коров по суточному удою составлена следующая выборка численностью 100 голов (объем выборки —  $n=100$ ).

##### Суточные удои коров

|       |       |       |       |       |       |       |       |       |       |
|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 21,9; | 21,4; | 27,7; | 17,0; | 12,3; | 21,7; | 23,4; | 25,7; | 21,2  | 20,3; |
| 23,8; | 24,1; | 26,9; | 21,4; | 20,7; | 18,5; | 22,5; | 23,0; | 18,5; | 25,7; |
| 20,1; | 21,3; | 15,7; | 24,8; | 19,3; | 22,2; | 22,9; | 14,9; | 26,1; | 20,5; |
| 14,6; | 27,8; | 22,4; | 16,7; | 22,9; | 25,3; | 22,7; | 19,7; | 15,2; | 21,3; |
| 22,1; | 20,5; | 19,7; | 24,5; | 29,6; | 22,3; | 19,1; | 23,5; | 25,9; | 17,2; |
| 15,5; | 18,1; | 23,9; | 25,4; | 20,4; | 13,2; | 19,6; | 24,4; | 18,2; | 24,8; |
| 24,2; | 20,9; | 20,1; | 16,5; | 20,9; | 23,2; | 27,2; | 21,1; | 26,3; | 18,6; |
| 17,2; | 17,8; | 31,2; | 25,0; | 20,7; | 18,3; | 23,7; | 16,1; | 16,2  | 21,6; |
| 23,0; | 20,7; | 25,3; | 13,9; | 17,3; | 21,8; | 14,1; | 19,0; | 21,9; | 18,7; |
| 28,5; | 21,2; | 19,9; | 24,8; | 22,7; | 16,4; | 20,6; | 23,5; | 22,2; | 19,5; |

При вычислении средней арифметической непрямым способом необходима группировка результатов измерения и составление вариационного ряда.

Чтобы построить вариационный ряд, прежде всего находим лимиты, т. е. минимальное и максимальное значение вариантов. В приведенной выше выборке они выделены. Лимиты указывают на общий размах разнообразия признака. В данном случае минимальная



варианта ( $x_{min}$ ) — 12,3 кг, максимальная ( $x_{max}$ ) — 31,2 кг.

Для составления вариационного ряда нужно найти величину классного промежутка  $k$ , которая определяется следующим образом:

$$k = \frac{x_{max} - x_{min}}{\text{количество классов}}.$$

Количество классов устанавливают в зависимости от степени точности, с которой ведется обработка, и количества объектов в выборке. Считается удобным при объеме выборки ( $n$ ) в пределах от 30 до 60 вариантов распределять их на 6—8 классов, при  $n$  от 60 до 100 вариантов — на 7—8 классов, при  $n$  от 100 и более вариантов — на 9—17 классов. В нашем примере выбрано 10 классов. Отсюда

$$k = \frac{31,2 - 12,3}{10} = 1,89.$$

В данном случае величина классного промежутка оказалась дробной, что неудобно при вычислении. Целесообразно округлить ее до целого числа: получаем  $k=2$ .

Округляют для удобства часто и недробную величину классного промежутка. Например, при обработке живого веса животных  $k$  оказалась равной 17 кг; эту величину удобнее округлить до 15 или 20. Классный промежуток по удою за лактацию, равный 939 кг, можно округлить до 1000 кг. Такое округление может влиять на количество классов: при увеличении величины классного промежутка количество классов может уменьшиться, а при ее уменьшении, наоборот, увеличиться.

Классы составляют следующим образом. Минимальную величину —  $x_{min}$ , равную в нашем примере 12,3, надо округлить до ближайшего меньшего круглого числа (12), которое будет служить нижней границей первого класса. Прибавив к ней величину классного промежутка (2 кг), находим нижнюю границу второго класса (14). Таким же образом находим нижние границы всех последующих классов. Они будут равны 12, 14, 16, 18, 20 и т. д.

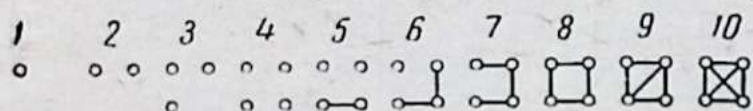
Чтобы варианта не попала на границу между двумя классами, условно обозначают, к какому классу относится пограничная величина. С этой целью уменьшают



верхнюю границу каждого класса на величину, равную 0,1 точности измерения признака. Уменьшив верхние границы на 0,1 кг, получим границы первого класса 12,0—13,9; второго — 14,0—15,9 и т. д. Затем надо определить величины середин классов ( $W$ ). Они будут равны полусумме нижних границ данного и следующего классов:  $\frac{12+14}{2} = 13$ ,  $\frac{14+16}{2} = 15$ ; можно так же для этого к нижней границе данного класса прибавлять половину классного промежутка:  $12+1=13$  и т. д.

Установив границы классов, приступают к разноске вариантов по классам, для чего составляют таблицу из четырех граф и числа строк, равного числу классов (табл. 1). В первую графу вписывают границы классов, во вторую — середины классов, третья служит для разnosки вариантов, а в четвертой данные разnosки суммируют для установления количества вариантов в каждом классе. Число вариантов в классе называют частотами и обозначают символом  $f$ .

С целью разnosки поочередно читают каждую варианту и отмечают ее в графе «разноска», в строке соответствующего класса с помощью точек и тире следующим образом:



Разноска по классам данных по суточному удою коров приведена в таблице 1.

Чтобы проверить, не пропущены ли при разnosке отдельные варианты, нужно суммировать все показатели графы «Частоты». Их сумма ( $\Sigma f$ ) должна быть равна общему числу вариантов в выборке ( $n$ ). В нашем примере  $\Sigma f = n = 100$ .

Двойной ряд чисел, отражающий распределение вариантов по классам, называется *вариационным рядом*. В разобранном выше примере вариационный ряд можно записать следующим образом.

|     |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
|-----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| $W$ | 13 | 15 | 17 | 19 | 21 | 23 | 25 | 27 | 29 | 31 |
| $f$ | 3  | 6  | 10 | 15 | 24 | 19 | 14 | 6  | 2  | 1  |



Таблица 1

Разноска по классам суточных удоев 100 коров хозяйства

| Границы классов | Середина классов | Разноска     | Частоты              |
|-----------------|------------------|--------------|----------------------|
| 12,0—13,9       | 13               | ° °          | 3                    |
| 14,0—15,9       | 15               | ┐ °          | 6                    |
| 16,0—17,9       | 17               | ⊠            | 10                   |
| 18,0—19,9       | 19               | ⊠ ° °<br>┐   | 15                   |
| 20,0—21,9       | 21               | ⊠ ⊠ ° °      | 24                   |
| 22,0—23,9       | 23               | ⊠ ⊠          | 19                   |
| 24,0—25,9       | 25               | ⊠ ° °<br>° ° | 14                   |
| 26,0—27,9       | 27               | ┐ °          | 6                    |
| 28,0—29,9       | 29               | ° °          | 2                    |
| 30,0—31,9       | 31               | °            | 1                    |
|                 |                  |              | $\Sigma f = n = 100$ |



Рассмотрим второй пример. На звероферме была изучена плодовитость 80 серебристо-черных лисиц, которая определялась по числу щенков в помете отдельных самок. На основании этих данных составлена следующая выборка.

Число щенков в помете 80 серебристо-черных лисиц

|    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| 4, | 5, | 3, | 4, | 6, | 7, | 8, | 3, | 1, | 4, |
| 6, | 4, | 4, | 3, | 2, | 5, | 3, | 4, | 5, | 4, |
| 5, | 3, | 4, | 5, | 4, | 4, | 4, | 6, | 5, | 7, |
| 6, | 4, | 5, | 4, | 4, | 4, | 4, | 2, | 3, | 4, |
| 5, | 5, | 4, | 5, | 4, | 4, | 6, | 4, | 4, | 4, |
| 4, | 8, | 6, | 5, | 4, | 9, | 4, | 3, | 4, | 4, |
| 5, | 4, | 7, | 4, | 4, | 3, | 4, | 4, | 4, | 2, |
| 4, | 4, | 5, | 4, | 6, | 4, | 3, | 3, | 4, | 2. |

Общее число вариантов —  $n=80$ . Минимальное и максимальное значение вариантов —  $lim=1$  и 9 (выше эти варианты выделены). В данном случае очень легко установить число классов и их значение. К первому классу должны быть отнесены лисицы, в помете которых был один щенок, ко второму классу — лисицы с двумя щенками и т. д., всего 9 классов.

Сделаем разnosку вариантов по классам тем же способом, который был применен в предыдущем случае. Тогда получим следующий вариационный ряд:

| Классы по<br>числу щенков в<br>помете ( $W$ ) | 1 | 2 | 3  | 4  | 5  | 6 | 7 | 8 | 9 |
|-----------------------------------------------|---|---|----|----|----|---|---|---|---|
| Число пометов<br>( $f$ )                      | 1 | 4 | 10 | 39 | 13 | 7 | 3 | 2 | 1 |

Отметим существенное различие между двумя рассмотренными вариационными рядами (распределение коров по величине суточных удоев и распределение серебристо-черных лисиц по числу щенков в помете). В первом случае варианта (суточный удой) может принимать любые значения между лимитами, т. е. отдельную вариацию в зависимости от точности измерения можно записать, например, как 19 кг, или при большей точности 19,1; 19,12 кг. Изучаемый признак варьирует непрерывно. Во втором случае признак изменяется пре-



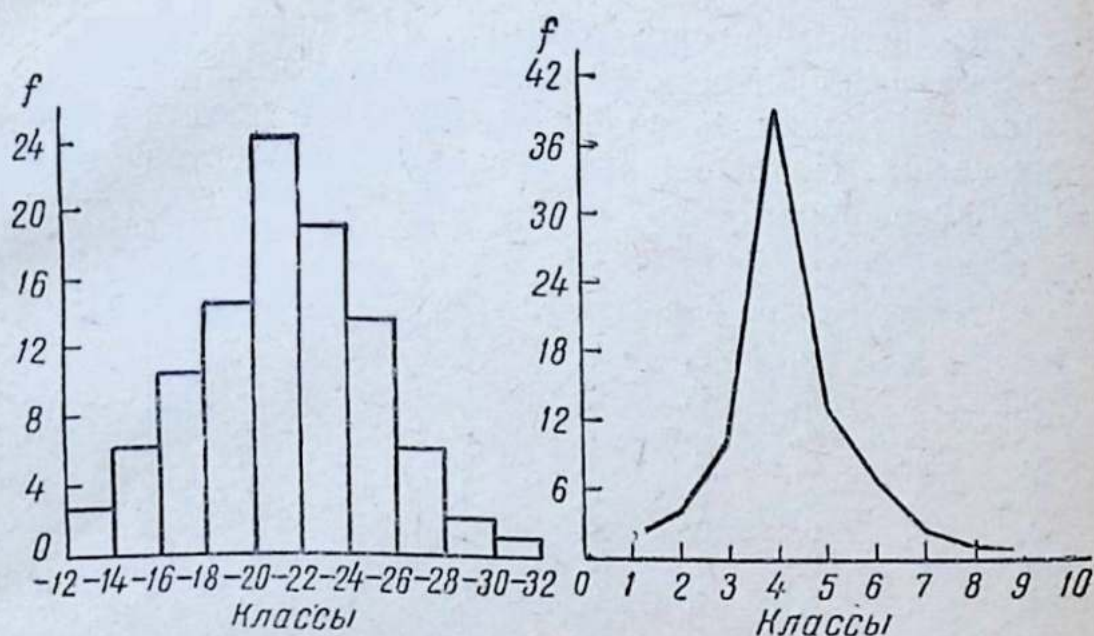


Рис. 1. Графическое изображение вариационного ряда:  
слева — гистограмма распределения 100 коров по суточному удою;  
справа — линейная кривая распределения 80 серебристо-черных лисиц по плодовитости.

рывисто (дискретно), т. е. число щенков в помете отдельной самки может быть выражено только целым числом (1, 2 или .....9).

Вариационные ряды можно изобразить графически в виде гистограммы или в виде линейной кривой (полигон распределения). Для этого, используя систему координат, строим график: на горизонтальной оси (ось ординат) откладываем границы классов, а на вертикальной (ось абсцисс) — частоты. Изобразив частоты каждого класса в виде столбиков, получаем ступенчатую фигуру, называемую гистограммой (рис. 1, слева). Во втором случае на пересечении перпендикуляров, восстановленных из значений классов, с горизонтальными линиями, проведенными из соответствующих частот, ставят точки, которые затем соединяют ломаной линией, называемой линейной кривой или полигоном распределения (рис. 1, справа).

### З а д а н и я

**Задание 1.** По приведенным ниже данным о живом весе коров швицкой породы составить вариационный ряд и изобразить его графически в виде гистограммы и линейной кривой.



529, 497, 530, 500, 545, 436, 565, 515, 495, 481,  
 500, 520, 562, 518, 552, 550, 479, 487, 491, 505,  
 495, 501, 493, 507, 523, 557, 545, 470, 509, 515,  
 529, 504, 452, 535, 535, 559, 469, 493, 527, 530,  
 490, 541, 556, 485, 514, 511, 521, 527, 543, 510,  
 547, 529, 538, 475, 483, 583, 487, 497, 520, 505,  
 518, 472, 520, 539, 507, 512, 465, 518, 538, 515,  
 541, 510, 527, 515, 524, 480, 531, 462, 517, 478,  
 517, 507.

**Задание 2.** При определении содержания жира в молоке коров получены следующие данные (%):

4,02; 4,31; 3,61; 4,01; 4,40; 3,75; 4,01; 4,51; 4,05; 3,71;  
 4,01; 4,05; 4,28; 3,91; 4,21; 4,02; 3,30; 3,80; 3,92; 4,25;  
 4,01; 4,27; 3,95; 4,28; 3,95; 4,26; 3,81; 4,01; 4,29; 3,82;  
 4,01; 4,11; 3,85; 4,21; 3,90; 4,10; 4,05; 4,15; 3,86; 4,16;  
 3,83; 4,18; 3,83; 4,20; 4,12; 4,15; 4,13; 4,15; 4,05; 3,99;  
 3,96; 4,01; 4,11; 3,92; 4,12; 3,95; 4,05; 4,01; 4,05; 4,01;  
 4,05; 4,03; 4,12; 4,05; 4,03; 4,12; 4,05; 4,12; 4,03; 4,02;  
 4,12; 4,13; 4,05; 4,03; 4,02; 4,03; 4,02; 3,46; 3,59; 4,02;  
 4,01; 4,11.

Используя эти данные:

а) составить вариационный ряд жирномолочности коров;

б) построить гистограмму.

**Задание 3.** Удой за лактацию 82 коров выражаются следующими показателями (кг):

3002, 3500, 1521, 6320, 1900, 6500, 3509, 5350, 3508, 3780,  
 5005, 3492, 5505, 3800, 3350, 3690, 3240, 2250, 3250, 3900,  
 4006, 4350, 4505, 5250, 5100, 3009, 5540, 3100, 4500, 5532,  
 5450, 3890, 6300, 5600, 2350, 4400, 4560, 2800, 3340, 3560,  
 3509, 3400, 5670, 2500, 5740, 2250, 5350, 4000, 5900, 2450,  
 4000, 5500, 3850, 5800, 2005, 6000, 4000, 5450, 2500, 4605,  
 3507, 3607, 3856, 3950, 4750, 3705, 4115, 5000, 3760, 4251,  
 4110, 3950, 4903, 3410, 4300, 5250, 2502, 3692, 2350, 4200,  
 4812, 4450.

Составить по этим данным вариационный ряд и построить вариационную кривую.

**Задание 4.** Содержание гемоглобина (г%) в 1 мм<sup>3</sup> крови у овец породы советский меринос в разные сезоны года характеризовалось следующими вариационными рядами:

| Апрель | Концентрация гемоглобина (г%) | 9,0 | 9,2 | 9,4 | 9,6 | 9,8 | 10,0 | 10,2 | 10,4 |
|--------|-------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|------|
|        | Частоты                       | 3   | 7   | 13  | 15  | 25  | 10   | 5    | 2    |



|          |                                     |      |      |      |      |      |      |      |      |
|----------|-------------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| Сентябрь | Концентрация<br>гемоглобина<br>(г%) | 12,0 | 12,3 | 12,6 | 12,9 | 13,2 | 13,4 | 13,6 | 13,8 |
|          | Частоты                             | 7    | 9    | 12   | 17   | 19   | 10   | 5    | 1    |

Изобразить вариационные ряды графически и сравнить их между собой.

**Задание 5.** Плодовитость свиноматок фермы отражается следующим вариационным рядом:

|                          |   |   |   |    |    |    |    |    |    |
|--------------------------|---|---|---|----|----|----|----|----|----|
| Число поросят<br>у матки | 4 | 5 | 6 | 7  | 8  | 9  | 10 | 11 | 12 |
| Частоты                  | 1 | 2 | 8 | 19 | 27 | 23 | 15 | 4  | 1  |

Построить линейную кривую, изображающую этот ряд.

## Тема 2. ВЫЧИСЛЕНИЕ СРЕДНЕЙ АРИФМЕТИЧЕСКОЙ

### Вычисление средней арифметической прямым способом [в малых выборках]

Основным показателем, характеризующим совокупность по величине изучаемого признака, является средняя арифметическая ( $\bar{X}$ ). Прямой способ ее вычисления заключается в суммировании всех вариантов ( $x_1 + x_2 + \dots + x_n$ ) с последующим делением суммы на число вариантов в совокупности ( $n$ ):

$$\bar{X} = \frac{x_1 + x_2 + x_3 + \dots + x_n}{n} = \frac{\Sigma x}{n}, \quad (1)$$

где  $\Sigma x$  — сумма вариантов. Формула 1 отражает прямой, наиболее точный способ вычисления  $\bar{X}$ . Однако используют ее только при изучении малых выборок.

**Разбор решения задач.** В группе из пяти коров суточные удои отдельных животных (варианты) составляли:  $x_1$  — 12,  $x_2$  — 16,  $x_3$  — 20,  $x_4$  — 24,  $x_5$  — 28 кг молока в сутки. Вычислить среднюю арифметическую для изученной группы. Используя формулу 1, получаем:



$$\bar{X} = \frac{12+16+20+24+28}{5} = 20 \text{ кг молока в сутки.}$$

Следует обратить внимание на одно из важных свойств средней арифметической. Отдельные варианты отклоняются от средней. Одни из них больше средней (т. е. имеют положительные отклонения), другие меньше (их отклонения отрицательные). Но сумма положительных и отрицательных отклонений всегда равна нулю. В нашем примере отклонения составляют:  $-8, -4, 0, +4, +8$ . Сложив отклонения, получим:  $-10+10=0$ . На этом свойстве основываются некоторые методы вычисления средней арифметической величины.

### З а д а н и я

**Задание 1.** Вес поросят свиноматки № 1 при рождении (крупноплодность) составлял: 1,2; 1,5; 1,0; 1,3; 1,4; 1,3; 0,9; 1,4; 1,3 кг, а поросят свиноматки № 2: 1,2; 1,3; 1,0; 0,8; 1,3; 0,9; 1,0; 1,1; 1,2; 1,0 кг.

Вычислить отдельно средний живой вес поросят матки № 1 и матки № 2.

**Задание 2.** Суточные привесы в группе телят составляли (г): 667, 521, 644, 443, 759, 576, 820, 691, 487, 722. Вычислить среднюю арифметическую.

### Вычисление средней арифметической в больших выборках

Приведенный выше прямой метод вычисления  $\bar{X}$  при большом числе вариантов требует много труда. Поэтому при биометрической обработке больших выборок применяют непрямые методы. Ниже рассматривается вычисление  $\bar{X}$  способом произведений, при котором используют вариационные ряды. Вычисление производится по формуле:

$$\bar{X} = A + b \quad (2) \text{ или } \bar{X} = A + k \frac{\sum fa}{n}, \quad (3)$$

где  $A$  — произвольно выбираемая условная средняя;  $b$  — поправка, которую нужно прибавить к  $A$  для получения  $\bar{X}$ .

**Разбор решения задач.** Определить среднюю арифметическую суточных удоев 100 коров по данным таблицы 2. Для этого выписываем вариационный ряд по суточному удою.



Таблица 2

Вычисление средней арифметической суточных удоев 100 коров стада

| Классы<br>(середина)<br>$W$ | Частоты<br>$f$ | Отклонения<br>$a$ | Произведения отклонений на частоту $fa$ |
|-----------------------------|----------------|-------------------|-----------------------------------------|
| 13                          | 3              | -4                | -12                                     |
| 15                          | 6              | -3                | -18                                     |
| 17                          | 10             | -2                | -20                                     |
| 19                          | 15             | -1                | -15                                     |
| 21                          | 24             | 0                 | 0                                       |
| 23                          | 19             | +1                | +19                                     |
| 25                          | 14             | +2                | +28                                     |
| 27                          | 6              | +3                | +18                                     |
| 29                          | 2              | +4                | +8                                      |
| 31                          | 1              | +5                | +5                                      |
|                             | $n=100$        |                   | $\Sigma fa=+13$                         |

Затем надо выбрать условную среднюю ( $A$ ). В качестве таковой обычно принимают значение середины того класса, в который входит наибольшее число вариантов. В нашем примере  $A=21$  кг молока.

Чтобы с помощью условной средней вычислить среднюю арифметическую по формуле 2, нужно найти поправку ( $b$ ). Для этого в третьей графе таблицы 2 отмечают, на сколько классных промежутков отклоняется от условной средней середина каждого класса. Эти отклонения обозначаются буквой  $a$ . Начинать надо с класса, середина которого равна 21. Его отклонение от условной средней ( $A=21$ ) равно нулю. Класс 19 отклоняется на один классный промежуток, класс 17 — на 2, класс 15 — на 3, класс 13 — на 4 промежутка. Отклонения этих классов отрицательны, так как их значения меньше условной средней. Классы 23, 25, 27 и т. д. отклоняются от условной средней тоже на 1, 2, 3 и т. д. классных промежутков, но их отклонения положительны, так как варианты в них больше условной средней. Записав отклонения с их знаками в третью графу таблицы, умножают отклонения каждого класса ( $a$ ) на соответствующую частоту ( $f$ ) и произведения ( $fa$ ) вписывают в четвертую графу таблицы. Наконец, суммируют все значения  $fa$  с учетом их знака, сначала



все положительные  $(+fa)$ , затем все отрицательные, и вычитают из большей суммы меньшую, сохраняя знак большей величины.

В нашем примере сумма положительных значений  $fa$  равна  $+78$ , сумма отрицательных  $-65$ . Их алгебраическая сумма  $(+78) + (-65) = +13$ . Сумму  $fa$  ( $\Sigma fa$ ) вписывают в нижнюю строку четвертой графы.

$\Sigma fa$  представляет собой выраженную в числе классных интервалов сумму отклонений вариант от условной средней. В нашем примере она не равна нулю. Следовательно, для вычисления средней арифметической нужно найти по формуле 2 величину поправки ( $b$ ):

$$b = k \cdot \frac{\Sigma fa}{n} = 2 \cdot \frac{+13}{100} = +0,26.$$

Прибавив к условной средней поправку, получают среднюю арифметическую:

$$\bar{X} = A + b = 21 + 0,26 = 21,26 \text{ кг молока.}$$

### З а д а н и я

**Задание 1.** Вычислить среднюю арифметическую по данным следующего вариационного ряда:

|                                                               |      |      |      |      |      |      |      |       |
|---------------------------------------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|-------|
| Количество<br>лейкоци-<br>тов в<br>1 мм <sup>3</sup><br>крови | 3500 | 4500 | 5500 | 6500 | 7500 | 8500 | 9500 | 10500 |
| Частоты                                                       | 2    | 4    | 7    | 8    | 11   | 6    | 1    | 1     |

**Задание 2.** Вычислить среднюю арифметическую по данным вариационного ряда настрига шерсти в отаре овец.

|         |     |     |     |     |     |     |     |     |      |      |      |      |
|---------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|------|------|------|
| Классы  | 6,0 | 6,5 | 7,0 | 7,5 | 8,0 | 8,5 | 9,0 | 9,5 | 10,0 | 10,5 | 11,0 | 11,5 |
| Частоты | 1   | 8   | 52  | 74  | 116 | 171 | 249 | 154 | 96   | 52   | 28   | 2    |



**Задание 3.** Вычислить среднюю арифметическую по данным вариационного ряда яйценоскости кур птицефермы.

|         |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
|---------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| Классы  | 100 | 120 | 140 | 160 | 180 | 200 | 220 | 240 | 260 |
| Частоты | 44  | 66  | 131 | 165 | 256 | 152 | 108 | 59  | 21  |

**Задание 4.** Вычислить средний живой вес коров по данным вариационного ряда.

|         |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
|---------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| Классы  | 443 | 458 | 473 | 488 | 503 | 518 | 533 | 548 | 563 | 578 |
| Частоты | 1   | 3   | 7   | 11  | 13  | 19  | 15  | 8   | 4   | 1   |

**Задание 5.** Вычислить среднюю жирность молока по данным жирномолочности коров стада, приведенным на странице 13 (задание 2).

**Задание 6.** Вычислить средний удои коров стада за лактацию по данным, приведенным на странице 13.

**Задание 7.** Вычислить среднее количество гемоглобина в 1 мм<sup>3</sup> крови советских мериносов в разные сезоны года по данным, приведенным на страницах 13—14.

### Вычисление средней взвешенной

Средняя взвешенная представляет собой результат усреднения средних арифметических нескольких совокупностей. Она вычисляется по формуле:

$$\bar{X}_{\text{взв}} = \frac{\bar{X}_1 n_1 + \bar{X}_2 n_2 + \dots + \bar{X}_s n_s}{n_1 + n_2 + \dots + n_s} = \frac{\sum \bar{X} n}{\sum n}, \quad (4)$$

где  $\bar{X}_{\text{взв}}$  — средняя взвешенная;  $\bar{X}_1, \bar{X}_2, \bar{X}_3, \dots$  — средние арифметические первой, второй и т. д. совокупностей;  $n_1, n_2, n_3, \dots$  — вес (объем) этих совокупностей.

**Разбор решения задач.** Допустим, известен средний живой вес и число коров в трех хозяйствах. Они составляют: в первом хозяйстве  $\bar{X}_1 = 380$ ,  $n_1 = 1000$ ; во втором  $\bar{X}_2 = 460$ ,  $n_2 = 500$ ; в третьем  $\bar{X}_3 = 400$ ,  $n_3 = 2000$ . Нужно вычислить средний живой вес коров по данным всех трех хозяйств.



При вычислении средней взвешенной учитывают не только средний вес коров в каждом хозяйстве ( $\bar{X}_1, \bar{X}_2, \bar{X}_3$ ), но и объем выборок ( $n_1, n_2, n_3$ ), по которым были вычислены средние арифметические в каждом хозяйстве. Средняя первого хозяйства ( $\bar{X}_1=380$ ) имеет вдвое больший вес, чем средняя второго хозяйства ( $\bar{X}_2=460$ ), так как вычислена по выборке 1000 голов ( $\bar{X}_2$  вычислена по выборке 500 голов), а вес средней третьего хозяйства ( $\bar{X}_3=400$ ), вычисленной по выборке 2000 голов, в 4 раза больше веса средней второго хозяйства.

Используя для вычисления средней взвешенной формулу 4, получаем:

$$\bar{X}_{\text{взв}} = \frac{\sum \bar{X}n}{n} = \frac{380 \cdot 1000 + 460 \cdot 500 + 400 \cdot 2000}{1000 + 500 + 2000} = 402,8 \text{ кг.}$$

Второй пример. Требуется вычислить среднюю жирность молока, полученного от коровы за первый квартал, по приведенным ниже данным.

| Месяцы  | Средняя жирность<br>молока ( $\bar{X}$ ) | Удой ( $n$ ) |
|---------|------------------------------------------|--------------|
| Январь  | 4,0                                      | 350          |
| Февраль | 3,8                                      | 400          |
| Март    | 4,0                                      | 450          |

Средняя взвешенная за квартал равна:

$$\bar{X}_{\text{взв}} = \frac{4,0 \cdot 350 + 3,8 \cdot 400 + 4,0 \cdot 450}{350 + 400 + 450} = 3,93\% \text{ жира.}$$

### З а д а н и я

**Задание 1.** В хозяйстве от трех быков-производителей получено 58 дочерей. Показатели продуктивности их следующие: средний удой 20 дочерей Ветерка — 3250 кг за лактацию при жирности молока, равной 4,3%; средний удой 23 дочерей Метеора — 4115 кг, жирность молока 3,8%; средний удой 15 дочерей Грома — 2756 кг, содержание жира 4,53%.

Определить среднее содержание жира в молоке дочерей всех трех производителей. Потомство какого из



трех быков-производителей является наиболее продуктивным?

**Задание 2.** На трех птицефермах насчитывалось 3000, 1500 и 7900 несушек, причем за год ими было снесено соответственно 214 500, 14 835, 1 185 000 яиц.

Вычислить среднюю яйценоскость птицы на каждой птицеферме и среднюю взвешенную по трем птицефермам вместе.

### **Тема 3. ПОКАЗАТЕЛИ РАЗНООБРАЗИЯ ПРИЗНАКА В СОВОКУПНОСТЯХ**

Показателем разнообразия признака в совокупности могут в известной мере служить лимиты (см. стр. 7), характеризующие минимальное и максимальное значение изучаемого признака. Однако эти показатели недостаточны, так как животные с такими показателями могут быть не характерны для данного стада. Кроме того, лимиты не отражают степень разнообразия внутри группы. Поэтому в биометрии используют другой показатель, учитывающий отклонения (точнее, их квадраты) каждой варианты от средней арифметической.

Например, при одинаковой средней высоте в холке животных двух групп —  $\bar{X}_1 = 115$  см и  $\bar{X}_2 = 115$  см — лимиты в первой группе составляли 105—125 см, а во второй — 110—120 см. Размах колебаний в первой группе —  $D_1 = 125 - 105 = 20$  см, а во второй —  $D_2 = 120 - 110 = 10$  см. Таким образом, при одной и той же средней группы неоднородны.

Установление степени разнообразия признака в популяциях имеет важное значение в селекции. Наилучшим показателем разнообразия признака является среднее квадратическое отклонение ( $\sigma$ ), которое учитывает отклонение каждой варианты от средней арифметической.

#### **Вычисление среднего квадратического отклонения в малых выборках**

При небольшом числе вариантов среднее квадратическое отклонение вычисляется по формуле:

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum (x - \bar{X})^2}{n-1}}. \quad (5)$$



**Разбор решения задач.** Вычислить среднее квадратическое отклонение по данным о весе при рождении десяти поросят из помета одной свиноматки (табл. 3).

Таблица 3

**Вычисление среднего квадратического отклонения прямым способом (при малом числе вариантов)**

| Живой вес поросят (кг)<br>$x$ | Отклонения<br>$x - \bar{X}$ | Квадраты отклонений<br>$(x - \bar{X})^2$ |
|-------------------------------|-----------------------------|------------------------------------------|
| 1,2                           | -0,15                       | 0,0225                                   |
| 1,5                           | +0,15                       | 0,0225                                   |
| 1,1                           | -0,25                       | 0,0625                                   |
| 1,3                           | -0,05                       | 0,0025                                   |
| 1,4                           | +0,05                       | 0,0025                                   |
| 1,3                           | -0,05                       | 0,0025                                   |
| 1,4                           | +0,05                       | 0,0025                                   |
| 1,4                           | +0,05                       | 0,0025                                   |
| 1,3                           | -0,05                       | 0,0025                                   |
| 1,6                           | +0,25                       | 0,0625                                   |
| $\Sigma x = 13,5$             | $\Sigma (x - \bar{X}) = 0$  | $\Sigma (x - \bar{X})^2 = 0,1850$        |

В первую графу вписывают варианты (вес поросят при рождении). Суммировав их и разделив сумму на число вариантов, получают средний вес поросенка ( $\bar{X}$ ).

$$\bar{X} = \frac{\Sigma x}{n} = \frac{13,5}{10} = 1,35 \text{ кг.}$$

Затем надо вычесть  $\bar{X}$  из каждой варианты и разности  $(x - \bar{X})$ , т. е. отклонения варианты от средней, вписать во вторую графу. Для проверки правильности вычислений суммируют все разности  $(x - \bar{X})$ : сумма должна быть равна нулю. Далее каждое отклонение возводят в квадрат и вписывают квадраты отклонений  $(x - \bar{X})^2$  в третью графу. В отличие от отклонений, которые могут быть положительными и отрицательными, квадраты отклонений всегда положительны.

Наконец, просуммировав все показатели третьей графы, получают сумму квадратов отклонений —  $\Sigma (x - \bar{X})^2$ , которую вписывают в итоге третьей графы.



Среднее квадратическое отклонение вычисляют по формуле 5. В нашем примере

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum (x - \bar{X})^2}{n-1}} = \sqrt{\frac{0,1850}{9}} = \pm 0,14 \text{ кг.}$$

Сигма является показателем разнообразия признака. Согласно правилу трех сигм, почти все варианты укладываются в интервал от  $-3\sigma$  до  $+3\sigma$ . В данном примере вес поросят в генеральной совокупности должен находиться между  $1,35 - 3 \cdot 0,14$  и  $1,35 + 3 \cdot 0,14$ , т. е. между 0,93 и 1,77 кг, что соответствует действительности.

### Вычисление среднего квадратического отклонения в больших выборках

Вычисление сигмы по формуле 5 в больших выборках очень трудоемко. Поэтому в таких случаях пользуются формулой:

$$\sigma = k \sqrt{\frac{\sum f a^2}{n} - \left( \frac{\sum f a}{n} \right)^2}, \quad (6)$$

где  $k$  — величина классного промежутка;  $f$  — частоты;  $a$  — отклонения от условного среднего класса, выраженные в числе классных промежутков;  $n$  — число вариантов в выборке.

**Решение типовых задач.** Вычислить среднее квадратическое отклонение суточных удоев 100 коров хозяйства по данным, приведенным в таблице 4.

Таблица, используемая для вычислений, должна содержать 5 граф и соответствующее количеству классов число строк. В первую графу вписывают середины классных промежутков (классы), во вторую — соответствующие им частоты. Затем, выбрав условную среднюю ( $A$ ), определяют отклонения каждого класса от условной средней ( $a$ ), выраженные в числе классных промежутков, и вписывают их в третью графу. Умножив  $f$  на  $a$ , получают произведения ( $fa$ ), которыми заполняют четвертую графу; их сумму указывают в итоге этой графы. Для заполнения пятой графы каждый показатель четвертой графы ( $fa$ ) умножают на соответствующий показатель третьей графы ( $a$ ). Получаемые при этом произведения ( $fa^2$ ) всегда положительны. Наконец, просуммировав все показатели пятой графы, получают  $\sum fa^2$ .



Вычисление среднего квадратического отклонения суточных удоев 100 коров хозяйства

| $w$   | $f$     | $a$ | $fa$              | $fa^2$              |
|-------|---------|-----|-------------------|---------------------|
| 13    | 3       | -4  | -12               | 48                  |
| 15    | 6       | -3  | -18               | 54                  |
| 17    | 10      | -2  | -20               | 40                  |
| 19    | 15      | -1  | -15               | 15                  |
| 21    | 24      | 0   | 0                 | 0                   |
| 23    | 19      | +1  | +19               | 19                  |
| 25    | 14      | +2  | +28               | 56                  |
| 27    | 6       | +3  | +18               | 54                  |
| 29    | 2       | +4  | +8                | 32                  |
| 31    | 1       | +5  | +5                | 25                  |
| $k=2$ | $n=100$ |     | $\Sigma fa = +13$ | $\Sigma fa^2 = 343$ |

Теперь имеются все необходимые данные для вычисления сигмы по формуле (6). Подставив их в формулу, получим:

$$\begin{aligned}\sigma &= k \sqrt{\frac{\Sigma fa^2}{n} - \left(\frac{\Sigma fa}{n}\right)^2} = 2 \sqrt{\frac{343}{100} - \left(\frac{13}{100}\right)^2} = \\ &= 2 \sqrt{\frac{343}{100} - (0,13)^2} = 2 \sqrt{3,43 - 0,0169} = 2 \sqrt{3,413} = \\ &= 2 \cdot \pm 1,84 = \pm 3,68 \text{ кг.}\end{aligned}$$

Итак, среднее квадратическое отклонение нашего вариационного ряда равно  $\pm 3,68$  кг молока. Следует обратить внимание на то, что сигма имеет два знака (+ и -). Это свидетельствует об отклонении вариантов от средней арифметической как в положительную, так и в отрицательную сторону. Специальные вычисления показывают, что в пределах  $\bar{X} \pm 1\sigma$  находится 68% вариантов совокупности, в пределах  $\bar{X} \pm 2\sigma$  — 95,5% вариантов, а в пределах  $\bar{X} \pm 3\sigma$  — 99,7%, т. е. практически почти все варианты (рис. 2).

Крайние значения — лимиты в генеральной совокупности будут находиться в пределах  $\bar{X} \pm 3\sigma$ , т. е. для на-



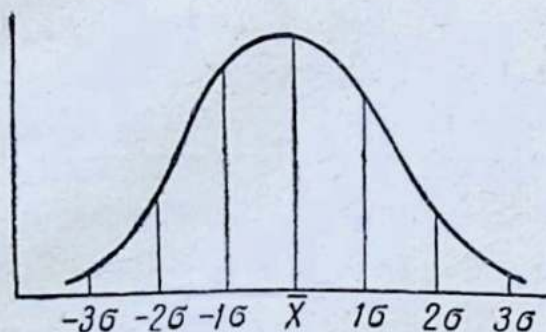


Рис. 2. Доля вариантов отклоняющихся от средней арифметической на  $\pm 1\sigma$ ;  $\pm 2\sigma$ ;  $\pm 3\sigma$ .

шего примера:  $\bar{X} + 3\sigma = 21,26 + 3 \cdot 3,68 = 21,26 + 11,04 = 32,30$  кг,  $\bar{X} - 3\sigma = 21,26 - 3 \cdot 3,68 = 21,26 - 11,04 = 10,22$  кг.

### Определение показателя разнообразия для альтернативных признаков

Показатель разнообразия для альтернативных признаков определяют при помощи среднего квадратического отклонения в абсолютных и относительных выражениях по формуле:

$$\sigma = \sqrt{p \cdot q} \text{ или } \sigma = \sqrt{p \cdot (1-p)}, \quad (7)$$

где  $p$  — доля особей, имеющих данный признак в совокупности;  $q$  — доля особей, лишенных данного признака.

**Разбор решения задач.** Требуется определить величину среднего квадратического отклонения по показателю наличия животных желательного типа при разведении помесей, полученных при скрещивании грубошерстных овец с тонкорунными баранами. Из 1000 голов стада было 650 животных желательного, а 350 нежелательного типа. Отсюда соотношения животных желательного и нежелательного типа составят:

$$p = \frac{650}{1000} = 0,65; \quad q = \frac{350}{1000} = 0,35.$$

Правильность расчетов проверяют по формуле:  $p + q = 1$ .

В нашем случае  $0,65 + 0,35 = 1$ .

Среднее квадратическое отклонение будет равно:

$$\sigma = \sqrt{p \cdot q} = \sqrt{0,65 \cdot 0,35} = \sqrt{0,2275} = 0,476.$$



## З а д а н и я

**Задание 1.** В двух хозяйствах имеется по 10 бычков. В первом хозяйстве они весят (кг): 400, 410, 420, 430, 440, 450, 460, 470, 480, 490; во втором — 400, 445, 445, 445, 445, 445, 445, 445, 445, 490. Найти средний вес бычков, лимиты и средние квадратические отклонения по данным первого и второго хозяйств.

**Задание 2.** Вычислить  $\bar{X}$  и  $\sigma$  для следующих выборок:

а) 56, 60, 46, 53, 58, 52, 53, 50, 48, 54;

б) 53, 25, 70, 34, 42, 92, 55, 86, 49, 54.

Что можно сказать о характере разнообразия признака в этих выборках?

**Задание 3.** Вычислить среднее квадратическое отклонение по данным вариационного ряда яйценоскости кур, приведенного на странице 18 (задание 3).

**Задание 4.** Вычислить  $\bar{X}$  и  $\sigma$  для вариационного ряда распределения 1000 телок по живому весу.

|     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| $W$ | 110 | 130 | 150 | 170 | 190 | 210 | 230 | 250 | 270 | 290 | 310 |
| $f$ | 2   | 20  | 60  | 160 | 250 | 240 | 180 | 70  | 15  | 2   | 1   |

**Задание 5.** Вычислить  $\sigma$  для вариационного ряда распределения 80 серебристо-черных лисиц по числу щенков в помете.

|     |   |   |    |    |    |   |   |   |   |
|-----|---|---|----|----|----|---|---|---|---|
| $W$ | 1 | 2 | 3  | 4  | 5  | 6 | 7 | 8 | 9 |
| $f$ | 1 | 4 | 10 | 39 | 13 | 7 | 3 | 2 | 1 |

**Задание 6.** Определить величину среднего квадратического отклонения по показателю коричневой окраски у норок, если у 60 зверей из 85 окраска была коричневой.

**Задание 7.** В отаре каракульских овец насчитывалось 745 черных и 245 серых животных. Определить величину среднего квадратического отклонения по показателю наличия животных серой окраски.



**Задание 8.** Вычислить среднее квадратическое отклонение содержания жира в молоке по данным, приведенным на странице 13 (задание 2).

**Задание 9.** Вычислить среднее квадратическое отклонение по данным об удоях за лактацию 82 коров в стаде, приведенным на странице 13 (задание 3).

### Вычисление коэффициента вариации

Среднее квадратическое отклонение — величина именованная. При изучении суточных удоев она выражается в килограммах, при изучении жирности молока — в процентах, при изучении промеров — в сантиметрах и является показателем разнообразия признака для группы с определенной средней арифметической величиной. При изучении разнообразия признаков, выраженных в различных единицах измерения, и при больших различиях средних арифметических сравниваемых групп показатель этот не может быть использован. В таких случаях используют другой показатель — коэффициент вариации ( $C_v$ ), вычисляемый по формуле:

$$C_v = \frac{\sigma \cdot 100}{\bar{X}} \% \quad (8)$$

Допустим, требуется сравнить разнообразие различных признаков в группах по следующим показателям:

|                            | $\bar{X}$ | $\sigma$ |
|----------------------------|-----------|----------|
| живой вес коров (кг) . . . | 400       | 46       |
| суточный удой (кг) . . .   | 12        | 3        |
| высота в холке (см) . . .  | 130       | 8,5      |

Подставив в формулу 8 соответствующие показатели, получаем:

$$C_v = \frac{\sigma_1 \cdot 100}{\bar{X}_1} = \frac{46 \cdot 100}{400} = 12,0\%.$$

$$C_v = \frac{\sigma_2 \cdot 100}{\bar{X}_2} = \frac{3 \cdot 100}{12} = 25,0\%.$$

$$C_v = \frac{\sigma_3 \cdot 100}{\bar{X}_3} = \frac{8,5 \cdot 100}{130} = 6,5\%.$$

При сравнении коэффициентов вариации видно, что наибольшее разнообразие отмечается по удою, наименьшее — по высоте коров в холке.



## Вычисление нормированного отклонения

Среднее квадратическое отклонение и коэффициент вариации являются показателями разнообразия, характеризующими вариационный ряд в целом. Показателем же, характеризующим отдельную варианту (или группу вариантов), служит нормированное отклонение ( $t$ ). Оно является также показателем разнообразия признака и представляет выраженное в долях сигмы взвешенное отклонение соответствующей варианты от средней арифметической:

$$t = \frac{x - \bar{X}}{\sigma} . \quad (9)$$

Каждая варианта характеризуется определенным значением  $t$ . Если  $t$  какой-либо варианты равно  $+1$ , значит, эта варианта больше  $\bar{X}$  на 1 сигму. Если  $t$  другой варианты равно  $-2$ , это означает, что она меньше  $\bar{X}$  на 2 сигмы. Нормированное отклонение находит широкое применение при решении ряда селекционных и ветеринарных вопросов: при оценке производителей по качеству потомства, при сравнении показателей животных из разных совокупностей, при суждении о ходе выздоровления животного и др.

**Разбор решения задач.** Чтобы понять значение нормированного отклонения, его использование в племенной работе рассматривается ниже на следующем примере (пример Н. А. Плохинского). Зоотехник сравнивает две разновозрастные коровы одного стада. От первой за период лактации получено 3500 кг молока ( $\bar{x}_1 = 3500$  кг), от второй — 4580 кг ( $\bar{x}_2 = 4580$  кг). Но первая корова отелилась первый раз, вторая — шестой. Ясно, что простое сравнение их удоев для выбора лучшей коровы привело бы к неверному выводу. Необходимо учесть возраст коров, при этом для сравнения их между собой следует использовать не только величину удоев, но и другие показатели. Таковыми и являются нормированные отклонения, характеризующие сравниваемые варианты. Для сравнения нужно знать  $\bar{X}$  и  $\sigma$  первотелок и коров шестого отела. Предположим, что для первотелок  $\bar{X}_1 = 2500$  кг,  $\sigma_1 = 500$  кг, а для коров шестого отела  $\bar{X}_2 = 3500$  кг,  $\sigma_2 = 600$  кг. Вычислив нормированные отклонения для двух сравниваемых коров, получаем:



$$t_1 = \frac{3500-2500}{500} = +2,0, \quad t_2 = \frac{4580-3500}{600} = +1,8.$$

При сравнении нормированных отклонений коров обнаруживается, что по обильномолочности первотелка лучше коровы шестого отела. Поэтому можно с уверенностью сказать, что к шестилетнему возрасту она раздоится и будет продуцировать больше молока, чем вторая корова.

### З а д а н и я

**Задание 1.** Сравнить показатели разнообразия в группах коров здоровых и больных лейкозом по следующим данным о количестве лейкоцитов в 1 мм<sup>3</sup> крови:

|                 |                  |                  |                 |                  |        |        |
|-----------------|------------------|------------------|-----------------|------------------|--------|--------|
| Здоровые коровы | 5 240<br>7 000   | 4 320<br>7 200   | 6 000<br>6 000  | 7 200<br>6 300   | 6 500  | 7 240  |
| Больные коровы  | 13 500<br>14 300 | 12 400<br>13 600 | 9 000<br>12 400 | 12 000<br>13 500 | 16 000 | 13 500 |

**Задание 2.** Сравнить коэффициенты вариации живого веса взрослых коров и веса телят при рождении. Характеристики взрослых коров:  $\bar{X}_1=400$  кг,  $\sigma_1=48$  кг; характеристики телят:  $\bar{X}_2=30$  кг,  $\sigma_2=3$  кг.

В каком возрасте разнообразие живого веса больше?

**Задание 3.** Сравнить коэффициенты вариации удоев за лактацию и среднего содержания жира в молоке десяти коров группы по следующим данным:

|                 |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
|-----------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| Удой            | 3213 | 4580 | 2760 | 4430 | 4630 | 4750 | 4500 | 3900 | 3960 | 4000 |
| Жирность молока | 4,1  | 3,9  | 4,3  | 3,9  | 4,0  | 4,2  | 4,0  | 3,8  | 3,9  | 4,0  |

**Задание 4.** Какой вывод можно сделать на основе вычисления нормированного отклонения о ходе выздо-



ровления животного в результате его лечения по следующим показателям содержания общего белка в сыворотке крови и количества лейкоцитов в 1 мм<sup>3</sup> крови:

| Показатели крови        | Норма для здорового животного |          | Показатели в период лечения на |           |           |
|-------------------------|-------------------------------|----------|--------------------------------|-----------|-----------|
|                         | $\bar{X}$                     | $\sigma$ | 10-й день                      | 20-й день | 30-й день |
| Число лейкоцитов (тыс.) | 6,0                           | 0,5      | 8,6                            | 7,6       | 7,0       |
| Общий белок (г%)        | 6,5                           | 1,0      | 4,6                            | 5,7       | 6,5       |

**Задание 5.** От быка-производителя получены две дочери. Сравнив их со сверстницами по приведенным ниже данным и используя нормированные отклонения, дайте заключение о качестве этих животных.

| Показатели                   | Сверстницы |          | Дочери быка |        |
|------------------------------|------------|----------|-------------|--------|
|                              | $\bar{X}$  | $\sigma$ | первая      | вторая |
| Удой за лактацию (кг)        | 3500       | 400      | 3900        | 4100   |
| Содержание жира в молоке (%) | 3,80       | 0,35     | 3,92        | 3,72   |
| Живой вес (кг)               | 450        | 50       | 455         | 500    |
| Оценка экстерьера (балл)     | 80         | 2,2      | 78          | 82     |

**Задание 6.** В хозяйстве сравнивают по суточным удоям две первотелки. Первая из них на втором месяце лактации продуцирует в сутки 10 кг молока, вторая на шестом месяце лактации — 5 кг. Суточный удой первотелок данного хозяйства выражается следующими показателями: за первый месяц лактации  $\bar{X}_1=8$  кг,  $\sigma_1=2$  кг, а за шестой месяц  $\bar{X}_2=4$  кг,  $\sigma_2=1$  кг.

Установить путем сравнения нормированного отклонения, какая из оцениваемых коров выше по обильности молочности.

**Задание 7.** Установить путем сравнения нормированных отклонений, какой из двух 12-месячных бычков общего происхождения лучше. Один из них, выращенный при менее благоприятных условиях, весит 200 кг;



второй, находившийся в нормальных условиях, — 230 кг. Средние показатели живого веса бычков годовалого возраста составляют: в первом хозяйстве —  $\bar{X}_1 = 210$  кг,  $\sigma_1 = 20$  кг, а во втором —  $\bar{X}_2 = 250$  кг,  $\sigma_2 = 20$  кг.

**Задание 8.** Используя нормированные отклонения, сопоставить приведенных ниже помесных швице-зебу-видных коров — рекордисток Таджикской ССР, записанных в ГПК, по удою за лактацию и жирномолочности со средними показателями коров этой популяции, удои которых за пятую лактацию равен 3800 кг,  $\sigma = 845$  кг, содержание жира в молоке 4,11%,  $\sigma = 0,18\%$ .

| Кличка и номер коровы | Удой за пятую лактацию (кг) | Жирномолочность (%) |
|-----------------------|-----------------------------|---------------------|
| Утка 750              | 4333                        | 4,3                 |
| Буренка 7306          | 5631                        | 4,04                |
| Быструня 1001         | 4110                        | 3,95                |
| Утка 391              | 5698                        | 3,98                |
| Ласточка 61           | 5250                        | 4,0                 |
| Пальма 64             | 8513                        | 4,53                |
| Ласточка 66           | 4468                        | 3,94                |
| Кудесница 551         | 4346                        | 4,10                |
| Галка 061             | 4216                        | 4,5                 |

#### Тема 4. ИЗМЕРЕНИЕ СВЯЗИ МЕЖДУ ПРИЗНАКАМИ

При одновременном изучении совокупности животных по нескольким признакам между ними нередко обнаруживается связь.

При изучении в стаде высотных коров обычно выявляется, что существует связь между высотой животного и его живой массой. Однако эта связь имеет место лишь для всей совокупности, при одинаковой высоте в холке можно ожидать, что животные будут иметь примерно одинаковый вес, поскольку последний зависит не только от его роста, но и от его упитанности.

Взаимная связь между признаками называется корреляцией. Негативная корреляция, при которой увеличение одного признака ведет к уменьшению другого, существует и отрицательная корреляция, когда при возрастании одного признака другой уменьшается. Такая связь наблюдается, например, между удоями за лактацию и процентом жира в молоке.



Изучение корреляции между признаками имеет большое значение при решении генетико-селекционных вопросов: установление фенотипической и генотипической связи между признаками родственных животных позволяет вести косвенную селекцию по коррелирующим признакам и используется для прогноза селекции.

Основными показателями для измерения связи между признаками являются коэффициент корреляции ( $r$ ) и коэффициент регрессии ( $R$ ).

### **Вычисление коэффициента фенотипической корреляции в малых выборках**

Для вычисления коэффициента фенотипической корреляции в малых выборках применяют одну из следующих формул:

$$r = \frac{\Sigma x \cdot y - \frac{\Sigma x \cdot \Sigma y}{n}}{\sqrt{C_x C_y}} \quad (10)$$

или

$$r = \frac{C_x + C_y - C_d}{2\sqrt{C_x C_y}}, \quad (11)$$

где  $n$  — число животных, изучаемых по двум признакам;  $x$  и  $y$  — значение вариант первого и второго признака;  $C$  — сумма квадратов центральных отклонений, вычисляемая по формуле:

$$C_x = \Sigma x^2 - \frac{(\Sigma x)^2}{n}. \quad (12)$$

Величину  $C$  вычисляют отдельно:  $C_x$  — для ряда  $x$ ,  $C_y$  — для ряда  $y$  и  $C_d$  — для ряда разностей между ними ( $x-y$ ).

**Разбор решения задач.** Техника вычисления коэффициента фенотипической корреляции рассматривается ниже на примере связи между возрастом и плодовитостью свиноматок по материалам малой выборки ( $n=10$  животных). Возраст в данном случае выражен порядковым номером опороса, а плодовитость — числом поросят в помете (табл. 5).

В первые две графы составленной для этого таблицы 5 вписываем данные по каждому животному: его возраст ( $x$ ) и плодовитость ( $y$ ). Для заполнения последующих пяти граф выполняем соответствующие



Таблица 5

Вычисление корреляции между возрастом свиноматок и числом поросят в помете

| Возраст<br>$x$  | Число<br>поросят<br>$y$ | $xy$              | $x^2$              | $y^2$               | $d = x - y$      | $d^2$              |
|-----------------|-------------------------|-------------------|--------------------|---------------------|------------------|--------------------|
| 2               | 9                       | 18                | 4                  | 81                  | -7               | 49                 |
| 1               | 7                       | 7                 | 1                  | 49                  | -6               | 36                 |
| 5               | 11                      | 55                | 25                 | 121                 | -6               | 36                 |
| 7               | 10                      | 70                | 49                 | 100                 | -3               | 9                  |
| 3               | 11                      | 33                | 9                  | 121                 | -8               | 64                 |
| 2               | 8                       | 16                | 4                  | 64                  | -6               | 36                 |
| 6               | 11                      | 66                | 36                 | 121                 | -5               | 25                 |
| 1               | 6                       | 6                 | 1                  | 36                  | -5               | 25                 |
| 4               | 12                      | 48                | 16                 | 144                 | -8               | 64                 |
| 3               | 14                      | 42                | 9                  | 196                 | -11              | 121                |
| $\Sigma x = 34$ | $\Sigma y = 99$         | $\Sigma xy = 361$ | $\Sigma x^2 = 154$ | $\Sigma y^2 = 1033$ | $\Sigma d = -65$ | $\Sigma d^2 = 465$ |

вычисления и, суммируя показатели каждой графы, подводим итоги. Они позволяют вычислить по формуле 12 величины  $C_x$ ,  $C_y$  и  $C_d$ :

$$C_x = \Sigma x^2 - \frac{(\Sigma x)^2}{n} = 154 - \frac{34^2}{10} = 154 - \frac{1156}{10} = 154 - 115,6 = 38,4;$$

$$C_y = \Sigma y^2 - \frac{(\Sigma y)^2}{n} = 1033 - \frac{99^2}{10} = 1033 - \frac{9801}{10} = 1033 - 980,1 = 52,9;$$

$$C_d = \Sigma d^2 - \frac{(\Sigma d)^2}{n} = 465 - \frac{(-65)^2}{10} = 465 - \frac{4225}{10} = 465 - 422,5 = 42,5.$$

Подставив затем значения  $C$  в формулу 11, получаем:

$$r = \frac{C_x + C_y - C_d}{2\sqrt{C_x C_y}} = \frac{38,4 + 52,9 - 42,5}{2\sqrt{38,4 \cdot 52,9}} = \frac{48,8}{90,14} = +0,54.$$

Тот же результат можно получить, используя формулу 10:



$$r = \frac{\Sigma x \cdot y - \frac{\Sigma x \cdot \Sigma y}{n}}{\sqrt{C_x C_y}} = \frac{361 - \frac{49,99}{10}}{38,4 \cdot 52,9} = +0,541.$$

По величине коэффициента корреляции можно судить о степени и характере связи между изучаемыми признаками. Максимально возможное значение  $r = +1$  (полная положительная связь), минимальное —  $r = -1$  (полная отрицательная связь); при отсутствии связи  $r = 0$ . Полная положительная и полная отрицательная связи между признаками встречаются редко. Чаще связи бывают неполными (положительными или отрицательными).

### З а д а н и я

**Задание 1.** Вычислить коэффициент корреляции между живым весом ( $x$ ) и настригом шерсти ( $y$ ) у десяти овец по следующим данным:

|     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| $y$ | 70  | 71  | 72  | 74  | 75  | 70  | 80  | 85  | 75  | 80  |
| $x$ | 4,0 | 4,5 | 5,0 | 5,5 | 6,0 | 6,0 | 8,5 | 8,0 | 7,0 | 7,5 |

**Задание 2.** Вычислить коэффициент корреляции между числом эритроцитов ( $x$ ) и содержанием гемоглобина ( $y$ ) в крови овец по приведенным ниже данным:

|            |      |      |     |      |     |      |      |      |      |      |
|------------|------|------|-----|------|-----|------|------|------|------|------|
| $x$ (млн.) | 5,8  | 8,3  | 6,0 | 9,8  | 6,2 | 7,4  | 7,2  | 8,6  | 7,7  | 8,0  |
| $y$ (%)    | 10,0 | 11,6 | 9,5 | 13,0 | 9,6 | 11,0 | 10,1 | 12,2 | 10,5 | 13,3 |

**Задание 3.** По данным следующей выборки определить, существует ли корреляция между плодовитостью самок серебристо-черных лисиц ( $x$ ) и плодовитостью их дочерей ( $y$ ).

|     |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
|-----|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| $x$ | 6 | 7 | 5 | 5 | 6 | 5 | 6 | 6 | 3 | 4 | 6 | 4 | 7 | 6 | 5 |
| $y$ | 7 | 5 | 6 | 3 | 6 | 2 | 7 | 8 | 5 | 2 | 5 | 6 | 4 | 7 | 5 |



## Вычисление коэффициента фенотипической корреляции в больших выборках

При вычислении коэффициента корреляции в больших выборках используют обычно следующую формулу:

$$r = \frac{\sum f a_x a_y - n \beta_x \beta_y}{n S_x S_y}; \quad (13)$$

где  $a_x$  — отклонения классов от условного среднего класса по первому признаку;  $a_y$  — то же, по второму признаку;  $f$  — частоты в корреляционной решетке;  $n$  — число животных;  $\beta$  и  $S$  — вычисляются для рядов первого и второго признака по формулам:

$$\beta = \frac{\sum f a}{n}; \quad (14)$$

$$S = \sqrt{\frac{\sum f a^2}{n} - \beta^2}. \quad (15)$$

**Разбор решения задач.** Рассмотрим способ вычисления коэффициента корреляции в больших выборках на примере связи между суточными удоями и живым весом коров. В хозяйстве изучено 100 коров ( $n=100$ ). Данные по суточным удоям и живому весу приведены в таблице 6.

Обработку материала следует начинать с определения числа классов и их границ так же, как это ранее делалось при вычислении  $\bar{X}$  и  $\sigma$ . Величина классного промежутка по первому признаку будет —

$$k = \frac{31,2 - 12,3}{10} = 1,89 \approx 2;$$

величина классного промежутка по второму признаку —

$$k = \frac{560 - 380}{n} = 18 \approx 20.$$

Строится корреляционная решетка (табл. 7). В головке ее обозначают классы одного из признаков (удоев), а слева в боковике — классы второго признака (живого веса), располагая их в порядке возрастания снизу вверх или сверху вниз. Затем разносят животных по клеткам корреляционной решетки с учетом обоих признаков. Например, первую корову



Суточные удои ( $x$ ) и живой вес ( $y$ ) коров

| $x$  | $y$ | $x$  | $y$ | $x$  | $y$ | $x$  | $y$ | $x$  | $y$ | $x$  | $y$ |
|------|-----|------|-----|------|-----|------|-----|------|-----|------|-----|
| 28,8 | 512 | 12,3 | 380 | 31,2 | 560 | 15,2 | 396 | 29,0 | 521 | 22,8 | 465 |
| 20,2 | 472 | 21,4 | 465 | 23,9 | 459 | 23,4 | 469 | 20,7 | 456 | 21,1 | 456 |
| 21,4 | 489 | 18,9 | 485 | 27,0 | 548 | 24,8 | 521 | 17,5 | 438 | 23,1 | 501 |
| 20,6 | 482 | 21,8 | 458 | 20,9 | 457 | 23,4 | 451 | 22,3 | 462 | 20,2 | 459 |
| 23,7 | 468 | 20,9 | 413 | 25,9 | 517 | 16,0 | 445 | 27,0 | 507 | 15,2 | 381 |
| 21,0 | 479 | 21,9 | 428 | 27,8 | 531 | 23,0 | 458 | 20,9 | 450 | 20,5 | 466 |
| 25,5 | 515 | 17,8 | 447 | 14,5 | 426 | 24,3 | 524 | 21,6 | 474 | 23,4 | 461 |
| 21,7 | 451 | 20,0 | 412 | 27,6 | 495 | 19,6 | 487 | 25,1 | 420 | 14,2 | 543 |
| 20,9 | 475 | 21,1 | 560 | 23,8 | 453 | 15,5 | 416 | 22,1 | 456 | 20,5 | 462 |
| 14,8 | 402 | 27,5 | 542 | 25,7 | 527 | 21,6 | 418 | 20,4 | 478 | 20,9 | 453 |
| 20,7 | 473 | 21,8 | 468 | 26,4 | 500 | 14,2 | 393 | 16,4 | 437 | 24,6 | 512 |
| 21,0 | 467 | 14,8 | 502 | 15,6 | 531 | 20,1 | 455 | 22,3 | 454 | 19,4 | 472 |
| 22,5 | 458 | 21,1 | 487 | 20,1 | 410 | 21,4 | 462 | 23,2 | 464 | 21,2 | 473 |
| 26,2 | 534 | 18,1 | 476 | 24,9 | 379 | 15,7 | 407 | 21,7 | 485 | 21,4 | 428 |
| 16,3 | 433 | 25,2 | 525 | 21,8 | 469 | 21,2 | 455 | 22,5 | 459 | 21,8 | 480 |
| 24,4 | 528 | 21,4 | 481 | 26,3 | 545 | 20,4 | 482 | 20,8 | 483 | 20,2 | 419 |
| 20,3 | 452 | 20,7 | 464 | 22,6 | 450 | 22,8 | 455 |      |     |      |     |

с удоем 28,8 кг и весом 512 кг (табл. 6) заносят по удою в класс 28—29,9, а по живому весу в класс 510—529, т. е. в клетку, находящуюся на пересечении указанных классов. Результат разности 100 коров показан в таблице 7.

Закончив разность, нужно начертить корреляционную решетку заново, вписав в ее клетки соответствующие частоты и добавив для последующих расчетов четыре графы справа и четыре строки снизу (табл. 8). Затем выбирают условный средний класс по первому и второму признакам (тот класс, в который входит наибольшее число вариантов). В нашем примере условные средние классы: 20—21,9 по удою и 450—469 по живому весу. Границы этих классов следует выделить полужирными линиями, в результате чего корреляционная решетка распадается на четыре квадрата, обозначенных в таблице 8 римскими цифрами — I, II, III и IV.

Затем выполняют обычные вычисления по каждому вариационному ряду порознь, как это описано на странице 22. Данные по вариационному ряду удою указывают в четырех строчках, расположенных внизу таблицы: в строке  $f_x$  — частоты классов по удою (суммируют число особей во всех ячейках каждой графы);



Таблица 7

Распределение животных по двум признакам в корреляционной решетке

|         | 12-<br>-13,9 | 14-<br>-15,9 | 16-<br>-17,9 | 18-<br>-19,9 | 20-<br>-21,9 | 22-<br>-23,9 | 24-<br>-25,9 | 26-<br>-27,9 | 28-<br>-29,9 | 30-<br>-31,9 |
|---------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| 550-569 |              |              |              |              |              |              |              |              |              | o            |
| 530-549 |              | oo           |              |              |              |              |              | oo           |              |              |
| 510-529 |              |              |              |              |              |              | oo           |              | oo           |              |
| 490-509 |              | o            |              |              |              | o            |              | oo           |              |              |
| 470-489 |              |              |              | oo           | oo           |              |              |              |              |              |
| 450-469 |              |              |              |              | oo           | oo           |              |              |              |              |
| 430-449 |              |              | oo           |              |              |              |              |              |              |              |
| 410-429 |              | oo           |              |              | oo           |              | o            |              |              |              |
| 390-409 |              | oo           |              |              |              |              |              |              |              |              |
| 370-389 | o            | o            |              |              |              |              | o            |              |              |              |

в строке  $a_x$  — отклонения от условного среднего класса (выраженное в числе классных промежутков). Класс 20—21,9 принят за условный средний класс. Его отклонение равно 0. Слева от него расположены классы с отрицательными отклонениями (—1; —2; —3 и —4), справа — с положительными (+1; +2; +3; +4 и +5). Умножив  $f_x$  по каждому классу на  $a_x$ , получают  $f_x a_x$  и произведения вносят в третью строку. Умножив далее  $f_x a_x$  на  $a_x$ , получают  $f_x a_x^2$  (четвертая строка).

Таким же способом обрабатывают материал по классам живого веса и результаты вписывают в графы, расположенные справа от решетки.

Просуммировав (с учетом знака) значения  $f a$  для каждого ряда, получим:

$$\Sigma f_x a_x = +74 - 48 = +26 \quad \text{и}$$

$$\Sigma f_y a_y = +92 - 49 = +43.$$



Расчет коэффициента корреляции между суточными удоями и живым весом коров

| $y \backslash x$ | 12-13,9 | 14-15,9 | 16-17,9 | 18-19,9 | 20-21,9 | 22-23,9 | 24-25,9 | 26-27,9 | 28-29,9 | 30-31,9 | $f_y$ | $a_y$ | $f_y a_y$ | $f_y a_y^2$ |
|------------------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|-------|-------|-----------|-------------|
| 550—569          |         |         |         |         |         |         |         |         |         | 1       | 1     | +5    | +5        | +25         |
| 530—549          |         | 2       | I       |         |         |         |         | 5       |         |         | 7     | +4    | +28       | 112         |
| 510—529          |         |         |         |         |         |         | 8       |         | 2       |         | 10    | +3    | +30       | 90          |
| 490—509          |         | 1       |         |         |         | 1       |         | 3       | II      |         | 5     | +2    | +10       | 20          |
| 470—489          |         |         |         | 4       | 15      |         |         |         |         |         | 19    | +1    | +19       | 19          |
| 450—469          |         |         |         |         | 20      | 16      |         |         |         |         | 36    | 0     | 0         | 0           |
| 430—449          |         |         | 5       |         |         |         |         |         |         |         | 5     | -1    | -5        | 5           |
| 410—429          |         | 2       | IV      |         | 7       |         | 1       |         | III     |         | 10    | -2    | -20       | 40          |
| 390—409          |         | 4       |         |         |         |         |         |         |         |         | 4     | -3    | -12       | 36          |
| 370—389          | 1       | 1       |         |         |         |         | 1       |         |         |         | 3     | -4    | -12       | 48          |
| $f_x$            | 1       | 10      | 5       | 4       | 42      | 17      | 10      | 8       | 2       | 1       | 100   |       |           |             |
| $a_x$            | -4      | -3      | -2      | -1      | 0       | +1      | +2      | +3      | +4      | +5      |       |       |           |             |
| $f_x a_x$        | -4      | -30     | -10     | -4      | 0       | +17     | +20     | +24     | +8      | +5      |       |       |           |             |
| $f_x a_x^2$      | 16      | 90      | 20      | 4       | 0       | 17      | 40      | 72      | 32      | 25      |       |       |           |             |

Сделав то же самое со значениями  $f a^2$ , получим:

$$\Sigma f_x a_x^2 = 316 \quad \text{и} \quad \Sigma f_y a_y^2 = 395.$$

По этим данным можно вычислить для каждого ряда значения  $\beta$  (по формуле 14) и  $S$  (по формуле 15):

$$\beta_x = \frac{\Sigma f_x a_x}{n} = \frac{26}{100} = 0,26;$$

$$\beta_y = \frac{\Sigma f_y a_y}{n} = \frac{43}{100} = 0,43;$$



$$S_x = \sqrt{\frac{\sum f_x a_x^2}{n} - \beta_x^2} = \sqrt{\frac{316}{100} - 0,26^2} = \sqrt{3,01} = 1,73.$$

$$S_y = \sqrt{\frac{\sum f_y a_y^2}{n} - \beta_y^2} = \sqrt{\frac{395}{100} - 0,43^2} = \sqrt{3,77} = 1,94.$$

Чтобы вычислить коэффициент корреляции (по формуле 13), кроме  $\beta$  и  $S$ , необходимо знать  $\sum f a_x a_y$ , где  $f$  — число животных в одной клетке решетки,  $a_x$  — отклонение от условного среднего класса по молочности,  $a_y$  — отклонение от условного среднего класса по живому весу. Вычисляют отдельно по каждому из четырех квадратов. Для примера ниже приведены результаты вычислений по II квадрату.

|                                      |                                       |                           |                           |                           |                           |
|--------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| Условный средний класс по молочности |                                       |                           |                           |                           | $1 \cdot (+5) \cdot (+5)$ |
|                                      |                                       |                           | $5 \cdot (+3) \cdot (+4)$ |                           |                           |
|                                      |                                       | $8 \cdot (+2) \cdot (+3)$ |                           | $2 \cdot (+4) \cdot (+3)$ |                           |
|                                      | $1 \cdot (+1) \cdot (+2)$             |                           | $3 \cdot (+3) \cdot (+2)$ |                           |                           |
|                                      | Условный средний класс по живому весу |                           |                           |                           |                           |

В клетках этого квадрата представлено по три множителя: первый — число животных в клетке ( $f$ ), второй — отклонение клетки от условной средней по молочности ( $a_x$ ), третий — отклонение от условной средней по живому весу ( $a_y$ ). Клетки, в которых  $f=0$ , не заполняют.

Для вычисления  $\sum f a_x a_y$  три числа каждой клетки умножают и все произведения суммируют:

#### II квадрат

$$\begin{aligned} 1 \cdot (+1) \cdot (+2) &= 2 \\ 8 \cdot (+2) \cdot (+3) &= 48 \\ 5 \cdot (+3) \cdot (+4) &= 60 \\ 3 \cdot (+3) \cdot (+2) &= 18 \\ 2 \cdot (+4) \cdot (+3) &= 24 \\ 1 \cdot (+5) \cdot (+5) &= 25 \end{aligned}$$

$$\text{Сумма} = +177$$



Рассчитав таким же путем произведения по I, III и IV квадратам, получим:

| I квадрат             | III квадрат          | IV квадрат            |
|-----------------------|----------------------|-----------------------|
| 2 · (-3) · (+4) = -24 | 1 · (+2) · (-2) = -4 | 5 · (-2) · (-1) = +10 |
| 1 · (-3) · (+2) = -6  | 1 · (+2) · (-4) = -8 | 2 · (-3) · (-2) = +12 |
| 4 · (-1) · (+1) = -4  |                      | 4 · (-3) · (-3) = +36 |
|                       | Сумма = -12          | 1 · (-3) · (-4) = +12 |
| Сумма = -34           |                      | 1 · (-4) · (-4) = +16 |
|                       |                      | Сумма = +86           |

Сумма  $\sum f a_x a_y$  по всем четырем квадратам равна:

$$+177 + 86 - 34 - 12 = +263 - 46 = +217.$$

Подставив значения  $\sum f a_x a_y$ ,  $\beta_x$ ,  $\beta_y$ ,  $S_x$ ,  $S_y$  в формулу 13, получим:

$$r = \frac{\sum f a_x a_y - n \beta_x \beta_y}{n S_x S_y} = \frac{217 - 100 \cdot 0,26 \cdot 0,43}{100 \cdot 1,7 \cdot 1,9} = \frac{217 - 11,2}{323} = +0,64.$$

Вычисленное значение  $r$  свидетельствует о том, что между суточными удоями изучаемых коров и их живым весом существует положительная корреляция, измеряемая  $r = +0,64$ .

### З а д а н и я

Задание 1. Вычислить коэффициент корреляции между живым весом и яйценоскостью кур русской белой породы по данным таблицы 9.

Т а б л и ц а 9

Живой вес ( $x$ ) и яйценоскость ( $y$ ) 50 кур русской белой породы

| $x$ | $y$ | $x$ | $y$ | $x$ | $y$ | $x$ | $y$ | $x$ | $y$ |
|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| 2,1 | 225 | 1,9 | 191 | 2,1 | 170 | 2,2 | 215 | 2,3 | 207 |
| 2,0 | 193 | 2,0 | 201 | 2,3 | 222 | 2,2 | 180 | 2,3 | 205 |
| 2,4 | 271 | 2,0 | 200 | 2,0 | 208 | 1,9 | 193 | 2,0 | 213 |
| 2,2 | 208 | 2,1 | 210 | 1,9 | 189 | 2,3 | 241 | 1,9 | 190 |
| 2,2 | 201 | 2,1 | 220 | 1,8 | 179 | 2,0 | 207 | 2,0 | 200 |
| 1,7 | 212 | 2,3 | 246 | 1,7 | 163 | 2,4 | 241 | 2,2 | 203 |
| 2,0 | 189 | 2,2 | 219 | 2,0 | 201 | 2,1 | 199 | 2,1 | 221 |
| 1,8 | 200 | 1,8 | 175 | 1,8 | 181 | 2,5 | 220 | 2,2 | 230 |
| 2,5 | 256 | 2,2 | 217 | 1,9 | 194 | 2,0 | 198 | 2,3 | 234 |
| 1,9 | 183 | 2,1 | 213 | 1,7 | 165 | 2,1 | 200 | 2,2 | 212 |



**Задание 2.** Вычислить коэффициент корреляции между удоями за лактацию бестужевских коров и их дочерей по данным таблицы 10 (удои определяли в одном и том же возрасте).

Т а б л и ц а 10

Удой за лактацию у матерей ( $x_1$ ) и их дочерей ( $x_2$ )

| $x_1$ | $x_2$ | $x_1$ | $x_2$ | $x_1$ | $x_2$ | $x_1$ | $x_2$ | $x_1$ | $x_2$ |
|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 3899  | 3725  | 3203  | 4918  | 5352  | 6037  | 3692  | 5206  | 4913  | 4166  |
| 3035  | 5422  | 4227  | 5211  | 3158  | 4064  | 5255  | 4851  | 3484  | 3249  |
| 3692  | 4701  | 4288  | 4346  | 3149  | 5363  | 5000  | 6011  | 3152  | 3720  |
| 3295  | 4622  | 3281  | 3486  | 2793  | 4183  | 3020  | 4984  | 3720  | 3271  |
|       |       | 3158  | 3483  | 3050  | 5288  | 3295  | 4110  | 3000  | 4355  |
| 2822  | 5123  | 4064  | 3764  | 5503  | 4500  | 3472  | 4111  | 3472  | 3280  |
| 5678  | 5143  | 2991  | 3158  | 5286  | 5046  | 3758  | 3670  | 3285  | 3577  |
| 3472  | 3475  | 2991  | 4394  | 4578  | 5109  | 2641  | 3760  | 3577  | 4546  |
| 3484  | 3401  | 3989  | 5678  | 5486  | 4050  | 3213  | 2641  | 4796  | 4306  |
| 4228  | 3864  | 3152  | 4227  | 4346  | 3447  | 2641  | 3940  | 2743  | 3423  |
| 5685  | 5315  | 4711  | 5000  | 3208  | 5486  | 3481  | 3419  | 2800  | 2887  |
| 3216  | 3919  | 4164  | 5286  | 2980  | 3483  | 3213  | 3726  |       |       |
| 4469  | 3208  | 3372  | 4475  | 3483  | 3463  | 6178  | 3228  |       |       |

**Задание 3.** При изучении функциональной активности щитовидной железы и ее связи с шерстной продуктивностью у овец получены следующие показатели (табл. 11). Определить, существует ли связь между длиной шерсти и активностью щитовидной железы?

Т а б л и ц а 11

Длина шерсти ( $x$ ) и содержание в организме овец связанного белкового йода ( $y$ )

| $x$<br>(см) | $y$<br>(мг %) | $x$<br>(см) | $y$<br>(мг %) | $x$<br>(см) | $y$<br>(мг %) | $x$<br>(см) | $y$<br>(мг %) | $x$<br>(см) | $y$<br>(мг %) |
|-------------|---------------|-------------|---------------|-------------|---------------|-------------|---------------|-------------|---------------|
| 15,5        | 2,1           | 9,0         | 6,0           | 9,5         | 5,5           | 11,0        | 4,7           | 10,0        | 5,5           |
| 15,0        | 3,6           | 10,2        | 4,5           | 10,5        | 5,1           | 12,0        | 4,6           | 9,0         | 5,8           |
| 15,2        | 4,0           | 11,5        | 4,3           | 12,0        | 4,4           | 11,5        | 5,5           | 9,2         | 6,0           |
| 14,0        | 4,2           | 9,5         | 4,7           | 11,5        | 4,7           | 11,2        | 4,7           | 9,0         | 5,6           |
| 13,0        | 5,5           | 10,0        | 4,8           | 13,0        | 4,3           | 9,5         | 5,6           | 12,0        | 5,0           |
| 13,0        | 5,1           | 10,5        | 4,5           | 12,5        | 4,7           | 9,0         | 6,3           | 12,0        | 5,4           |
| 13,0        | 5,6           | 9,5         | 5,8           | 10,0        | 5,2           | 12,5        | 4,5           | 13,0        | 3,6           |
| 9,0         | 7,1           | 10,0        | 5,1           | 9,0         | 6,5           | 9,0         | 5,6           | 12,5        | 4,5           |
| 12,5        | 3,9           | 10,5        | 5,0           | 11,2        | 5,0           | 13,0        | 4,1           | 15,0        | 2,0           |



**Задание 4.** По данным таблицы 12 определите, какая связь существует между незаменимыми аминокислотами — лизином и аргинином, входящими в состав белка молока коров.

Т а б л и ц а 12

Содержание лизина (x) и аргинина (y) в молоке коров (мг%)

| x    | y    | x    | y    | x    | y    | x    | y    | x    | y    |
|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| 2,45 | 1,02 | 2,39 | 0,80 | 2,55 | 1,02 | 2,60 | 0,92 | 2,50 | 0,92 |
| 2,80 | 1,25 | 2,60 | 0,98 | 2,40 | 0,88 | 2,56 | 0,98 | 2,70 | 1,13 |
| 2,85 | 1,10 | 2,96 | 1,16 | 2,90 | 1,16 | 2,28 | 0,90 | 2,90 | 1,17 |
| 2,50 | 0,85 | 2,45 | 1,0  | 2,72 | 1,16 | 2,72 | 1,15 | 4,90 | 0,62 |
| 2,60 | 0,90 | 1,90 | 0,65 | 2,59 | 0,91 | 2,40 | 0,80 | 2,49 | 0,91 |
| 2,39 | 1,81 | 2,90 | 1,18 | 2,50 | 0,80 | 2,38 | 0,79 | 2,85 | 1,0  |

### Вычисление коэффициента прямолинейной регрессии

Коэффициент прямолинейной регрессии —  $R$  указывает, насколько в среднем изменяется один из признаков при изменении другого на единицу. В больших выборках этот показатель вычисляется по формулам:

$$R_{x/y} = r \frac{\sigma_x}{\sigma_y} \text{ и } R_{y/x} = r \frac{\sigma_y}{\sigma_x}, \quad (16)$$

в малых — по формулам:

$$R_{xy} = \frac{\Sigma xy - \frac{\Sigma x \cdot \Sigma y}{n}}{\Sigma y^2 - \frac{(\Sigma y)^2}{n}} \text{ и}$$

$$R_{y/x} = \frac{\Sigma xy - \frac{\Sigma x \cdot \Sigma y}{n}}{\Sigma x^2 - \frac{(\Sigma x)^2}{n}}. \quad (17)$$

При изучении связи между содержанием жира и белка в молоке джерсейских коров Е. К. Меркурьевой были рассчитаны следующие показатели:  $\sigma_x = 0,513$ ;  $\sigma_y = 0,274$ ;  $r = 0,414$ . Определяя  $R$  по формуле 16, получим:



$$R_{x/y} = 0,414 \frac{0,513}{0,274} = +0,76\%,$$

$$R_{y/x} = 0,414 \frac{0,274}{0,513} = +0,22\%.$$

Это означает, что с увеличением содержания белка в молоке на 1% жирномолочность повышается в среднем на 0,76%, а с увеличением жирности молока на 1% содержание белка возрастает в среднем на 0,22%.

### Вычисление коэффициента генетической корреляции

Генетическая корреляция указывает на изменчивость вторичных признаков при селекции первичных признаков.

На основе метода путевого анализа С. Райта Л. Н. Хейзелем предложены следующие формулы коэффициента генетической корреляции —  $r_G$ :

$$r_G = \sqrt{\frac{R_{xy^1} \cdot R_{yx^1}}{R_{xx^1} \cdot R_{yy^1}}} \quad \text{или} \quad r_G = \sqrt{\frac{r_{xy^1} \cdot r_{yx^1}}{r_{xx^1} \cdot r_{yy^1}}}, \quad (18)$$

где  $xx^1$  — два признака матерей;  $yy^1$  — два признака дочерей;  $r_{xy^1}$  и  $r_{yx^1}$  — коэффициенты фенотипических корреляций между одним признаком дочерей и другим признаком матерей;  $r_{xx^1}$  и  $r_{yy^1}$  — коэффициенты фенотипической корреляции между одним и тем же признаком матерей и дочерей.

В случаях, когда в формуле 18, б один из показателей фенотипической корреляции отрицательный, рекомендуется пользоваться такой формулой:

$$r_G = \frac{(r_{xy^1} + r_{yx^1}) : 2}{\sqrt{r_{xx^1} \cdot r_{yy^1}}}. \quad (19)$$

С помощью коэффициента генетической корреляции оценивают аддитивное наследование и эпистаз. Коэффициенты корреляции используют при вычислении селекционных индексов, которые применяются при создании эффективного сочетания желательных признаков.

Рассмотрим вычисление  $r_G$  на основании данных фенотипических корреляций. Коэффициенты фенотипических корреляций у кур равны: между весом тела в 32-недельном возрасте матерей и годовой яйценоскостью дочерей +0,164 ( $r_{xy^1}$ ); весом тела в 32-недель-



ном возрасте дочерей и годовой яйценоскостью матерей  $+0,092$  ( $r_{yx^1}$ ); весом тела в 32-недельном возрасте и годовой яйценоскостью матерей  $-0,35$  ( $r_{xx^1}$ ); весом тела в 32-недельном возрасте и годовой яйценоскостью дочерей  $-0,40$  ( $r_{yy^1}$ ).

Подставив в формулу 18, б эти данные, получим:

$$r_G = \sqrt{\frac{0,164 \cdot 0,092}{0,35 \cdot 0,40}} = \sqrt{\frac{0,015246}{0,140}} = \sqrt{0,1089} = +0,33.$$

Таким образом, коэффициент генетической корреляции между весом тела матерей в 32-недельном возрасте и годовой яйценоскостью дочерей равен  $+0,33$ .

### З а д а н и я

**Задание 1.** Вычислить коэффициент регрессии ( $R_{x/y}; R_{y/x}$ ) яйценоскости русских белых кур по их живому весу, определив предварительно  $\sigma_x$ ,  $\sigma_y$  и  $r$  по данным таблицы 9 (стр. 39).

**Задание 2.** Вычислить коэффициент регрессии удоев дочерей за лактацию по продуктивности их матерей, определив предварительно по данным таблицы 10 (стр. 40)  $\sigma_x$ ,  $\sigma_y$  и  $r$ .

**Задание 3.** Вычислить коэффициент регрессии жирномолочности дочерей ( $x$ ) по жирномолочности их матерей ( $y$ ), используя следующие данные:

| Содержание жира (%) |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
|---------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| Матери              | 4,1 | 3,9 | 4,2 | 4,4 | 3,8 | 3,9 | 3,9 | 4,3 | 3,6 | 4,1 |
| Дочери              | 4,1 | 4,4 | 4,0 | 4,1 | 4,1 | 4,6 | 4,0 | 4,3 | 4,2 | 3,9 |

**Задание 4.** Используя данные таблицы 13, вычислить коэффициент регрессии содержания лейкоцитов в 1 см<sup>3</sup> крови по количеству лимфоцитов в лейкоцитарной формуле у больных лейкозом коров.

**Задание 5.** По данным таблицы 11 (стр. 40) определить коэффициент регрессии настрига шерсти по функциональной активности щитовидной железы.

**Задание 6.** По данным таблицы 12 (стр. 41) определить, насколько увеличится содержание аргинина в молоке при увеличении лизина на единицу, и наоборот.



Содержание лейкоцитов ( $x$ ) и количество лимфоцитов ( $y$ )  
у коров

| $x$  | $y$  | $x$  | $y$  | $x$  | $y$  | $x$  | $y$  |
|------|------|------|------|------|------|------|------|
| 11,2 | 71,0 | 12,0 | 81,0 | 10,6 | 82,0 | 12,6 | 68,0 |
| 27,2 | 93,5 | 18,4 | 76,0 | 11,2 | 76,0 | 23,2 | 67,0 |
| 8,8  | 72,0 | 9,6  | 78,5 | 13,6 | 74,0 | 22,8 | 88,0 |
| 8,2  | 67,5 | 9,5  | 61,0 | 24,6 | 88,0 | 18,4 | 93,0 |
| 8,0  | 78,0 | 21,0 | 81,0 | 20,2 | 92,0 | 15,3 | 90,0 |
| 10,0 | 78,0 | 14,2 | 67,0 | 11,0 | 90,0 | 28,4 | 66,0 |
| 16,6 | 75,0 | 18,8 | 73,0 | 13,0 | 82,0 | 17,4 | 85,0 |

**Задание 7.** Определить коэффициент генетической корреляции между относительным весом белка и яйценоскостью кур русской белой породы, если показатели фенотипических корреляций равны:

$$r_{xx^1} = +0,42, r_{yy^1} = 0,65,$$

$$r_{xy^1} = -0,23 \text{ и } r_{yx^1} = -0,26,$$

$xx^1$  — относительный вес белка у матерей и дочерей;

$yy^1$  — яйценоскость матерей и дочерей.

#### **Тема 5. ОШИБКИ РЕПРЕЗЕНТАТИВНОСТИ. ОЦЕНКА ДОСТОВЕРНОСТИ ВЫБОРОЧНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ**

Выше были рассмотрены статистические показатели выборочных совокупностей. Можно ли, пользуясь ими, дать характеристику генеральной совокупности? Например, можно ли по выборкам, состоящим из 100 или 1000 голов симментальского скота, судить о продуктивности всего поголовья этой породы.

Биометрия доказывает, что выборка, составленная по принципу случайности, обладает свойством репрезентативности, т. е. она характеризует генеральную совокупность с определенной степенью точности и достоверности. Достоверность выборочных показателей  $\bar{X}, \sigma, C, r, R$  и др. устанавливают при помощи ошибки репрезентативности, или средней ошибки ( $m$ ), вытекающей из самой сущности выборочного обследования, при котором целое (генеральная совокупность) характеризуется на основании изучения части (выборки).



Если генеральная совокупность велика, ее приравнивают к бесконечности ( $\infty$ ). В этом случае ошибку выборочной средней арифметической ( $\bar{X}$ ) вычисляют по формуле:

$$m_{\bar{X}} = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{n}}, \quad (20)$$

где  $m_{\bar{X}}$  — ошибка средней арифметической ( $\bar{X}$ );  $\sigma$  — среднее квадратическое отклонение;  $n$  — численность выборки.

Согласно этой формуле, ошибка средней арифметической зависит от величины  $\sigma$  и  $n$ , причем чем меньше разнообразие признака, тем меньше ошибка. При полной однородности совокупности по изучаемому признаку ( $\sigma=0$ ) средняя ошибка равна нулю, т. е.  $\bar{X}$  выборки становится равной  $\bar{X}$  генеральной совокупности. Величина средней ошибки находится в обратной зависимости от  $n$ . Чем больше вариант вошло в выборку, тем меньше ошибка выборочной  $\bar{X}$ .

В малых выборках  $m_{\bar{X}}$  вычисляется по следующей формуле:

$$m_{\bar{X}} = \pm \frac{\sigma}{\sqrt{n-1}}. \quad (21)$$

Допустим, в выборке из 100 коров среднесуточный удой —  $\bar{X}=21,26$  кг (стр. 16), а  $\sigma=\pm 3,68$ . Ошибка средней арифметической в данном случае составит:

$$m_{\bar{X}} = \frac{\sigma}{\sqrt{n-1}} = \frac{3,68}{\sqrt{99}} = 0,368 \text{ кг.}$$

Это означает, что средняя ошибка на 100 голов составляет 0,368 кг. Следовательно, среднесуточные удои изученной выборки характеризуются  $\bar{X} \pm m = 21,6 \pm 0,368$ .

Ниже приводятся формулы для вычисления ошибок выборочных показателей:

ошибка среднего квадратического отклонения —

$$m_{\sigma} = \frac{\sigma}{\sqrt{2n}}; \quad (22)$$

ошибка коэффициента вариации —

$$m_{C_v} = \frac{C_v}{\sqrt{2n}}; \quad (23)$$



ошибка коэффициента корреляции —

$$m_r = \frac{1-r^2}{\sqrt{n}}; \quad (24)$$

ошибка коэффициента регрессии —

$$m_R = m_r \cdot \frac{\sigma_2}{\sigma_1}. \quad (25)$$

Величину выборочного показателя записывают с величиной его ошибки со знаками  $\pm$ :  $\bar{X} \pm m$ ,  $\sigma \pm m$ ,  $C_v \pm m$  и т. д.

Достоверность выборочных показателей ( $t$ ) определяется отношением выборочного показателя к его средней ошибке по формулам:

$$t_{C_v} = \frac{C_v}{m_{C_v}}; \quad t_r = \frac{r}{m_r}; \quad t_R = \frac{R}{m_R};$$
$$t_{\bar{X}} = \frac{\bar{X}}{m_{\bar{X}}}; \quad t_{\sigma} = \frac{\sigma}{m_{\sigma}} \quad (26)$$

#### **Вычисление доверительных границ для средней арифметической генеральной совокупности**

Зная среднюю арифметическую ( $\bar{X}$ ) и ошибку ( $m_{\bar{X}}$ ) выборочной совокупности, можно с определенной степенью достоверности и точности определить те границы, в которых лежит средняя генеральной совокупности ( $\tilde{X}$ ). Эти границы называют доверительными.

Предположим, что для изучения среднего настрига шерсти у мериносовых овец было сделано 100 выборок (при  $n > 30$ ) и для каждой из них вычислено  $\bar{X} \pm m$ . Доказано, что средние величины отдельных выборок группируются вокруг средней для генеральной совокупности ( $\tilde{X}$ ), подчиняясь закону, согласно которому выборочная

$\bar{X}$  отклоняется от  $\tilde{X}$  генеральной совокупности:

в 95% случаев не более чем на  $1,96 m$ ,

в 99% случаев не более чем на  $2,58 m$ ,

в 99,9% случаев не более чем на  $3,3 m$ .

Приведенные выше показатели — 95%, 99% и 99,9% — называются доверительными вероятностями ( $p$ ). Их обозначают обычно не в процентах, а в долях



единицы ( $P=0,95$ ;  $P=0,99$  и  $P=0,999$ ). Они указывают на вероятность безошибочного прогноза. Коэффициенты, стоящие при средней ошибке (1,96; 2,58; и 3,3), представляют собой нормированные отклонения ( $t$ ), соответствующие приведенным доверительным вероятностям.

Используя эти показатели, можно по данным одной выборки определить доверительные границы, в пределах которых лежит средняя генеральной совокупности ( $\bar{X}$ ). Она находится между  $\bar{X}-tm$  (нижняя граница) и  $\bar{X}+tm$  (верхняя граница). Нормированное отклонение ( $t$ ) зависит от доверительной вероятности, которую выбирают, исходя из требований, предъявляемых к достоверности выводов (табл. 14).

Т а б л и ц а 14

Доверительные вероятности (вероятности безошибочного прогноза), соответствующие им значения  $t$  и доверительные границы в больших выборках \*

| Порог | Применение                                                              | Доверительные вероятности ( $P$ ) | Число ошибочных случаев | Нормированное отклонение ( $t$ ) | Доверительные границы | Минимальный объем выборки |
|-------|-------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------|-------------------------|----------------------------------|-----------------------|---------------------------|
| 1     | В производственных и научно-хозяйственных исследованиях                 | 0,95                              | 5 из 100                | 1,96                             | $\bar{X} \pm 1,96$    | 30                        |
| 2     | В большинстве биологических, зоотехнических и ветеринарных исследований | 0,99                              | 1 из 100                | 2,58                             | $\bar{X} \pm 2,58$    | 100                       |
| 3     | В работах с очень высокими требованиями к достоверности выводов         | 0,999                             | 1 из 1000               | 3,3                              | $\bar{X} \pm 3,3$     | 200                       |

\* Для малых выборок стандартные значения  $t$  (показатель надежности) определяются по таблице Стьюдента (см. приложение, табл. 1).



**Разбор решения задач.** Например, средний настриг шерсти в выборке мериносовых овец ( $\bar{X} \pm m$ ) составил  $4,0 \pm 0,2$  кг. Установить доверительные границы для среднего настрига шерсти в генеральной совокупности мериносов.

Возьмем в качестве доверительной вероятности —  $P=0,95$ . Согласно данным таблицы 14, при этой вероятности нормированное отклонение —  $t=1,96$ . Определяя доверительные границы для  $\bar{X}$  генеральной совокупности мериносов, получим: нижняя граница составит  $\bar{X} - 1,96 m = 4,0 - 1,96 \cdot 0,2 = 3,61$  кг; верхняя граница —  $\bar{X} + 1,96 m = 4 + 1,96 \cdot 0,2 = 4,39$  кг. Это показывает, что генеральная средняя (т. е. средний настриг шерсти среди всего поголовья мериносов) находится в интервале между 3,61 и 4,39 кг. Вероятность того, что данное утверждение правильно, составляет 95%, а риск ошибки — 5%.

Если считать, что 5%-ный риск ошибки слишком высок, то в качестве допустимого можно взять 1%-ный риск ошибки, а следовательно, 99%-ную вероятность достоверности утверждения. При  $P$ , равном 0,99,  $t=2,58$ . Рассчитывая в таком случае доверительные границы для  $\bar{X}$  генеральной совокупности по формуле  $\bar{X} \pm 2,58 m$ , получим: нижняя граница равна  $4,0 - 0,52 = 3,48$ ; верхняя —  $4,0 + 0,52 = 4,52$ . Другими словами, можно утверждать, что генеральная средняя находится в границах 3,48—4,52. Точность второго утверждения по сравнению с предыдущим уменьшилась, так как границы расширились, но уменьшился и риск ошибки с 5%-ного до 1%-ного уровня.

В случаях, требующих особо высокой достоверности выводов, используют в качестве доверительной вероятности значение  $P$ , равное 0,999. При этом риск ошибки снижается до одного случая из 1000, но доверительный интервал становится еще более широким.

### З а д а н и я

**Задание 1.** Вычислить ошибку средней арифметической ( $m_{\bar{x}}$ ) для вариационных рядов со следующими показателями:

а)  $\bar{X}=20$ ,  $\sigma=4$ ,  $n=100$ ;



б)  $\bar{X}=20, \sigma=2, n=100;$

в)  $\bar{X}=20, \sigma=1, n=100.$

Как изменяется величина средней ошибки при изменении  $\sigma$ ?

**Задание 2.** Вычислить ошибку средней арифметической ( $m_{\bar{X}}$ ) для вариационных рядов со следующими показателями:

а)  $\bar{X}=20, \sigma=2, n=10;$

б)  $\bar{X}=20, \sigma=2, n=100;$

в)  $\bar{X}=20, \sigma=2, n=1000.$

По каким формулам должна быть вычислена ошибка средней арифметической при указанных данных? Как изменяется ее величина при изменении числа вариантов?

**Задание 3.** Десять ягнят весили при рождении соответственно 3,0; 5,0; 4,0; 7,5; 4,0; 5,0; 6,0; 6,5; 4,0; 5,0 кг. Вычислить средний вес этих ягнят при рождении и его среднюю ошибку.

**Задание 4.** По данным 4-го задания (стр. 25) определить ошибку средней арифметической и доверительный интервал при  $P=0,95$ .

**Задание 5.** Определить ошибку коэффициента корреляции между лизином и аргинином (стр. 41, задание 4) и величину  $\tilde{X}$  для генеральной совокупности.

### **Вычисление достоверности разности между двумя средними арифметическими**

Во многих исследованиях возникает необходимость сравнить средние арифметические двух групп животных (например, средний вес животных опытной и контрольной групп, среднюю продуктивность дочерей двух производителей или двух выборок, составленных из особей разных пород). Средние двух сравниваемых групп всегда в некоторой мере отличаются друг от друга. Поэтому важно установить, достоверна ли разность между средними.

При решении задач такого рода определяют разность ( $d$ ) между двумя средними ( $\bar{X}_1$  и  $\bar{X}_2$ ) —  $d = \bar{X}_1 - \bar{X}_2$ . Среднюю ошибку разности ( $m_d$ ) вычисляют по формуле:

$$m_d = \sqrt{m_1^2 + m_2^2} . \quad (27)$$



Затем устанавливают нормированное отклонение разности ( $t_d$ ):

$$t_d = \frac{d}{m_d} . \quad (28)$$

Величина  $t_d$  дает возможность оценить достоверность разности. При сравнении больших выборок для этого можно использовать данные таблицы 14, в которой приведены три стандартные величины  $t$  и соответствующие им вероятности. Так, при  $t_d=2,58$  разность достоверна в 99 случаях из 100 (99%), а при  $t_d=3,3$  она достоверна в 999 случаях из 1000 (99,9%). Если же величина  $t_d$  меньше 1,96, то разность между средними сравниваемых групп не может быть признана достоверной.

При сравнении малых выборок  $m_d$  по формуле 27 можно вычислять только тогда, когда объемы выборок ( $n$ ) не резко отличаются друг от друга, а для определения достоверности разности пользуются таблицей Стьюдента.

**Разбор решения задач.** Предположим, сравнивается молочная продуктивность бестужевских и холмогорских первотелок (большие выборки). В одинаковых условиях кормления и содержания получены следующие средние удои за лактацию: по бестужевскому скоту —  $\bar{X}_1 \pm m_1 = 2600 \pm 30$ ; по холмогорскому —  $\bar{X}_2 \pm m_2 = 3200 \pm 40$  кг. Требуется установить достоверность разности между удоями скота этих пород. Вычисляя  $t_d$  по формулам 27 и 28, получим:

$$t_d = \frac{d}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}} = \frac{3000 - 2600}{\sqrt{40^2 + 30^2}} = \frac{400}{\sqrt{2500}} = \frac{400}{50} = 8.$$

Полученная величина нормированного отклонения ( $t_d=8$ ) значительно превышает данные, приведенные в таблице 14. Поэтому можно с вероятностью, превышающей 99,9%, утверждать, что холмогорские коровы обильномолочнее бестужевских.

Рассмотрим другой пример. Изучается эффективность влияния микроэлементов при откорме бычков. С этой целью взяты две группы (опытная и контрольная) по 14 животных с одинаковым средним весом в каждой. Откармливают их при использовании одина-



ковых рационов, лишь в рационы животных опытной группы включены микроэлементы.

По окончании опыта и обработки первичных данных получены следующие результаты: средний вес ( $\bar{X}_1$ ) животных опытной группы 300 кг, контрольной ( $\bar{X}_2$ ) — 260 кг. Средние ошибки по опытной и контрольной группам соответственно равны:  $m_1=9$  кг,  $m_2=6$  кг. Достоверно ли различие в весе животных опытной и контрольной групп?

Несмотря на то, что сравниваются малые выборки, ошибку разности можно определить по формуле 27, так как в обеих группах одинаковое число животных —  $n_1=n_2=14$ . Следовательно,

$$m_d = \sqrt{m_1^2 + m_2^2} = \sqrt{9^2 + 6^2} = 10,8;$$

$$t_d = \frac{d}{m_d} = \frac{300-260}{10,8} = \frac{40}{10,8} = 3,7.$$

Значение вероятности, соответствующее найденному  $t_d$ , определяем по таблице Стьюдента (приложение, табл. 1). Для этого устанавливаем прежде всего число степеней свободы ( $\nu$ ). В нашем примере (сравнение двух выборок)  $\nu = n_1 + n_2 - 2 = 14 + 14 - 2 = 26$ . Находим в таблице строку  $\nu = 26$ . Из пяти стандартных значений  $t$ , находящихся в этой строке, выбираем число, равное или превышающее установленное в нашем опыте ( $t_d = 3,7$ ). Такое число стоит в последней графе. Верхняя строка этой графы показывает искомую вероятность —  $p = 0,999$ .

Следовательно, разность —  $d = 40$  кг, полученную в данном примере, можно считать высокодостоверной. При  $P$ , равном 0,999, этот результат следует подчеркнуть тремя черточками, при  $P$ , равном 0,99, — двумя, а при  $P$ , равном 0,95, — одной черточкой.

### З а д а н и я

Задание 1. По приведенным ниже данным определить достоверность разности между средним настригом шерсти мериносов и эдильбаевских овец в группах с различными типами гемоглобина.



### Показатели настрига шерсти в связи с типами гемоглобина

| Порода                 | Типы гемоглобина |                                          |          |                                          |          |                                          |
|------------------------|------------------|------------------------------------------|----------|------------------------------------------|----------|------------------------------------------|
|                        | А                |                                          | АВ       |                                          | В        |                                          |
|                        | <i>n</i>         | настриг<br>шерсти<br>( $\bar{X} \pm m$ ) | <i>n</i> | настриг<br>шерсти<br>( $\bar{X} \pm m$ ) | <i>n</i> | настриг<br>шерсти<br>( $\bar{X} \pm m$ ) |
| Советский ме-<br>ринос | 14               | 5,39±0,19                                | 125      | 5,69±0,06                                | 268      | 5,45±0,04                                |
| Эдильбаевская          | 21               | 3,1 ±0,09                                | 40       | 2,97±0,06                                | 75       | 3,05±0,03                                |

**Задание 2.** При исследовании нуклеиновых кислот в клетках вымени лактирующих коров получены следующие результаты:

| Порода       | Количество<br>молока<br>(кг)<br>за лак-<br>тацию<br>на<br>100 кг<br>веса<br>коров | Концентрация нуклеиновых кислот<br>(условных единиц) |                                   |
|--------------|-----------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------|-----------------------------------|
|              |                                                                                   | ядро<br>( $\bar{X} \pm m$ )                          | цитоплазма<br>( $\bar{X} \pm m$ ) |
| Голландская  | 666                                                                               | 104,3±2,76                                           | 91,2±3,60                         |
| »            | 929                                                                               | 164,0±1,40                                           | 137,2±2,10                        |
| Холмогорская | 535                                                                               | 128,8±2,08                                           | 73,5±3,03                         |
| »            | 808                                                                               | 102,2±1,49                                           | 71,9±2,10                         |

Определите достоверность полученных данных.

**Задание 3.** По приведенным ниже данным определить достоверность разности содержания лейкоцитов (тыс.) в 1 мм<sup>3</sup> крови здоровых и больных пневмонией овец.

|          |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
|----------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| Здоровые | 5,8  | 6,2  | 8,3  | 6,0  | 9,8  | 7,4  | 7,2  | 8,6  | 7,7  | 8,0  |
| Больные  | 12,0 | 12,1 | 11,8 | 11,4 | 11,5 | 11,1 | 13,6 | 10,5 | 12,7 | 13,0 |

**Задание 4.** Определить при доверительных вероятностях 0,95 и 0,99 достоверные границы живого веса гиссарских овец разного типа конституции по следующим данным;



|                     | Тип конституции |                 |                 |
|---------------------|-----------------|-----------------|-----------------|
|                     | грубый          | крепкий         | нежный          |
| Живой вес овец (кг) | $82,4 \pm 1,10$ | $76,9 \pm 0,84$ | $69,9 \pm 0,88$ |

**Задание 5.** По приведенным ниже данным определить при  $P$ , равном 0,95, достоверность разницы и доверительные границы показателей симментальского скота Мордовской АССР разного типа конституции.

**Показатели продуктивности симментальских коров разного типа конституции**

| Показатели                      | Широкотелый тип<br>( $\bar{X} \pm m$ ) | Узкотелый тип<br>( $\bar{X} \pm m$ ) |
|---------------------------------|----------------------------------------|--------------------------------------|
| Живой вес (кг)                  | $601 \pm 9,2$                          | $551 \pm 7,3$                        |
| Наивысший удой за лактацию (кг) | $4431 \pm 90,0$                        | $4150 \pm 103,0$                     |
| Содержание жира в молоке (%)    | $3,90 \pm 0,03$                        | $3,91 \pm 0,04$                      |

**Задание 6.** По приведенным ниже данным определить, существуют ли достоверные породные различия в активности ферментов крови коров.

**Активность ферментов крови коров в среднем за лактацию ( $\bar{X} \pm m$ )**

| Порода        | $n$ | Амилаза<br>(%)   | Щелочная<br>фосфатаза<br>(мг % P) | Альдолаза<br>(ед.) |
|---------------|-----|------------------|-----------------------------------|--------------------|
| Айрширская    | 17  | $12,86 \pm 0,35$ | $2,32 \pm 0,19$                   | $23,62 \pm 0,77$   |
| Голландская   | 20  | $13,75 \pm 0,35$ | $2,17 \pm 0,15$                   | $24,82 \pm 0,88$   |
| Черно-пестрая | 18  | $10,37 \pm 0,47$ | $1,85 \pm 0,14$                   | $25,98 \pm 0,52$   |

### Вычисление критерия соответствия

Использование ошибок, выборочных показателей и сравнение двух вариационных рядов основано на нулевой гипотезе ( $H_0$ ), предполагающей, что между сравниваемыми выборками нет достоверных различий. Нуле-



вая гипотеза опровергается или остается в силе. Критерием оценки этих суждений является уровень значимости —  $p$ .

Вычисление критерия соответствия ( $\chi^2$  — хи-квадрат) основано также на принципах нулевой гипотезы. Критерий соответствия используют при сравнении частот двух эмпирических рядов или сравнении эмпирических рядов с теоретическими при гибридологическом анализе, при проверке различных гипотез, при оценке эффективности применения лекарственных средств, закономерности распределения частот в популяциях и др. Критерий хи-квадрат — показатель приближенный; он применим для выборок численностью 20 и более особей.

Критерий хи-квадрат вычисляют по формулам:

$$\chi^2 = \sum \frac{(O-E)^2}{E} ; \quad (29)$$

$$\chi^2 = \sum \frac{\left[ (O-E) - \frac{1}{2} \right]^2}{E} , \quad (30)$$

где  $O$  — наблюдаемое число особей;  $E$  — теоретически ожидаемое число особей; член  $1/2$  — поправка Йетса (на нее уменьшается абсолютная величина значения  $O-E$ ). Если  $N$  и ожидаемые величины велики, то пользуются формулой 29 (без поправки).

**Разбор решения задач.** *Применение критерия соответствия при изучении наследования качественных признаков.* При спаривании особей, отличающихся друг от друга одной парой признаков ( $A$  и  $a$ ), в потомстве происходит расщепление в соотношениях 1:1 или 3:1; при различиях родителей по двум парам признаков — в соотношениях 9:3:3:1 и т. п. Эти отношения и берутся в качестве нулевой гипотезы, после чего проверяется соответствие наблюдаемого в опыте расщепления с данными нулевой гипотезы. Результаты позволяют либо принять ее, признав пригодной для объяснения результатов опыта, либо отвергнуть.

Допустим, во втором поколении моногибридного скрещивания, состоящем из 8024 особей, получено 6023 особи с доминантным признаком и 2001 особь с рецессивным. Согласно теории, ожидается расщепление 3:1. Нужно оценить согласие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.



Наблюдаемое в опыте соотношение особей с доминантными и рецессивными признаками (6023:2001) не точно отвечает ожидаемому (3:1). Однако если это зависит от случайных причин, то нет основания считать, что наблюдаемые данные не согласуются с нулевой гипотезой. Вычислим критерий хи-квадрат по формуле 29 (для облегчения расчетов пользуются табл. 15).

Т а б л и ц а 15

Вычисление критерия хи-квадрат

| Классы      | Наблюдаемые<br>данные<br>(O) | Ожидаемые<br>данные<br>(E) | (O-E) | (O-E) <sup>2</sup> | $\frac{(O-E)^2}{E}$ |
|-------------|------------------------------|----------------------------|-------|--------------------|---------------------|
| Доминантный | 6023                         | 6018                       | +5    | 25                 | 0,0041              |
| Рецессивный | 2001                         | 2006                       | -5    | 25                 | 0,0124              |
|             | $\Sigma=8024$                | $\Sigma=8024$              |       |                    | $\Sigma=0,0165$     |

Третью графу «Ожидаемые данные» заполняют следующим образом: сначала вписывают сумму (8024), а затем, умножив ее на  $\frac{3}{4}$  и на  $\frac{1}{4}$  (пропорционально соотношению 3:1), получают ожидаемые количества особей с доминантным признаком ( $\frac{3}{4} \cdot 8024 = 6018$ ) и особей с рецессивным признаком ( $\frac{1}{4} \cdot 8024 = 2006$ ). Дальнейшие вычисления (см. табл. 15) не требуют специальных разъяснений. Полученная сумма —  $\Sigma \frac{(O-E)^2}{E}$  и представляет собой величину хи-квадрат. В нашем примере  $\chi^2 = 0,0165$ .

При оценке согласия принято пользоваться тремя уровнями значимости  $p=0,05$ ,  $p=0,01$  и  $p=0,001$ , для которых в таблице 2 (приложение) приведены стандартные значения хи-квадрат. Если вычисленное нами значение хи-квадрат больше стандартного, находящегося в графе  $p=0,01$  и тем более в графе  $p=0,001$ , то считают, что гипотеза не согласуется с полученными в опыте данными. В таких случаях нулевая гипотеза должна быть отброшена. Если вычисленная величина хи-квадрат меньше табличной, находящейся в графе  $p=0,01$ , но больше той, которая находится в графе



$p=0,05$ , согласие наблюдаемых данных с ожидаемыми является сомнительным. Однако это не дает права отбросить нулевую гипотезу. В случае же, когда вычисленная величина хи-квадрат меньше табличной из графы  $p=0,05$ , соответствие наблюдаемых данных с ожидаемым считается установленным.

Величина хи-квадрат зависит от числа степеней свободы. Поэтому для каждого значения вероятности ( $p$ ) дано несколько значений  $\chi^2$ , расположенных в графе таблицы 2 (приложение) под определенным уровнем значимости. В рассматриваемых нами примерах число степеней свободы на единицу меньше числа классов. Так как в опыте имеется два класса, то число степеней свободы равно 1. Следовательно, для решения нашей задачи нужно использовать из таблицы 2 (приложение) графу «Вероятность» и строку « $v=1$ ». Здесь стоят три значения хи-квадрат: 3,84; 6,63; 10,83. Вычисленное же нами значение этого показателя значительно меньше табличных. Следовательно, наблюдаемое в опыте расщепление соответствует ожидаемому, а потому нулевая гипотеза, т. е. расщепление в соотношении 3:1, остается в силе.

*Применение критерия соответствия при сравнении двух эмпирических рядов.* В таблице 16 приведен вариационный ряд жирномолочности селекционного ядра кавказских буйволиц, а в качестве теоретических частот взят вариационный ряд буйволиц пользовательного стада. Требуется определить, достоверны ли различия между ними. В качестве нулевой гипотезы примем предположение о том, что между селекционной и пользовательной частью стада различий не имеется. Если число наблюдений в классах меньше 5, то такие частоты смежных классов объединяют.

Таким образом, в нашем примере получено 6 классов ( $l$ ),  $\chi^2=19,68$ . Находим число степеней свободы;  $v=l-2=6-2=4$ . При  $v$ , равном 4, и  $p$ , равном 0,01, стандартное значение хи-квадрат составляет 13,3. Следовательно, нулевая гипотеза (т. е. предположение о том, что различий между племенным ядром и пользовательным стадом нет) отвергается.

*Применение критерия соответствия при определении достоверности различий между двумя группами животных.* Предположим, требуется оценить результат испытания нового препарата для предупреждения инфек-



Сравнение эмпирического и теоретического вариационных рядов методом хи-квадрат

| Классы по жирно-молочности | Наблюдаемое число особей (O) | Теоретические частоты (E) | O-E | $\frac{(O-E)^2}{E}$                |
|----------------------------|------------------------------|---------------------------|-----|------------------------------------|
| 7,5                        | 1                            | 3                         | -3  | 9: 3=3,00                          |
| 7,8                        | 4                            | 5                         | -1  | 1: 5=0,20                          |
| 8,1                        | 5                            | 10                        | -5  | 25: 10=2,50                        |
| 8,4                        | 7                            | 11                        | -4  | 16: 11=1,45                        |
| 8,7                        | 10                           | 9                         | +1  | 1: 9=0,11                          |
| 9,0                        | 17                           | 7                         | +10 | 100: 7=14,30                       |
| 9,3                        | 4                            | 3                         | +1  | 1: 3=0,33                          |
| 9,6                        | 2                            | 2                         | 0   | 0: 2=0,00                          |
|                            | 50                           | 50                        |     | $\Sigma \frac{(O-E)^2}{E} = 19,68$ |

ционного заболевания кроликов. Из 50 кроликов 20 получали профилактический препарат (опытная группа), а 30 не получали (контроль). В опытной группе заболело 7 особей, а 13 остались здоровыми. В контрольной заболело 14 кроликов, остались здоровыми 16. Доказывают ли результаты опыта профилактическое действие препарата или различие в числе заболевших кроликов зависит не от введения препарата, а от случайных причин?

Чтобы сделать определенное заключение, следует все данные опыта внести в таблицу 17 и провести соответствующую их обработку.

Следует подсчитать теоретически ожидаемые частоты —  $E$  для заболевших и здоровых животных в опытной и контрольной группах:

$$E_1 = \frac{20 \cdot 21}{50} = 8,4;$$

$E_2$  можно найти аналогичным способом или вычитанием из числа животных в опытной группе ожидаемой величины —  $E_1$ , т. е.  $E_2 = 20 - 8,4 = 11,6$ ;

$$E_3 = \frac{30 \cdot 14}{50} = 8,4; \quad E_4 = 30 - 8,4 = 21,6.$$



Расчет критерия соответствия при определении достоверности различий между кроликами двух групп

| Группа животных | Число заболевших животных |                            | Число здоровых животных |                            | Всего животных в группе |
|-----------------|---------------------------|----------------------------|-------------------------|----------------------------|-------------------------|
|                 | наблюдаемых (O)           | теоретически ожидаемых (E) | наблюдаемых (O)         | теоретически ожидаемых (E) |                         |
| Опытная         | 7                         | 8,4 (E <sub>1</sub> )      | 13                      | 11,6 (E <sub>2</sub> )     | 20                      |
| Контрольная     | 14                        | 12,6 (E <sub>3</sub> )     | 16                      | 17,4 (E <sub>4</sub> )     | 30                      |
|                 | 21                        | 21                         | 29                      | 29                         | 50                      |

Подставив все величины в формулу 30, получим:

$$\begin{aligned}
 \chi^2 &= \frac{\left[ (7-8,4) - \frac{1}{2} \right]^2}{8,4} + \frac{\left[ (13-11,6) - \frac{1}{2} \right]^2}{11,6} + \\
 &+ \frac{\left[ (14-12,6) - \frac{1}{2} \right]^2}{12,6} + \frac{\left[ (16-17,4) - \frac{1}{2} \right]^2}{17,4} = \\
 &= \frac{0,92}{8,4} + \frac{0,92}{11,6} + \frac{0,92}{12,6} + \frac{0,92}{17,4} = \\
 &= 0,09 + 0,07 + 0,06 + 0,04 = 0,26.
 \end{aligned}$$

При расчетах по четырехпольным таблицам число степеней свободы равно единице. Сравнивая полученное в нашем опыте значение хи-квадрат со стандартным, находим, что вычисленная нами величина (0,26) меньше всех стандартных ее значений в строке таблицы, соответствующей одной степени свободы. Следовательно, оснований для того, чтобы отбросить нулевую гипотезу, нет, т. е. профилактическое действие препарата не может считаться доказанным.

### З а д а н и я

**Задание 1.** В результате спаривания кур, имеющих листовидный гребень, с гетерозиготным петухом, гребень у которого розовидный, получено 106 цыплят с ро-



зовидным и 120 с листовидным гребнем. При нулевой гипотезе, согласно которой данная пара признаков зависит от одной пары генов, в потомстве ожидается расщепление в соотношении 1:1.

Вычислить критерий хи-квадрат и оценить соответствие между наблюдаемым и ожидаемым расщеплением.

**Задание 2.** Спарены между собой помеси первого поколения от черных гемпширских свиней и красного дюрок-джерсейского хряка. Среди помесного потомства был 81 поросенок черной масти и 26 красной. При нулевой гипотезе (масть обусловлена одной парой генов) ожидается расщепление по масти в соотношении 3 особи черных и 1 красная.

Вычислить критерий хи-квадрат и оценить соответствие между наблюдаемыми и ожидаемыми данными.

**Задание 3.** При изучении защитного действия индол-3-пропиогидросамовой кислоты и экспериментальном заражении кроликов болезнью Ауески из 20 особей выжило 8, пало 12, а при изучении терапевтического эффекта из 17 кроликов выжило 6, пало 11. Проверьте гипотезу об эффективности терапевтического и защитного действия этого препарата.

**Задание 4.** Имеются мыши двух линий: высоколейкозной (AKR) и низколейкозной (CC57Br). В обычных условиях из 44 мышей в линии AKR выжило 22, пало 22; из 35 мышей линии CC57Br выжило 29, пало 6. Оцените методом хи-квадрат, достоверно ли различие между линиями.

**Задание 5.** При испытании нового антибиотика на кроликах, больных пневмонией, получены следующие результаты: из больных, принимавших антибиотик, выжило 65, пало 25 животных; из не получавших антибиотик выжило 35, пало 25. Оцените, достоверно ли лечебное действие препарата.

**Задание 6.** Определить с помощью критерия хи-квадрат соответствие между наблюдаемым и ожидаемым распределением коров красной степной породы по типам лактоглобулинов (Lg) молока. Наблюдаемое распределение: LgA был у 26 особей, LgB — у 271 особи и LgAB — у 202 особей. Ожидаемое распределение: LgA — 0,065; LgB — 0,555; LgAB — 0,380.

**Задание 7.** Определить соответствие между наблюдаемым и ожидаемым распределением буйволов по ти-



пам трансферринов (Tf) сыворотки крови. Наблюдаемое распределение: TfA найдено в сыворотке крови 21 животного, TfB — в сыворотке крови 135, а TfAB — в сыворотке крови 105 животных. Ожидаемое распределение: TfA — 0,079, TfB — 0,517; TfAB — 0,404.

**Задание 8.** Изучено наличие антигенов системы группы крови С у зебувидного скота и у его гибридов со швицами.

1. Антиген  $C_1$  обнаружен у 11 из 23 зебувидных коров, а у гибридов — у 25 из 68. Оценить с помощью критерия хи-квадрат, достоверно ли различие по сравниваемому антигену между этими популяциями.

2. Оценить на основании следующих данных различие по антигену  $C_2$ : у зебувидного скота антиген  $C_2$  обнаружен у 12 из 33 коров, а у гибридов — у 43 из 48.

## **Тема 6. ДИСПЕРСИОННЫЙ АНАЛИЗ**

Дисперсионный анализ используется в генетике и селекции при исследовании многих вопросов, в частности при оценке производителей по потомству, определении коэффициента наследуемости и др.

Разнообразие признаков, их варьирование вокруг средней арифметической зависят от комплекса факторов. Нередко требуется установить, какая доля общего разнообразия признака в совокупности зависит от отдельного фактора, например насколько варьирование обильномолочности дочерей производителя зависит от генотипа последнего. Случай, при котором выделяется доля влияния одного из факторов, является примером однофакторного дисперсионного анализа. В более сложных случаях одновременно изучается зависимость варьирования признака от двух или большего числа факторов (двухфакторный и многофакторный дисперсионный анализ).

В предыдущих главах в качестве меры разнообразия признака в совокупностях была использована сигма ( $\sigma$ ). При дисперсионном анализе используются другие показатели: варианса ( $\sigma^2$ ) и дисперсия ( $C$ ). Дисперсия представляет сумму квадратов отклонений вариант от средней арифметической —  $C = \sum (x - \bar{X})^2$ .

При однофакторном дисперсионном анализе вычисляют: во-первых, общую дисперсию ( $C_y$ ), т. е. сумму квадратов отклонений, зависящих от всей совокупности



факторов, влияющих на варьирование признака; во-вторых, факториальную дисперсию ( $C_x$ ), или ту долю общей дисперсии, которая зависит от изучаемого (учтенного) фактора; в-третьих, остаточную дисперсию ( $C_z$ ), зависящую от совокупности неучтенных (случайных) факторов. Перечисленные здесь виды дисперсий связаны между собой:

$$C_y = C_x + C_z. \quad (31)$$

Это дает возможность установить, какая доля варьирования признака обусловлена изучаемым фактором.

**Разбор решения задач.** Плодовитость овец каракульской породы зависит от многих факторов, в том числе от конституции, физиологического состояния животных и ряда других, часть из которых не поддается учету. Задача, которую можно решить, используя однофакторный дисперсионный анализ, заключается в установлении доли разнообразия плодовитости, зависящей от одного из факторов (например, от конституции маток). Для ее решения необходимо составить дисперсионный комплекс, собрав материал по группам, соответствующим градациям изучаемого фактора. В нашем примере изучаемый фактор — тип конституции. Его градациями будут 4 типа конституции. Отберем (по принципу случайной выборки) в каждую градацию по 5 овец и составим расчетную таблицу (табл. 18).

Большинство символов, использованных в таблице 18, не требуют пояснений. Следует лишь отметить, что символом  $i$  обозначены градации изучаемого фактора, а символом  $j$  — отдельные варианты в пределах каждой градации. Следовательно,  $n_i$  — число вариантов в каждой градации,  $n_{ij} = N$  — общее число вариантов; соответственно этому  $\sum x_i$  — сумма вариантов в каждой градации, а  $\sum x_{ij}$  — общая сумма вариантов всех градаций и т. п.

В таблицу 18 надо вписать варианты признака по градациям изучаемого фактора и выполнить соответствующие расчеты. В строку  $n_i$  вписывают по графам число овец в каждой градации изучаемого фактора. Просуммировав эти числа, получают  $\sum n_{ij} = N$  — общее число овец. Для заполнения строки  $\sum x_i$  нужно суммировать варианты каждой градации порознь, после чего вычислить общую сумму всех вариантов —  $\sum x_{ij}$ . Значения  $(\sum x_i)^2$  получают путем возведения в квадрат соответ-



Пример расчетов при дисперсионном анализе однофакторных комплексов для малых групп (число ягнят в потомстве овец каракульской породы)

|                                  | Градации (i) изучаемого фактора — типы конституции |        |                      |        | Число градаций<br>$r=4$       |
|----------------------------------|----------------------------------------------------|--------|----------------------|--------|-------------------------------|
|                                  | грубый                                             | нежный | крепкий<br>(плотный) | рыхлый |                               |
| Варианты (число ягнят)           | 2                                                  | 2      | 3                    | 2      |                               |
|                                  | 2                                                  | 2      | 3                    | 1      |                               |
|                                  | 1                                                  | 2      | 2                    | 1      |                               |
| $x$                              | 1                                                  | 1      | 3                    | 2      |                               |
|                                  | 2                                                  | 2      | 2                    | 1      |                               |
| Число вариант — $n_i$            | 5                                                  | 5      | 5                    | 5      | $N = n_{ij} = 20$             |
| $\Sigma x_i$                     | 8                                                  | 9      | 13                   | 7      | $\Sigma x_{ij} = 37$          |
| $(\Sigma x_i)^2$                 | 64                                                 | 81     | 169                  | 49     | $\Sigma (\Sigma x_i)^2 = 363$ |
| $H_i = \frac{\Sigma x_i^2}{n_i}$ | 12,8                                               | 16,2   | 33,8                 | 9,8    | $\Sigma H_i = 72,6$           |
| $\Sigma x_i^2$                   | 14                                                 | 17     | 35                   | 11     | $\Sigma x_{ij}^2 = 77$        |

$$H_{\Sigma} = \frac{\Sigma (x_{ij})^2}{N} = \frac{(37)^2}{20} = \frac{1369}{20} = 68,45$$

ствующих чисел предыдущей строки, а затем подводят их итог —  $\Sigma (\Sigma x_i)^2$ . Разделив числа предыдущей строки на число вариант соответствующей градации, находят значения строки  $H_i$ , а сложив их, получают сумму  $\Sigma H_i$ . Для заполнения строки  $(\Sigma x_i)^2$  возводят поочередно в квадрат каждую варианту соответствующей градации и полученные результаты суммируют. Сложив числа этой строки, получают  $\Sigma x_{ij}^2$ . Наконец, для вычисления  $H_{\Sigma}$  сумму вариант  $(\Sigma x_{ij})$  нужно возвести в квадрат и результат разделить на общее число вариант.

Вычисления, итоги которых приведены в таблице 18, необходимы для получения трех подсобных величин: 1)  $\Sigma x_{ij}^2$ ; 2)  $\Sigma H_i$ ; 3)  $H_{\Sigma}$ . Они позволяют произвести расчет дисперсий (сумм квадратов).

В однофакторном дисперсионном комплексе рассчитывают:

общую дисперсию —  $C_y$  — сумму квадратов цент-



ральных отклонений признака (плодовитости овец) по формуле

$$C_y = \sum x_{ij}^2 - H_z; \quad (32)$$

факториальную (межгрупповую) дисперсию —  $C_x$ , характеризующую влияние изучаемого фактора (типа конституции овец), по формуле

$$C_x = \sum H_i - H_z; \quad (33)$$

остаточную (внутригрупповую) дисперсию —  $C_z$ , обусловленную влиянием других факторов, по формуле

$$C_z = \sum x_{ij}^2 - \sum H_i. \quad (34)$$

Величины дисперсий для рассматриваемого нами примера составят:

$$C_y = 77 - 68,45 = 8,55,$$

$$C_x = 72,6 - 68,45 = 4,15,$$

$$C_z = 77 - 72,6 = 4,4.$$

Таким образом, показатель общего разнообразия ( $C_y$ ) разложен на два составляющих его компонента: разнообразие, зависящее от изучаемого фактора (типа конституции овец —  $C_x$ ), и разнообразие, зависящее от совокупности других факторов ( $C_z$ ). При этом, конечно,  $C_y = C_x + C_z$ . В нашем примере  $8,55 = 4,15 + 4,4$  (подсчет целесообразно сделать для проверки правильности вычислений).

Чтобы оценить, какая доля общего разнообразия признака обусловлена изучаемым фактором (типом конституции овец), вычисляют отношение факториальной дисперсии к общей дисперсии. Это отношение обозначается символом  $\eta_x^2$ .

$$\eta_x^2 = \frac{C_x}{C_y}. \quad (35)$$

В разбираемом выше примере  $C_x : C_y = 4,15 : 8,55 = 0,49$ . Следовательно, типом конституции обусловлено 49% общего разнообразия плодовитости овец.

Дисперсионный анализ позволяет оценить достоверность выводов. Для этого вычисляют  $m\eta$  — среднюю ошибку силы влияния, определяют  $F$  — показатель достоверности влияния по Р. Фишеру или показатель  $\theta$  —



показатель достоверности влияния по Н. А. Плохинскому. Ниже рассматривается третий, наиболее простой способ. Он заключается в следующем: по данным опыта вычисляют показатель  $\theta$  и сравнивают его со стандартным значением этого показателя ( $\theta_{st}$ ), свидетельствующим о достоверности вывода с вероятностью 0,95. Стандартные значения  $\theta_{st}$  приведены в таблице 3 приложения. Вычисляют эмпирический показатель достоверности по формуле:

$$\theta = \frac{C_x}{C_z} . \quad (36)$$

Чтобы найти стандартное значение  $\theta_{st}$ , нужно определить число степеней свободы ( $\nu$ ). Для  $C_x$  число степеней свободы —  $\nu = r - 1$  (на единицу меньше числа градаций фактора  $x$ ). Для  $C_z$  число степеней свободы равно общему числу вариантов, уменьшенному на число градаций фактора:  $\nu_2 = N - r$ . Стандартное значение  $\theta_{st}$  в таблице 3 (приложение) находится на перекрестке графы  $\nu_1$  и строки  $\nu_2$ .

В рассматриваемом примере эмпирическое значение  $\theta = C_x : C_z = 4,15 : 4,4 = 0,94$ ; степени свободы равны:  $\nu_1 = 5 - 1 = 4$ ;  $\nu_2 = 20 - 5 = 15$ . По таблице 3 приложения находим:  $\theta_{st} = 0,82$  (среднее между 0,89 и 0,75). Эмпирическое значение  $\theta$  в данном случае выше стандартного, что свидетельствует о его достоверности с вероятностью более 0,95.

*Определение коэффициента наследуемости в однофакторном комплексе.* Допустим, требуется определить наследуемость жирномолочности в потомстве трех быков-производителей: Луча, Ветра, Алмаза. Для этого сначала составляют однофакторный дисперсионный комплекс (табл. 19), в градации которого записывают показатели жирномолочности дочерей быков.

Подсчитывают сумму вариантов —  $\Sigma x$  по графам таблицы, определяют средние арифметические в группе дочерей каждого быка  $\bar{X}_i = \frac{\Sigma x}{n}$  и по всей выборке  $\bar{X}_{\Sigma} = \frac{\Sigma x}{N}$ . Затем определяют дисперсии (сумму квадратов): генотипическую дисперсию ( $C_{\gamma} = C_x$ ) (межгрупповая сумма квадратов) — показатель генетического разнообразия жирномолочности родителей по формуле



## Дисперсионный анализ наследуемости жирномолочности

|                                | Луч                                  | Ветер                                 | Алмаз                                 | Число граций<br>$r=3$                                   |
|--------------------------------|--------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------------------------|
| $x$                            | 4,2; 4,2<br>4,3; 4,4<br>4,4          | 3,8; 3,9<br>4,0; 4,1<br>4,2           | 3,8; 3,8<br>3,8; 3,9<br>3,9           |                                                         |
| $n_i$                          | 5                                    | 5                                     | 5                                     | $N=15$                                                  |
| $\Sigma x$                     | 21,5                                 | 20,0                                  | 19,2                                  | $\Sigma \Sigma x = 60,7$                                |
| $\bar{X}_i$                    | 4,3                                  | 4,0                                   | 3,84                                  | $\bar{X}_{\Sigma} = \frac{60,7}{15} = 4,05$             |
| $\bar{X}_i - \bar{X}_{\Sigma}$ | +0,25                                | -0,05                                 | -0,21                                 | $C_{\gamma} = \Sigma n_i (X_i - X_{\Sigma})^2 = 0,5455$ |
| $x - \bar{X}_i$                | -0,1; -0,1<br>0; +0,1<br>+0,1        | -0,2; -0,1<br>0; +0,1<br>+0,2         | -0,04; -0,04<br>-0,04; +0,06<br>+0,06 | $C_{\pi} = \Sigma (x - \bar{X}_i)^2 = 0,152$            |
| $x - \bar{X}_{\Sigma}$         | +0,15; +0,15<br>+0,25 +0,35<br>+0,35 | -0,25; -0,15<br>-0,05; +0,05<br>+0,15 | -0,25; -0,25<br>-0,25; -0,15<br>-0,15 | $C_{\varphi} = \Sigma (x - X_{\Sigma})^2 = 0,6975$      |

$$C_{\gamma} = \Sigma n_i (\bar{X}_i - \bar{X}_{\Sigma})^2, \quad (37)$$

$$C_{\gamma} = 5(+0,25)^2 + 5(-0,05)^2 + 5(-0,21)^2 = 0,5455;$$

паратипическую дисперсию ( $C_{\pi}$ ) (внутригрупповая сумма квадратов) — показатель разнообразия дочерей быков по жирномолочности по формуле

$$C_{\pi} = \Sigma (x - \bar{X}_i)^2, \quad (38)$$

$$C_{\pi} = (-0,1)^2 + (-0,1)^2 + (+0,1)^2 + \dots + (+0,06)^2 + (+0,06)^2 = 0,04 + 0,10 + 0,012 = 0,152;$$

фенотипическую дисперсию ( $C_{\varphi}$ ) — показатель общего фенотипического разнообразия признака по формуле

$$C_{\varphi} = \Sigma (x - \bar{X}_{\Sigma})^2, \quad (39)$$

$$C_{\varphi} = (+0,15)^2 + (+0,15)^2 + (+0,25)^2 + (+0,35)^2 + \dots + (-0,15)^2 + (+0,15)^2 = 0,3525 + 0,1125 + 0,2325 = 0,6975;$$



$$C_{\varphi} = C_{\gamma} + C_{\pi},$$

$$C_{\varphi} = 0,5455 + 0,152 = 0,6975, \quad C_{\varphi} = 0,6975.$$

Коэффициент наследуемости определяют по формуле:

$$h^2 = \frac{C_x}{C_y} = \frac{C_{\gamma}}{C_{\varphi}} = \frac{0,5455}{0,6975} = 0,78. \quad (40)$$

Вычисляют также критерий достоверности наследуемости по формуле:

$$F = \frac{h^2(N-r)}{(1-h^2) \cdot (r-1)}, \quad (41)$$

$$F = \frac{0,78 \cdot (15-3)}{(1-0,78) \cdot (3-1)} = \frac{9,36}{0,44} = 21,2,$$

$$v_1 = r-1 = 3-1 = 2,$$

$$v_2 = N-r = 15-3 = 12,$$

$$F_{st} = 3,9-6,9-12,3.$$

*Определение коэффициента наследуемости вторым методом.* В тех случаях, когда матери неизвестны, а потомство, находящееся в нескольких стадах, неодинаково по численности, удобно пользоваться дисперсионным анализом, методику которого приводит Х. Ф. Кушнер (1964). Например, определяется наследуемость удою овец—потомков семи баранов, три из которых использовались в одном стаде, а четыре—в другом.

Индивидуальные различия овец по удою и квадраты показателей удою представлены в таблице 20.

Сводные данные по потомству семи баранов в обоих стадах приводятся в таблице 21.

Дальнейшие вычисления сводятся к следующему.

1. Находим долю разнообразия между отцами

$$\begin{aligned} S_S = & \frac{(S_a)^2}{n_1} + \frac{(S_b)^2}{n_2} + \frac{(S_c)^2}{n_3} + \frac{(S_d)^2}{n_4} + \frac{(S_e)^2}{n_5} + \\ & + \frac{(S_f)^2}{n_6} + \frac{(S_g)^2}{n_7} - \left[ \frac{(x_1)^2}{N_1} + \frac{(x_2)^2}{N_2} \right] = \frac{81^2}{2} + \frac{202^2}{6} + \\ & + \frac{123^2}{3} + \frac{167^2}{4} + \frac{132^2}{3} + \frac{181^2}{5} + \frac{92^2}{2} - \\ & - \left( \frac{406^2}{11} + \frac{572^2}{14} \right) = 38\,689 - 38\,355 = 334. \end{aligned} \quad (42)$$



## Индивидуальные различия овец по удою

| Стадо   | № барана | Номера и количество дочерей                                                    | Их удои                                                              | Квадрат удои                                                                             |
|---------|----------|--------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------|
| I       | 1        | $\left. \begin{matrix} 1 \\ 2 \end{matrix} \right\} n_1=2$                     | $a_1=46$<br>$a_2=35$                                                 | $a_1^2=2116$<br>$a_2^2=1225$                                                             |
|         |          |                                                                                | $S_a=81$                                                             | $S_a^2=3341$                                                                             |
|         | 2        | $\left. \begin{matrix} 3 \\ 4 \\ 5 \\ 6 \\ 7 \\ 8 \end{matrix} \right\} n_2=6$ | $b_1=44$<br>$b_2=40$<br>$b_3=30$<br>$b_4=29$<br>$b_5=29$<br>$b_6=30$ | $b_1^2=1936$<br>$b_2^2=1600$<br>$b_3^2=900$<br>$b_4^2=841$<br>$b_5^2=841$<br>$b_6^2=900$ |
|         |          |                                                                                | $S_b=202$                                                            | $S_b^2=7018$                                                                             |
|         | 3        | $\left. \begin{matrix} 9 \\ 10 \\ 11 \end{matrix} \right\} n_3=3$              | $c_1=32$<br>$c_2=42$<br>$c_3=49$                                     | $c_1^2=1024$<br>$c_2^2=1764$<br>$c_3^2=2401$                                             |
|         |          |                                                                                | $S_c=123$                                                            | $S_c^2=5189$                                                                             |
| II      | 4        | $\left. \begin{matrix} 12 \\ 13 \\ 14 \\ 15 \end{matrix} \right\} n_4=4$       | $d_1=49$<br>$d_2=46$<br>$d_3=34$<br>$d_4=38$                         | $d_1^2=2401$<br>$d_2^2=2116$<br>$d_3^2=1156$<br>$d_4^2=1444$                             |
|         |          |                                                                                | $S_d=167$                                                            | $S_d^2=7117$                                                                             |
| и т. д. |          |                                                                                |                                                                      |                                                                                          |

2. Находим долю разнообразия между потомками

$$S_w = T - \left[ \frac{(S_a)^2}{n_1} + \frac{(S_b)^2}{n_2} + \frac{(S_c)^2}{n_3} + \frac{(S_d)^2}{n_4} + \right. \\ \left. + \frac{(S_e)^2}{n_5} + \frac{(S_f)^2}{n_6} + \frac{(S_g)^2}{n_7} \right] = 39\,642 - 38\,689 = 953. (43)$$



## Методика расчета разнообразия по стадам

| Стадо                  | № барана | Число дочерей | Удой всех дочерей | Сумма квадратов удоев всех дочерей |
|------------------------|----------|---------------|-------------------|------------------------------------|
| I                      | 1        | $n_1=2$       | $S_a=81$          | $S_{a^2}=3\,341$                   |
|                        | 2        | $n_2=6$       | $S_b=202$         | $S_{b^2}=7\,018$                   |
|                        | 3        | $n_3=3$       | $S_c=123$         | $S_{c^2}=5\,189$                   |
| Итого по первому стаду | 3        | $N_1=11$      | $x_1=406$         | $T_1=15\,541$                      |
| II                     | 4        | $n_4=4$       | $S_d=167$         | $S_{d^2}=7\,117$                   |
|                        | 5        | $n_5=3$       | $S_e=132$         | $S_{e^2}=5\,930$                   |
|                        | 6        | $n_6=5$       | $S_f=181$         | $S_{f^2}=6\,785$                   |
|                        | 7        | $n_7=2$       | $S_g=92$          | $S_{g^2}=4\,264$                   |
| Итого по второму стаду | 4        | $N_2=14$      | $x_2=572$         | $T_2=24\,094$                      |
| Всего по двум стадам   | 7        | $N=25$        | $x=978$           | $T=39\,642$                        |

3. Находим число степеней свободы. Для первого фактора число степеней свободы  $\nu_S$  равно числу отцов минус число стад, т. е.  $\nu_S=7-2=5$ . Число степеней свободы для второго фактора  $\nu_w$  равно общему числу потомков минус число отцов, т. е.  $\nu_w=25-7=18$ .

4. Определяем средние квадраты делением суммы квадратов на число степеней свободы для каждого фактора

$$MS_S = \frac{S_S}{\nu_S} = \frac{334}{5} = 66,8, \quad (44, a)$$

$$MS_w = \frac{S_w}{\nu_w} = \frac{953}{18} = 52,9. \quad (44, б)$$

5. Находим дисперсию для фактора «между потомками» по формуле:

$$\sigma_w^2 = \frac{S_w}{\nu_w} MS_w = 52,9. \quad (45)$$



6. Находим дисперсию для фактора «между отцами» по формуле:

$$\sigma_S^2 = \frac{MS_S - MS_w}{N_0}, \quad (46)$$

где  $N_0$  — среднее число дочерей производителя. Оно определяется по формуле:

$$N_0 = \frac{N - \frac{\sum n^2}{\sum n}}{v_S}. \quad (47)$$

Показатель  $\sum \frac{\sum n^2}{\sum n}$  рассчитывают отдельно по стадам.

| I стадо            | II стадо           |
|--------------------|--------------------|
| $n_1^2 = 2^2 = 4$  | $n_4^2 = 4^2 = 16$ |
| $n_2^2 = 6^2 = 36$ | $n_5^2 = 3^2 = 9$  |
| $n_3^2 = 3^2 = 9$  | $n_6^2 = 5^2 = 25$ |
| <hr/>              | $n_7^2 = 2^2 = 4$  |
| Итого 49, $N=11$   | <hr/>              |
|                    | Итого 54, $N=14$   |
|                    | $49:11=4,4$        |
|                    | $54:14=3,8$        |
|                    | <hr/>              |
|                    | $\Sigma=8,2$       |

Таким образом,  $\sum \frac{\sum n^2}{\sum n} = 8,2$ . Следовательно,

$$N_0 = \frac{25 - 8,2}{5} = 3,4.$$

Подставив это число в формулу 46, получим:

$$\sigma_S^2 = \frac{MS_S - MS}{N_0} = \frac{66,8 - 52,9}{3,4} = 4,09.$$

7. На основе рассчитанных дисперсий вычисляем коэффициент корреляции по формуле:

$$r = \frac{\sigma_S^2}{\sigma_S^2 + \sigma_w^2}, \quad (48)$$

$$r = \frac{4,09}{4,09 + 52,9} = \frac{4,09}{56,99} = 0,072.$$

Поскольку степень генетического сходства между полусестрами вдвое меньше, чем между матерями и



дочерьми, то для получения коэффициента наследуемости величину коэффициента корреляции умножают на 4:

$$h^2 = 4r. \quad (49)$$

Следовательно,  $h^2 = 0,072 \cdot 4 = 0,288$ .

### З а д а н и я

**Задание 1.** Оценить силу влияния фактора  $x$  по приведенным ниже данным:

- 1)  $C_y = 90$ ;  $C_x = 20$ ;
- 2)  $C_y = 90$ ;  $C_x = 50$ ;
- 3)  $C_y = 90$ ;  $C_x = 70$ .

**Задание 2.** По следующим данным установить, достоверно ли влияние фактора  $x$ :

- |                              |                       |
|------------------------------|-----------------------|
| 1) $C_y = 90$ , $C_x = 10$ ; | $N = 100$ , $r = 5$ ; |
| 2) $C_y = 90$ , $C_x = 10$ ; | $N = 50$ , $r = 5$ ;  |
| 3) $C_y = 90$ , $C_x = 10$ ; | $N = 10$ , $r = 5$ .  |

**Задание 3.** Оценить силу и достоверность влияния фактора  $x$  на изучаемый признак по материалам приведенного ниже дисперсионного комплекса

| Градации $x$ | Варианты            |
|--------------|---------------------|
| 1            | 0,3; 0,5; 0,2; 0,2; |
| 2            | 0,3; 0,4; 0,2; 0,5; |
| 3            | 0,6; 0,4; 0,5; 0,2; |
| 4            | 0,3; 0,6; 0,4; 0,4; |
| 5            | 0,3; 0,5; 0,6; 0,5. |

**Задание 4.** Определить силу влияния метода разведения на плодовитость свиноматок. При чистопородном разведении свиней крупной белой породы плодовитость составляла 10, 9, 11, 10, 11, 10, 10, 11 поросят. Плодовитость помесных свиноматок соответственно 12, 9, 11, 10, 13, 11, 15, 10 поросят в помете.

**Задание 5.** На основании следующих данных оценить наследственные качества быков-производителей по удою за лактацию их дочерей методом дисперсионного анализа.



### Индивидуальные различия быков по удою их дочерей

| Производители | Удой за лактацию (кг) дочерей |      |      |      |      |
|---------------|-------------------------------|------|------|------|------|
|               | № 1                           | № 2  | № 3  | № 4  | № 5  |
| Алмаз         | 4500                          | 3800 | 3680 | 5200 | 3900 |
| Луч           | 3800                          | 3750 | 4200 | 3500 | 4100 |
| Ветер         | 4100                          | 4000 | 3900 | 4150 | 3850 |

Примечание. Для удобства вычислений четырехзначные показатели удоя можно перевести в двухзначные, выразив их в центнерах.

**Задание 6.** Вычислить коэффициент наследуемости жирномолочности гибридных коров, полученных от зебувидного скота со швицами по данным приводимой ниже таблицы.

### Индивидуальные различия коров по содержанию жира в молоке

| № п/п | Дочери   |          |          |          |         |
|-------|----------|----------|----------|----------|---------|
|       | Кулака   | Волчка   | Молодого | Октября  | Орлика  |
| 1     | 3,9      | 4,1      | 4,12     | 3,9      | 3,7     |
| 2     | 3,9      | 3,88     | 4,1      | 4,0      | 3,9     |
| 3     | 3,85     | 4,0      | 4,3      | 4,2      | 3,8     |
| 4     | 4,26     | 3,8      | 4,0      | 4,0      | 4,2     |
| 5     | 4,7      | 3,9      | 4,08     | 4,2      | 4,5     |
| 6     | 4,0      | 4,0      | 3,9      | 4,0      | 3,7     |
| 7     | 3,99     | 4,0      |          | 3,7      | 3,9     |
| 8     | 3,9      | 4,1      |          | 3,8      |         |
| 9     | 3,9      | 4,0      |          | 4,1      |         |
| 10    | 4,39     | 3,9      |          | 3,9      |         |
|       | $n_1=10$ | $n_2=10$ | $n_3=6$  | $n_4=10$ | $n_5=7$ |

Производители Кулак, Волчок, Молодой использовались в одном хозяйстве, Октябрь и Орлик — в другом.

### Контрольные вопросы

1. Что такое генеральная совокупность, выборка? Как составляют выборку?
2. Какие выборки называются большими и какие малыми?



3. Как составляют вариационный ряд?
4. Какими способами можно графически изобразить вариационные ряды?
5. Какими свойствами обладают средние величины?
6. Как вычисляют  $\bar{X}$  в малых и больших выборках?
7. Что такое средняя взвешенная? В каких случаях она применяется и как ее вычисляют?
8. Какие показатели характеризуют разнообразие признаков?
9. Как вычисляют среднее квадратическое отклонение в малых и больших выборках?
10. В каких случаях вычисляют коэффициент вариации? Приведите его формулу.
11. Что такое нормированное отклонение и для чего используется этот показатель?
12. Какие показатели применяются для измерения связи между признаками?
13. Как вычисляют коэффициент фенотипической корреляции в малых выборках?
14. Как вычисляют коэффициент фенотипической корреляции в больших выборках?
15. В чем заключается различие связи между признаками при положительных и отрицательных значениях коэффициента корреляции?
16. Что характеризуют коэффициенты регрессии? В чем различие между коэффициентами  $R_{x/y}$  и  $R_{y/x}$ ?
17. Как вычисляют коэффициент генетической корреляции?
18. Что такое ошибки репрезентативности? Чем отличаются они от ошибок измерения и вычисления?
19. Как вычисляют ошибку средней арифметической?
20. Приведите формулы вычисления ошибок  $\sigma$ ,  $C$ ,  $r$ ,  $R$ ,  $d$ .
21. Что такое доверительные вероятности? Какие доверительные вероятности используют в биологических, зоотехнических и ветеринарных исследованиях?
22. Как определяют достоверность выборочных показателей? Как определяют доверительные границы при работе с большими и малыми выборками?
23. Как определяют достоверность разности между выборочными средними арифметическими?
24. Что такое критерий соответствия (хи-квадрат) и как он используется?
25. В чем заключается цель дисперсионного анализа? Что называется общей, факторальной и остаточной дисперсией?
26. Какие бывают дисперсионные комплексы? Чем они характеризуются?
27. Как составляют однофакторный дисперсионный комплекс и вычисляют вспомогательные величины?
28. Какие показатели используются для оценки силы и достоверности влияния изучаемого фактора?



## Цитологические и биохимические основы наследственности

---

### ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Цитология — учение о клетке — является одной из основ генетики. Клетка — единое целое. Все ее структурные части находятся в тесной связи и взаимодействии между собой. В то же время каждая структура выполняет свою специфическую функцию. Функция хранения и передачи наследственной информации в основном связана с хромосомами клеточного ядра. Поэтому при изучении цитологических основ наследственности главное внимание уделяется хромосомам, их строению и распределению между дочерними клетками при митозе и мейозе.

#### Тема 1. СТРОЕНИЕ ХРОМОСОМ И ХРОМОСОМНЫЕ НАБОРЫ

##### Хромосомный набор соматических клеток дрозофилы

**Оборудование и материалы.** Микроскоп; препараты из имагинальных дисков ранней куколки самца и самки дрозофилы, окрашенные железным гематоксилином.

**Методика выполнения.** Изучение хромосом и их наборов в клетках начинается с хромосом одного из классических объектов генетики — плодовой мухи дрозофилы. В связи с небольшим числом хромосом в ядрах клеток этот объект удобен для изучения.

Изучают препарат сначала при малом увеличении микроскопа ( $8\times 10$ ), что дает возможность видеть большую площадь и выбрать наиболее удачное место на препарате. Хромосомы видны только в делящихся клетках. Поставив в центр поля зрения микроскопа одну из клеток, находящихся в средней стадии клеточного деления (в метафазе митоза), изучают ее хромосомы, пользуясь иммерсионным объективом ( $90\times 10$ ).

Хромосомы дрозофилы представляют собой интенсивно окрашенные тельца, имеющие форму палочек, спилек и небольших овальных телец (рис. 3). У дрозо-





Рис. 3. Диплоидные наборы хромосом самки (1) и самца (2) дрозофилы. X и Y — половые хромосомы.

филы в любой соматической клетке имеется 8 хромосом независимо от того, из каких органов приготовлен препарат (правило постоянства числа хромосом).

Некоторые хромосомы имеют форму изогнутых палочек или шпилек. В месте их перегиба хромосома утончена. Этот участок хромосомы (первичная перетяжка) содержит специальную структуру — центромеру, играющую важную роль в клеточном делении. Первичная перетяжка подразделяет хромосому на два плеча. Положение центромеры в хромосоме имеет большое значение для описания хромосом. Из восьми хромосом дрозофилы 4 имеют центромеру в середине, при этом оба их плеча одинаковой длины. Такие хромосомы называются *метацентрическими*.

Рассматривая препарат из клеток самца дрозофилы, можно найти хромосому, имеющую плечи разной длины. Такие хромосомы называются *субметацентрическими*. Наряду с ними можно найти хромосому, напоминающую по форме палочку. Центромера в ней расположена вблизи одного из концов. У такой хромосомы только одно плечо. Хромосомы этого типа называются *acroцентрическими*. Наконец, у дрозофилы имеются очень маленькие овальные хромосомы, называемые микрохромосомами. Они тоже имеют лишь одно плечо и, следовательно, относятся к акроцентрическому типу.

Таким образом, по размерам, положению центромеры и длине плечей можно дифференцировать хромосомы, входящие в хромосомный набор клеток. Важно отметить, что в неодинаковых по строению хромосомах находятся различные блоки генов (правило индивидуальности хромосом).

Рассматривая препараты хромосомных наборов в клетках самки дрозофилы, можно видеть, что в набор



входят: одна пара палочковидных акроцентрических хромосом (хромосомы I пары), две пары крупных метацентрических с плечами равной длины (хромосомы II и III пар) и одна пара микрохромосом (хромосомы IV пары). Следовательно, набор хромосом в клетках тела дрозофилы двойной, или диплоидный; каждая из индивидуально различных хромосом имеет подобного себе по форме, т. е. гомологичного партнера (правило парности хромосом).

При рассмотрении хромосомных наборов самца и самки дрозофилы можно обнаружить различие между ними. Оно касается только I пары хромосом: у самки обе хромосомы I пары акроцентрические. Они называются X-хромосомами; у самца же X-хромосома только одна, а ее партнером служит субметацентрическая Y-хромосома. Эти хромосомы называются половыми. Остальные парные хромосомы, одинаковые у самца и самки, называются аутосомами.

### **З а д а н и я**

**Задание 1.** Пользуясь иммерсионным объективом, подсчитайте в поле зрения микроскопа число хромосом в метафазе на препарате из клеток дрозофилы.

**Задание 2.** Рассмотрите форму отдельных хромосом на препарате из клеток самца дрозофилы.

**Задание 3.** Зарисуйте хромосомный набор самца и самки дрозофилы, пронумеровав гомологичные пары.

### **Хромосомный набор свиньи**

**Оборудование и материалы.** Микроскоп; препараты, изготовленные из культуры лейкоцитов периферической крови свиней, окрашенные ацет-орсеином\*; микрофотография метафазной пластинки свиньи; ножницы, клей.

При изготовлении препаратов руководствуются особой методикой, принципиальные основы которой сводятся к следующему. Живые, размножающиеся в культуре клетки обрабатывают колхицином — веществом, задерживающим митоз на стадии метафазы. Это позволяет получить на одном препарате много клеток с отчетливо видимым хромосомным набором. За несколько минут до фиксации культуру помещают в гипотонический раствор. Набухание клеток

\* Методика изготовления препаратов описана в работе В. Н. Тихонова и А. И. Трошиной. Сельскохозяйственная биология, VI, № 6, 1971, стр. 874.



## Хромосомный набор кур

**Оборудование и материалы.** Микроскоп; препараты клеток костного мозга, окрашенные по Унна-блю\*.

**Методические указания.** Хромосомы птиц являются более трудными цитологическими объектами по сравнению с хромосомами млекопитающих. Применяя экспресс-метод, разработанный Д. С. Добриным, И. Л. Гольдман, В. Х. Нечипоренко (1968), можно получить препарат хромосом клеток костного мозга сельскохозяйственной птицы в течение 3—4 ч.

**Изготовление препарата.** За 1 ч до уоя 1—3-суточным цыплятам внутрибрюшинно вводят раствор колхицина из расчета 0,01 мл 0,04%-ного раствора на 1 г живого веса птицы. После уоя бедренную кость цыплят быстро отпрепаровывают и вымывают костный мозг 2 мл 0,7%-ного раствора основного цитрата натрия, предварительно подогретого до 37°. Этим же раствором вымывают костный мозг из другой кости. Суспензию клеток костного мозга помещают на 30 мин в термостат при температуре 37°, после чего ее переносят на 5 мин в холодильник (+4°). Отделяют цитрат центрифугированием в течение 10 мин при 400 оборотах в 1 мин. Надосадочную жидкость сливают, а клетки фиксируют смесью, состоящей из 1 части ледяной уксусной кислоты и 3 частей абсолютного метилового спирта, приливая смесь осторожно по стенкам пробирки, чтобы осадок остался на дне, после чего клетки ресуспендируют с помощью пастеровской пипетки. Объем фиксатора должен быть больше осадка примерно в 5 раз. Пробирки ставят в холодильник (+4°) на 30 мин. Центрифугируют при 600 оборотах в 1 мин и удаляют фиксатор. Вместо него приливают столько же 45%-ной уксусной кислоты. После тщательного ресуспендирования взвесь снова центрифугируют при тех же оборотах. Надосадочную жидкость удаляют, и клетки ресуспендируют в новой порции уксусной кислоты, количество которой превышает в 2—3 раза осадок. Капли взвеси переносят на подогретое предметное стекло и после просушивания препарат окрашивают по Унна-блю.

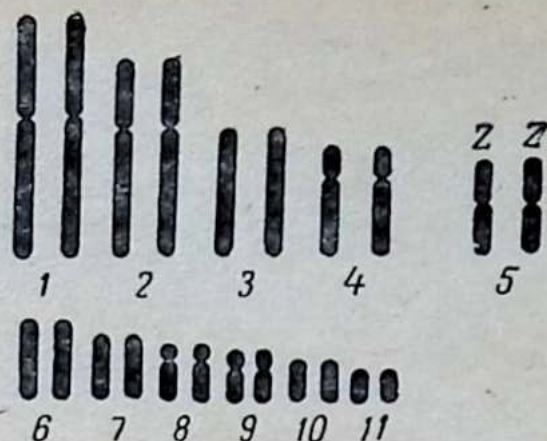
В клетках тканей кур содержится в диплоидном наборе 78 хромосом (39 пар), резко различающихся по величине. По данным Н. А. Панченко, они могут быть разделены на 3 группы: группу А, состоящую из 5 пар макрохромосом, группу В из 6 пар субмакрохромосом и группу С, включающую 26 пар микрохромосом. Хромосомы первых двух групп отчетливо дифференцируются, так как отличаются друг от друга по размеру и положению центромеры (рис. 6).

**Группа А** (макрохромосомы) включает 5 пар хромосом (I—V пары). Их нумерация соответствует убывающей длине. Самые

\* Методика изготовления препаратов описана в работе Н. А. Панченко «Цитология и генетика», VI, № 2, 1972, стр. 153.



Рис. 6. Идиограмма хромосом петуха. Цифрами обозначены порядковые номера хромосом; ZZ — половые хромосомы.



большие хромосомы I пары хотя и относятся к субметацентрическому типу, но по длине плечи различаются очень незначительно. На некоторых метафазных пластинках они кажутся почти равноплечими.

Крупные субметацентрические хромосомы II пары существенно различаются по длине плеч. Крупные хромосомы III пары акроцентрического типа. По длине они равны длине большого плеча хромосом II пары. Хромосомы IV пары субметацентрические. По длине они почти равны предыдущим, но резко отличаются от последних положением центромеры. Хромосомы V пары — половые (Z-хромосомы). Они четко отличаются от всех хромосом группы A, так как являются метацентрическими. У петуха их две, у курицы одна.

*Группа B* (субмакрохромосомы) включает 6 пар аутосом среднего размера (VI—XI пары). Из них хромосомы первых трех пар акроцентрические, а последующих трех пар метацентрические.

В *группу C* входят очень мелкие хромосомы (микрохромосомы) овальной, иногда почти шарообразной формы. Дифференцировать их в настоящее время не представляется возможным.

### З а д а н и я

**Задание 1.** Рассмотрите препарат клеток костного мозга кур. Найдите делящиеся клетки на стадии метафазы. Рассмотрите метафазную пластинку под иммерсией. Подсчитайте число хромосом.

**Задание 2.** Изучив метафазную пластинку, зарисуйте хромосомы групп A и B.

### Изучение строения хромосом на препаратах гигантских хромосом

**Оборудование и материалы.** Микроскоп, предметные и покровные стекла, пипетка, препаровальные иглы; живой материал — мотыль (личинка комара *Chironomus*); готовые препараты слюнных желез личинки дро-



зофилы; красители — метиленовый синий и ацет-орсеин.

Краситель ацет-орсеин готовят заранее. Для этого берут 0,5 г ацет-орсеина и 22 мл ледяной уксусной кислоты. Кислоту нагревают в водяной бане и всыпают в нее отвешенное количество порошкообразного ацет-орсеина; содержимое встряхивают и вновь нагревают до кипения. После полного растворения красителя раствор охлаждают, фильтруют и добавляют в него 28 мл дистиллированной воды. Приготовленный краситель может храниться долго. Перед употреблением раствор красителя нужно профильтровать.

**Методика выполнения.** Для изучения строения хромосом целесообразно использовать препараты гигантских хромосом из слюнных желез двукрылых; их можно быстро изготовить из слюнных желез мотыля. Удобно также пользоваться готовыми препаратами слюнных желез личинок дрозофилы. Препараты слюнных желез мотыля рассматривают под малым ( $10\times 8$ ) и большим увеличением микроскопа, а препараты слюнных желез дрозофилы — под большим увеличением ( $10\times 40$ ).

Для изготовления препаратов из слюнных желез мотыля его кладут на предметное стекло и, прижав препаровальной иглой головной конец, отделяют последний от туловища. При этом вместе с головой отделяется передний участок пищеварительных органов. Обнаружив здесь слюнные железы в виде овальных плотных полупрозрачных телец, их переносят на другое предметное стекло в каплю красителя, закрывают покровным стеклом и осторожно надавливают на него пальцем. Через 10—15 минут препарат рассматривают под микроскопом.

У дрозофилы 8 хромосом, но в слюнных железах гомологичные хромосомы конъюгируют, соединяясь друг с другом попарно по всей длине, так что видны как бы 4 хромосомы (рис. 7). Кроме того, все хромосомы соединены друг с другом гетерохроматиновыми областями вокруг центромер. Из этого участка (так называемого хромоцентра) в разные стороны отходят плечи хромосом. X-хромосома акроцентрическая (с одним плечом), II и III хромосомы метацентрические (каждая с двумя длинными плечами); IV (микрохромосома) также с одним, но очень коротким плечом. Таким образом, можно видеть, что из хромоцентра отходят в стороны 5 длинных и 1 короткое плечи хромосом. Под микроскопом видно, что хромосомы поперечно исчерчены: состоят из темных и светлых дисков различной толщины. Чередование дисков характерно для каж-



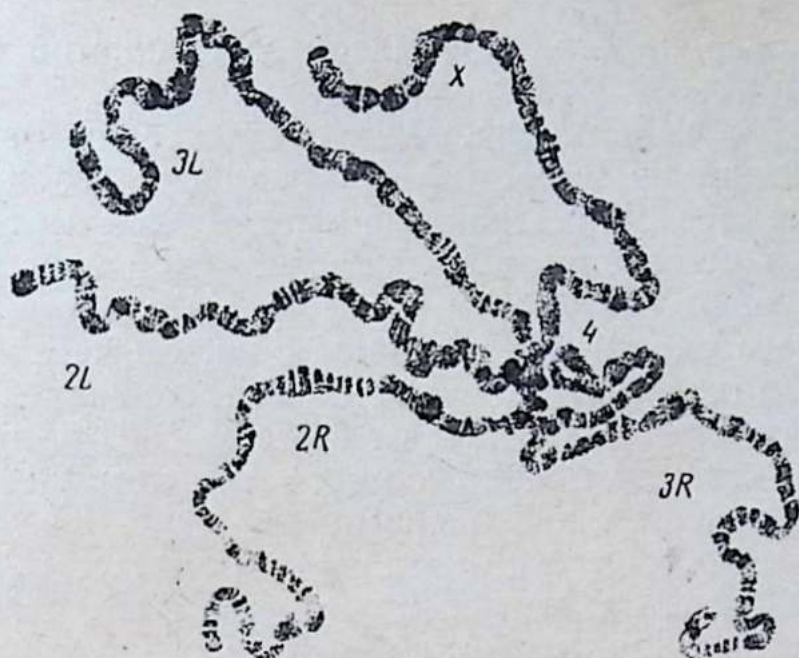


Рис. 7. Гигантские хромосомы слюнных желез личинки дрозофилы.

Цифрами обозначены номера пар хромосом; *L* — левое плечо; *R* — правое плечо.

дого участка хромосомы, что позволяет опознать не только каждую хромосому, но и отдельные ее участки, в которых сосредоточены определенные блоки генов.

### З а д а н и я

**Задание 1.** Рассмотрите на препарате (под микроскопом) строение гигантских хромосом слюнных желез мотыля.

**Задание 2.** Зарисуйте набор гигантских хромосом дрозофилы.

### Изучение полового хроматина в ядрах клеток эпителия ротовой полости

Половой хроматин характерен для ядер клеток самок млекопитающих. Он представляет одну из пары X-хромосом, находящуюся в неактивном состоянии. В ядрах клеток самцов половой хроматин встречается редко. Исследование полового хроматина позволяет определить пол объекта, от которого взяты клетки. Для исследования полового хроматина удобно использовать мазок со слизистой оболочкой полости рта.

**Оборудование и материалы.** Микроскоп, предметные и покровные стекла, шпатель, пипетка, кусок марлевого бинта; краситель — ацет-орсеин (его пригото-



ление описано на стр. 82); мазок со слизистой оболочки полости рта.

**Методика выполнения.** Чистым шпателем берут соскоб эпителия из полости рта и наносят его на предметное стекло. Пипеткой на мазок наносят каплю раствора ацет-орсеина в ледяной уксусной кислоте. Мазок покрывают покровным стеклом. Не сдвигая последнее, на него слегка надавливают пальцем через марлю. Во избежание быстрого высыхания препарата края покровного стекла заливают клеем БФ для стекла. Через 15—20 мин препарат рассматривают под иммерсией с матовым светофильтром.

В клетках эпителия половой хроматин обнаруживается в виде округлого тельца, лежащего непосредственно под ядерной мембраной и интенсивно окрашивающегося красителями на хроматин.

В мазке эпителия ротовой полости самок млекопитающих половой хроматин обнаруживается в среднем в 50% ядер (от 25 до 70%), в мазке эпителия самцов — в единичных ядрах.

### **З а д а н и я**

**Задание 1.** Рассмотрите под микроскопом мазок со слизистой оболочки полости рта животного (самки).

**Задание 2.** Зарисуйте ядра с половым хроматином и без него.

### **Т е м а 2. МИТОЗ И МЕЙОЗ**

Изучение на практических занятиях митоза и мейоза имеет важнейшее значение для понимания цитологических основ наследственности. Митоз представляет собой биологический механизм, обеспечивающий сохранение в клетках тела диплоидного набора хромосом. При мейозе в половых клетках образуется гаплоидный набор.

#### **Митоз в клетках корешков растений**

**Оборудование и материалы.** Микроскоп; препараты продольных и поперечных срезов через корешок лука или гиацинта (предпочтительнее использовать препараты гиацинта, так как хромосомы у него значительно крупнее).



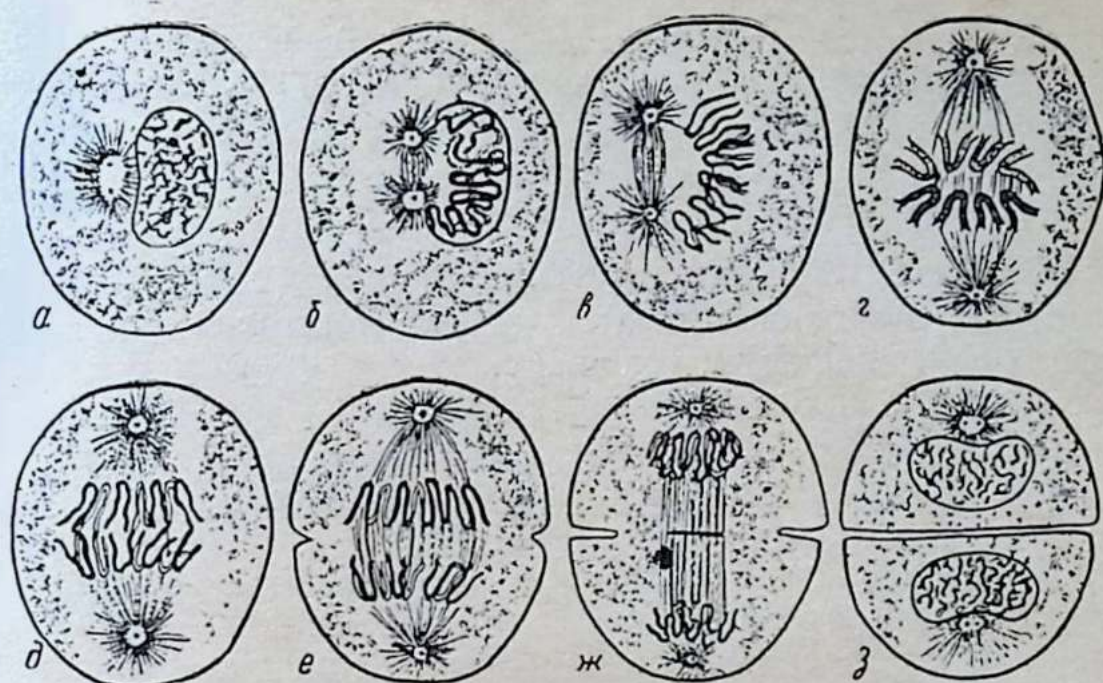


Рис. 8. Фазы митоза (схема):

а, б — профаза; в, г — метафаза; д, е — анафаза; ж, з — телофаза.

**Методические указания и порядок выполнения.** Под малым увеличением микроскопа находят на продольном срезе зону, в которой имеется много делящихся клеток. Она расположена, несколько отступя от конца корешка. Затем переводят микроскоп на большое увеличение и находят различные фазы митоза (рис. 8).

В профазе митоза ядра крупные. Хромосомы лежат под оболочкой ядра в виде клубка длинных и тонких нитей. В поздней профазе хромосомы в результате спирализации становятся короче и толще. В конце профазы ядерная оболочка растворяется. На стадии метафазы короткие и толстые хромосомы находятся в цитоплазме в области экватора клетки. Каждая из них расщеплена продольно на две хроматиды, которые представляют собой будущие хромосомы дочерних клеток. Хроматиды соединены друг с другом в области центромеры. В поздней метафазе хроматиды отделяются друг от друга и в этой области, после чего они уже ничем не связаны между собой. В анафазе митоза происходит важнейший процесс — распределение генетического материала между дочерними клетками путем расхождения парных хроматид к противоположным полюсам клетки (от каждой материнской хромосомы одна хроматида направляется к одному, а вторая — к другому полюсу). С этого момента хроматиды материнских хромосом можно рассматривать как хромосомы дочерних клеток. К каждому полюсу отходит диплоидный набор дочерних хромосом. На препаратах видно, что расходящиеся к полюсам метацентрические хромосомы изогнуты в области центромеры, а акроцентрические имеют форму прямой палочки. Стадия телофазы характеризуется концентрацией дочерних хромосом у полюсов клетки. При этом хромосомы деспирализуются, превращаясь в длинные тонкие нити.



Вокруг них образуется ядерная оболочка. В поздней телофазе между дочерними клетками возникает перегородка — клеточная мембрана.

### З а д а н и я

**Задание 1.** Найдите на препаратах (под микроскопом) и рассмотрите различные фазы митоза — профазу, метафазу, анафазу и телофазу.

**Задание 2.** Зарисуйте фазы митоза.

### Митоз в клетках эпителия роговицы свиньи

**Оборудование и материалы.** Микроскоп; препараты поперечного среза многослойного эпителия роговицы свиньи, окрашенные железным гематоксилином.

**Методика выполнения.** Препараты эпителия роговицы рассматривают при малом увеличении микроскопа. Наружный слой роговицы состоит из уплощенных клеток, внутренний — из цилиндрических, неодинаковой длины и различной ширины. В этом слое нередко встречаются клетки на разных стадиях митоза (рис. 9). При этом следует иметь в виду, что из-за большого числа хромосом и их малых размеров картина фаз митоза не является такой четкой, как в клетках гиацинта.

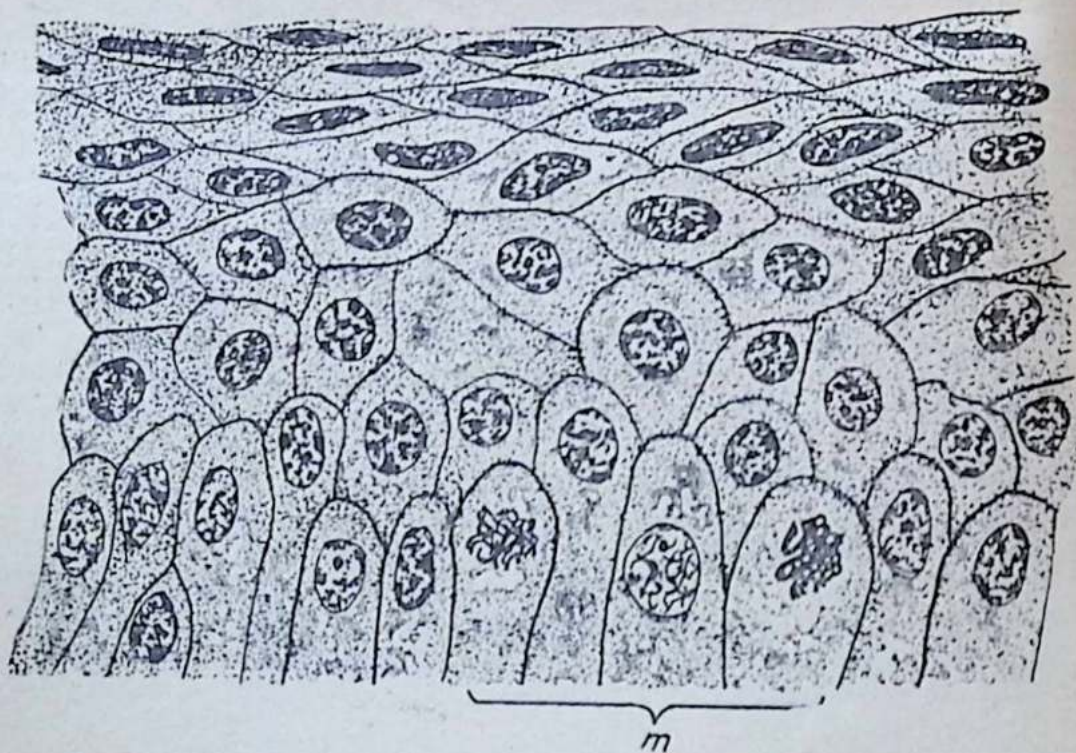


Рис. 9. Митоз (*m*) в клетках эпителия роговицы свиньи.



## **З а д а н и я**

**Задание 1.** Найдите на препаратах и рассмотрите под микроскопом клетки на стадиях профазы, метафазы, анафазы и телофазы.

**Задание 2.** Зарисуйте картину фаз митоза.

### **Митоз в клетках селезенки телят**

**Оборудование и материалы.** Микроскоп, кусочек селезенки телят, фильтровальная бумага, баночка с раствором Карнуа, две баночки с 70-градусным спиртом, песочные часы, предметные и покровные стекла.

**Методика выполнения.** Небольшой кусочек селезенки обсушивают от крови фильтровальной бумагой, фиксируют в растворе Карнуа в течение 10 мин, после чего промывают последовательно по 5 мин в двух баночках с 70-градусным спиртом, затем кусочек обработанной селезенки кладут на предметное стекло, покрывают покровным стеклом и надавливают на него пальцем.

Препарат готов для изучения под микроскопом.

## **З а д а н и я**

**Задание 1.** Приготовьте препарат селезенки телят.

**Задание 2.** Найдите и рассмотрите на препарате клетки на разных стадиях митоза.

### **Изучение фаз и стадий мейоза по схемам**

**Иллюстративный материал.** Таблица фаз и стадий мейоза.

**Методические указания.** У животных мейоз происходит во время созревания половых клеток и состоит из двух быстро следующих друг за другом клеточных делений. Первое из них редукционное. Оно ведет к уменьшению числа хромосом вдвое. Второе — эквационное, ведущее, как и при митозе, к расхождению хроматид. Каждое из этих двух делений состоит из четырех фаз — профазы, метафазы, анафазы и телофазы.

Профаза первого деления мейоза состоит из пяти стадий — лептотены, зиготены, пахитены, диплотены и диакинеза. Происходящие во время этих стадий процессы имеют большое значение для понимания генетических явлений. Поэтому они должны быть детально изучены.



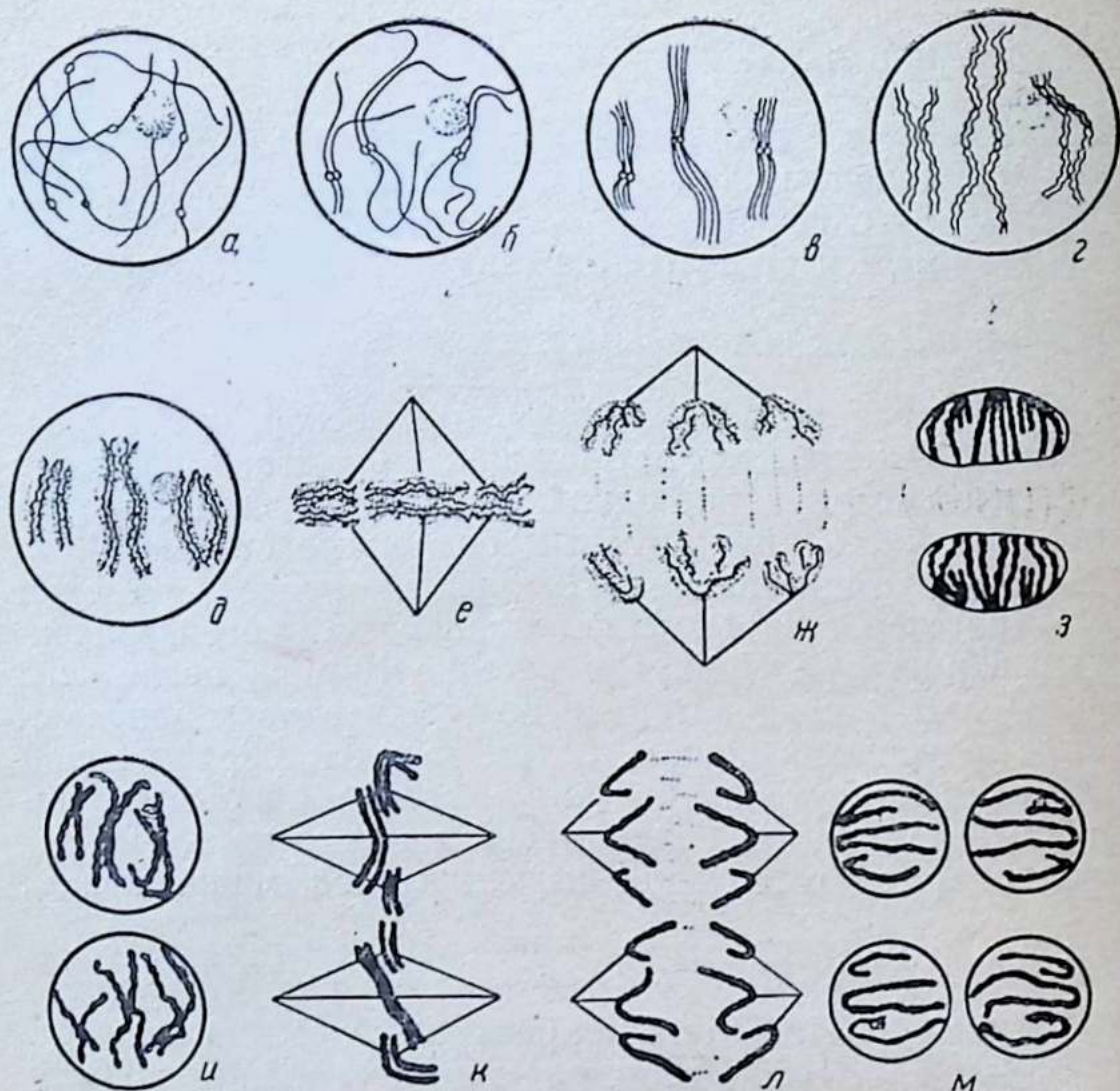


Рис. 10. Фазы и стадии мейоза (схема). Изображено ядро, содержащее три пары хромосом:  
 а — стадия лептотены; б — стадия зиготены; в — стадия пахитены; г — стадия диплотены; д — стадия диакинеза; е — метафаза; ж — анафаза; з — телофаза 1-го деления; и — профаза 2-го деления; к — метафаза 2-го деления; л — анафаза 2-го деления; м — телофаза 2-го деления.

В ядрах незрелых половых клеток, как и в ядрах соматических, содержится диплоидный набор хромосом. Профаза первого деления мейоза начинается со стадии лептотены (рис. 10, а). Она характеризуется увеличением размеров ядра, в котором становится видным диплоидный набор хромосом. Хромосомы нитевидные.

Во время второй стадии — зиготены (рис. 10, б) — происходит конъюгация хромосом. Гомологичные хромосомы попарно притягиваются друг к другу по всей своей длине. Конъюгируют только гомологичные хромосомы. При этом их центромеры и плечи точно прилегают друг к другу одинаковыми участками.

Третья стадия профазы — пахитена (рис. 10, в) — очень продолжительна. Гомологичные хромосомы остаются связанными. Такие сдвоенные хромосомы, каждая из которых состоит из двух хроматид, называются бивалентами (по числу хромосом) или тетрадами (по числу хроматид). На стадии пахитены парные хромати-



ды в некоторых местах разрываются и обмениваются гомологичными участками. Это явление, имеющее исключительно большое значение для генетики, получило название перекреста хромосом, или *кроссинговера*.

Четвертая стадия — диплотена — (рис. 10,г) — характеризуется возникновением сил отталкивания. Хромосомы, составляющие бивалент, начинают отходить друг от друга, но остаются связанными в тех местах, где произошел кроссинговер.

Во время последней, пятой, стадии профазы первого деления мейоза — диакинеза (рис. 10,д) — происходит спирализация хромосом, причем они становятся короткими и толстыми. Оболочка ядра разрушается, и деление ядра вступает в стадию метафазы.

Метафаза первого деления мейоза (рис. 10,е) характеризуется тем, что в цитоплазме находятся не одиночные хромосомы, а располагающиеся по экватору клетки биваленты, состоящие из тетрады (четверки) хроматид.

Во время анафазы первого деления (рис. 10,ж) парные хромосомы, составляющие бивалент, расходятся к противоположным полюсам клетки, к которым отходит таким образом гаплоидный набор хромосом. Хромосомы имеют двуххроматидное строение. В телофазе из них образуются ядра (рис. 10,з).

Вскоре после короткого периода интеркинеза, во время которого хромосомы остаются спирализованными, начинается второе деление мейоза. В профазе и метафазе (рис. 10,и,к) клетки имеют гаплоидный набор двуххроматидных хромосом. В анафазе (рис. 10,л) хроматиды каждой хромосомы отходят к противоположным полюсам. Наконец, в телофазе второго деления (рис. 10,м) образуются ядра, содержащие гаплоидный набор однохроматидных хромосом.

В связи со сложностью явлений, происходящих при мейозе, необходимо обратить внимание на три важных следствия этого процесса.

1. Уменьшение числа хромосом вдвое. В образующихся после мейоза клетках вместо диплоидного набора хромосом содержится гаплоидный. Это имеет большое генетическое значение, так как поддерживает постоянство числа хромосом при размножении (после слияния половых клеток в процессе оплодотворения вновь образуется диплоидный набор).

2. Комбинирование хромосом при мейозе. Парные хромосомы, содержащиеся в диплоидном наборе, имеют различное происхождение. Одна из них происходит от хромосомы, полученной из яйцеклетки матери (несет в себе только материнские гены), другая — от хромосомы, полученной через сперматозоид отца (несет лишь отцовские гены). При расхождении парных хромосом при первом делении мейоза в гамету попадает одиночный набор, состоящий частично из хромосом материнского



происхождения и частично из хромосом отцовского. При этом происходит случайное комбинирование хромосом различного происхождения, которое лежит в основе генетической разнородности гамет, образуемых в организме.

3. Кроссинговер — обмен гомологичными участками парных хромосом, одна из которых имеет материнское, а другая отцовское происхождение. Это приводит к возникновению новых по генному составу хромосом, в которых сочетаются гены обоих родителей.

**Задание.** Изучить по схеме процессы, происходящие во время мейоза.

### **Изучение стадии профазы мейоза на препаратах яичников кролика**

**Оборудование и материалы.** Микроскоп, препараты яичников кролика, окрашенные гематоксилином Гайденгайна\*.

**Методические указания.** На препаратах из яичников взрослых кроликов половые клетки — ооциты находятся на стадиях диплотены и диакинеза, которые и следует изучить. При рассмотрении под малым увеличением микроскопа препарата яичника можно найти растущий фолликул, окруженный двумя или несколькими слоями фолликулярного эпителия, но не имеющий внутренней полости. В таких фолликулах ооциты находятся на стадии диплотены. Их крупные ядра следует рассматривать под большим увеличением или под иммерсией.

Внутри ядра можно увидеть два крупных ядрышка. Хромосомы рассеяны по ядру, деспирализованы и представляют собой нити с неровными очертаниями, иногда с заметными короткими боковыми выступами, отходящими от оси хромосомы (хромосомы типа ламповых щеток). На этой стадии хромосомы обладают метаболической активностью, на них образуются гранулы рибонуклеотидов, хорошо заметные на препарате в виде зерен различной величины. На препарате можно обнаружить крупные фолликулы, имеющие внутреннюю полость. В тех из них, в которых ядро попало

---

\* Методика изготовления препаратов описана в статье Е. В. Зыбиной «Цитология и генетика», II, № 1, 1969, стр. 25.



в плоскость среза, ооцит находится на стадии диакинеза. В ядрах видны два крупных ядрышка, гранулы рибонуклеотидов и короткие толстые хромосомы, имеющие отчетливое строение бивалентов. Последние скапливаются вокруг ядрышек.

### **З а д а н и я**

**Задание 1.** Рассмотрите под малым увеличением микроскопа препарат яичника. Найдите растущий фолликул без внутренней полости. Рассмотрите его под большим увеличением или под иммерсией. Найдите крупные ядра ооцита на стадии диплотены.

**Задание 2.** Найдите на препарате крупные фолликулы с внутренней полостью. Рассмотрите на препарате те фолликулы, в которых ядро ооцита попало в плоскость среза.

**Задание 3.** Рассмотрите и зарисуйте ядра ооцитов на стадии диплотены и диакинеза.

## **БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ**

При изучении строения клетки особое внимание было обращено на хромосомы, поскольку они играют основную роль в явлениях наследственности.

Молекулярная генетика изучает вопрос о связи явлений наследственности со строением молекул веществ, входящих в состав хромосом. При изучении хромосом выявлены две группы сложных органических соединений — белки и нуклеиновые кислоты. Установлено, что веществами, обуславливающими явления наследственности, служат нуклеиновые кислоты. Изучение их химических свойств служит предметом биохимии, в курсе же генетики рассматривается только вопрос о связи между строением молекул нуклеиновых кислот и явлениями наследственности.

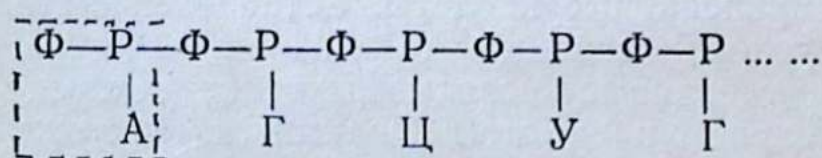
При изучении этого вопроса в практикуме используются графические модели. Последние отражают существенные черты изучаемого явления, устраняя несущественные для познания данного явления детали. Графическое моделирование строения нуклеиновых кислот позволяет понять их роль в явлениях наследственности и изменчивости.



### Графическое моделирование строения нуклеиновых кислот. Комплементарность азотистых оснований в молекуле ДНК

Разбор примеров моделируемого явления. Нуклеиновые кислоты содержатся в клетках в двух видах — в виде рибонуклеиновой кислоты (РНК), находящейся как в цитоплазме, так и в ядре, и в виде дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), содержащейся в основном в хромосомах и являющейся веществом наследственности. Нуклеиновые кислоты — макромолекулярные вещества: молекулярный вес РНК нередко превышает 1 млн., а у ДНК достигает 100—200 млн. Структура нуклеиновых кислот в принципе не сложна: молекула РНК представляет собой длинную цепь, состоящую из последовательно расположенных звеньев — нуклеотидов. Вещества с таким строением называются линейными полимерами, а входящие в состав цепи звенья — мономерами. Следовательно, РНК представляет собой линейный полимер, а его мономерами являются нуклеотиды.

Нуклеотид состоит из трех компонентов — фосфата, т. е. остатка фосфорной кислоты (Ф), пятиатомного сахара — рибозы (Р) и одного из четырех азотистых оснований: аденина (А), гуанина (Г), цитозина (Ц) или урацила (У). Таким образом, структура РНК может быть представлена следующей моделью:



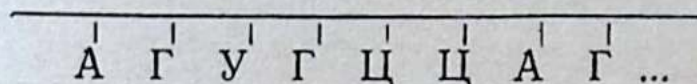
На приведенной выше схеме изображен небольшой участок молекулы РНК, состоящей из пяти нуклеотидов (первый нуклеотид находится внутри квадрата). Вся же полимерная молекула РНК состоит из сотен или тысяч последовательно соединенных нуклеотидов.

Рибонуклеиновые кислоты представляют обширную группу индивидуально различных соединений. Как видно из приведенной выше модели, молекула РНК состоит из остова, в котором регулярно чередуется фосфат и

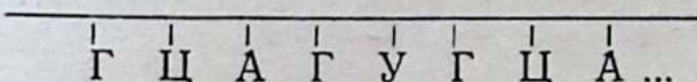


рибоза, и ответвляющихся от остова азотистых оснований (А, Г, Ц, У). Поскольку остов РНК всех видов идентичен, различие между ними заключается лишь в последовательности оснований. Это позволяет использовать для демонстрации различий в строении молекул РНК более простые модели, в которых рибозо-фосфатный остов изображен прямой линией.

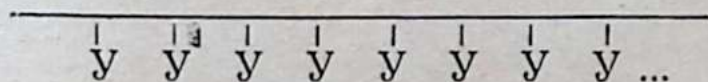
1.



2.

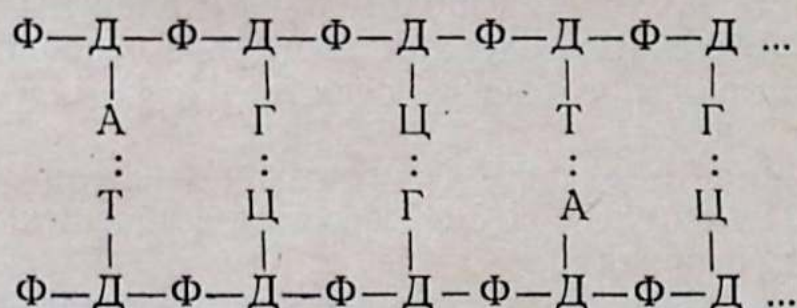


3.



Третья модель отражает строение искусственно синтезированной РНК, включающей только одно азотистое основание — урацил.

Молекула ДНК тоже состоит из нуклеотидов; последние отличаются от нуклеотидов РНК тем, что в их состав вместо рибозы входит дезоксирибоза (Д), а вместо урацила — тимин (Т). Кроме того, молекула ДНК состоит из двух связанных между собой полинуклеотидных цепей, скрученных в виде спирали. В раскрученном виде участок молекулы ДНК может быть представлен следующей моделью:



Как это видно на модели, молекула ДНК в раскрытом виде образует подобие лестницы. Ее остов образован двумя цепями, в которых регулярно повторяются группы фосфата и дезоксирибозы. «Ступени лестницы» состоят из пар взаимодополняющих (комплементарных) азотистых оснований, причем комплементарным основа-



нием для тимина (Т) служит аденин (А), для гуанина (Г) — цитозин (Ц). В данном случае изображен участок молекулы ДНК, состоящий из пяти пар нуклеотидов. Молекула же состоит из тысяч нуклеотидов. Молекулы ДНК, несмотря на общность строения, бесконечно разнообразны. Определенная последовательность расположения пар азотистых оснований придает каждой молекуле ее уникальные, неповторимые особенности. В связи с тем, что дезоксирибозо-фосфатный остов в молекулах ДНК идентичен, различие между ними можно отразить простыми моделями, в которых показано только чередование комплементарных пар азотистых оснований:

1.

|   |   |   |   |   |   |   |   |      |
|---|---|---|---|---|---|---|---|------|
| А | Г | Г | Т | Ц | Ц | Г | Т | А... |
| Т | Ц | Ц | А | Г | Г | Ц | А | Т... |

2.

|   |   |   |   |   |   |   |   |      |
|---|---|---|---|---|---|---|---|------|
| Т | Т | А | Г | А | А | Т | Ц | Г... |
| А | А | Т | Ц | Т | Т | А | Г | Ц... |

### З а д а н и я

**Задание 1.** Участок полимерной молекулы рибонуклеиновой кислоты содержит азотистые основания, расположенные в последовательности: Ц, Г, Г, А, Ц, Ц, А, Г, Ц.

Представьте в виде графической модели расположение в молекуле РНК фосфатных, рибозных групп и азотистых оснований.

**Задание 2.** Изобразите графически модель строения молекулы ДНК, содержащей в одной из полинуклеотидных цепей азотистые основания в последовательности, приведенной в первом задании.

**Задание 3.** Изобразите графически модели строения молекул ДНК с приведенными ниже последовательностями азотистых оснований в одной из полинуклеотидных цепей:



- 1) Т, А, Г, А, Ц, Ц, А, Т;
- 2) Г, Г, Т, А, А, Ц, Ц, А;
- 3) Ц, Т, А, Ц, Т, А, Г, Г.

**Задание 4.** Подсчитайте порознь число четырех видов азотистых оснований в двойной цепи молекулы ДНК, исходя из приведенных ниже последовательностей оснований в одной из ее цепей:

- 1) Т, Т, Ц, А, Т, Г, Т, Т, Г, А, Т;
- 2) А, Г, Ц, Г, Ц, Т, Ц, Ц, Г, А, Т, Г, Ц;
- 3) А, Г, Ц, Г, А, Г, Г, Ц, Т, Ц, Ц, А, Г, Ц.

Чему равно отношение комплементарных оснований  $\left(\frac{А}{Т} \text{ и } \frac{Г}{Ц}\right)$  в молекуле? Распространяется ли выявленное Вами правило соотношения комплементарных оснований на некомплементарные (например,  $\frac{Т}{Ц}$  и  $\frac{Г}{А}$ ) ?

**Задание 5.** Вирус ФХ 174 паразитирует в кишечной палочке. Зрелые вирусные частицы, выходящие после распада бактериальной клетки во внешнюю среду, имеют одноцепочную ДНК (плюс-цепь). После заражения новых бактериальных клеток на плюс-цепи достраивается по принципу комплементарности минус-цепь, и вирусная ДНК приобретает двуцепочное строение.

Изобразите графически модель минус-цепи вируса, образующейся при заражении бактерий вирусом с нижеприведенными последовательностями азотистых оснований в плюс-цепи:

- 1) Т, Ц, А, Ц, Ц, А, Г, Т;
- 2) Ц, Г, Т, А, А, Ц, Т, А.

### Графическое моделирование авторепродукции ДНК

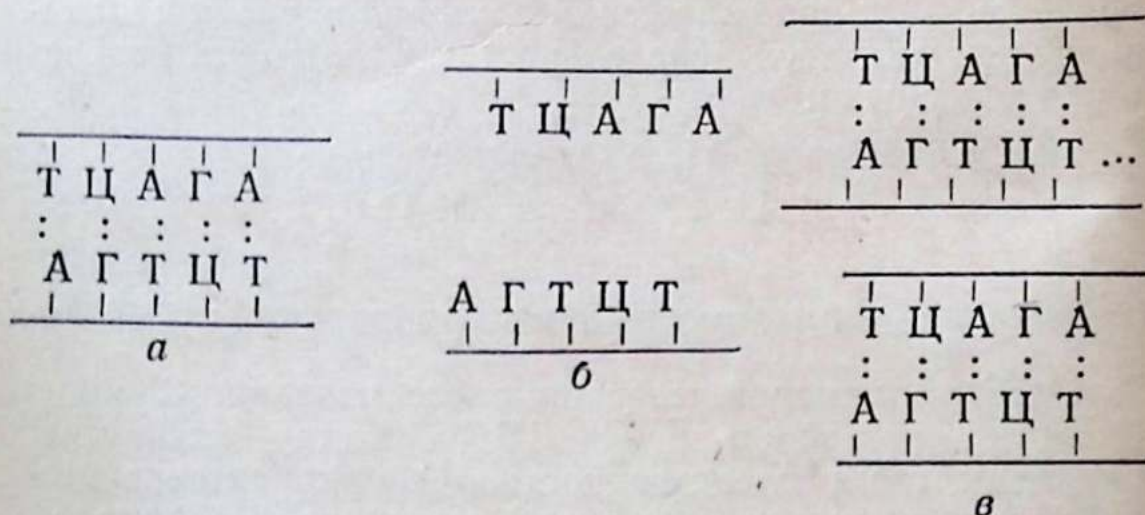
**Разбор примеров моделируемого явления.** С общепризнанной биологической точки зрения ДНК представляет интерес как вещество наследственности. Она характеризуется двумя важными свойствами: 1) молекула ДНК способна к авторепродукции (самовоспроизведению), при которой она воспроизводит две молекулы с той же самой уникальной последовательностью пар азотистых оснований; 2) молекулы ДНК хранят и передают информацию о всей совокупности видовых и индивидуальных



наследственных признаков организма. Ниже рассматривается первое из отмеченных свойств.

Авторепродукция молекул ДНК предшествует клеточному делению. Перед делением клетки на две дочерние все молекулы ДНК должны воспроизвести подобные им молекулы, с тем чтобы каждая из двух дочерних клеток получила полный набор уникальных молекул ДНК и, следовательно, полный объем наследственной информации, содержащейся в ДНК материнской клетки. Авторепродукция происходит в интерфазе митоза. Метод моделирования позволяет отвлечься от многих сторон процесса авторепродукции и рассмотреть лишь вопрос о том, почему при авторепродукции молекула ДНК дает две совершенно подобные друг другу молекулы.

Принцип авторепродукции предельно прост. В его основе лежит комплементарность (взаимодополняемость) азотистых оснований. При авторепродукции двойная нуклеотидная цепь молекулы ДНК распадается на две одиночные цепи, и каждая из них, присоединяя комплементарные свободные нуклеотиды, достраивает вторую нуклеотидную цепь. В получившейся при этом «лестнице» ступени могут состоять только из пар: аденин — тимин и гуанин — цитозин. Процесс происходит в соответствии с моделью, представленной ниже.



На приведенной схеме *а* — исходная двойная цепь молекулы ДНК, *б* — расхождение двух полинуклеотидных цепей, *в* — достройка двух дочерних цепей по принципу комплементарности. Как это видно на схеме, две дочерние молекулы ДНК подобны исходной молекуле.



### З а д а н и я

**Задание 1.** Азотистые основания в одной из цепей молекул ДНК находятся в последовательности:

А, Г, А, Г, А, Г, А, Г;  
 А, Г, Ц, Т, А, Г, Ц, Т;  
 Ц, Ц, Г, А, Т, А, Ц, Г.

Представьте в виде трех графиков последовательные этапы авторепродукции: 1) модель последовательности азотистых оснований в двухцепочной молекуле ДНК, 2) модели двух одноцепочных полинуклеотидных цепей, возникающих при расхождении исходной цепи; 3) модели двух двуцепочных молекул, возникающих в результате достройки комплементарных цепей.

**Задание 2.** Участки молекул ДНК содержат азотистые основания в приведенной ниже последовательности:

| а) |   |   |   | б) |   |   |   |
|----|---|---|---|----|---|---|---|
| А  | Г | Ц | Т | Ц  | Г | Ц | А |
| :  | : | : | : | :  | : | : | : |
| Т  | Ц | Г | А | Г  | Ц | Г | Т |
|    |   |   |   |    |   |   |   |

В предлагаемом эксперименте авторепродукция ДНК происходит в среде с мечеными нуклеотидами, в которых азотистые основания содержат радиоактивный углевод (А\*, Г\*, Ц\*, Т\*). Дочерние молекулы вновь оставляют в среде с мечеными нуклеотидами и получают вторую генерацию.

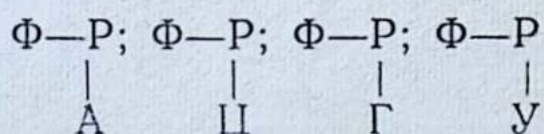
Изобразите графически строение исходной (не меченной радиоактивным углеродом) молекулы ДНК и молекул первой и второй генераций. В какой генерации возникают молекулы, состоящие полностью из меченых нуклеотидов?

### Графическое моделирование матричного синтеза информационной РНК (И-РНК)

**Разбор примера моделируемого явления.** В период активного выполнения клетками своих специфических функций (интерфаза митоза) на ДНК образуются молекулы информационной РНК, которая служит матри-



цей для синтеза белков (ее называют также матричной РНК). Возникая на хромосомах ядра, эти молекулы поступают в цитоплазму и участвуют в биосинтезе белков. И-РНК — полимер, состоящий из нуклеотидов четырех типов:



В молекуле И-РНК нуклеотиды образуют одиночную цепь (в отличие от двойной цепи ДНК). В целом молекула И-РНК состоит из сотен нуклеотидов. Несмотря на общность строения, этим молекулам присуща индивидуальность, обусловленная различием в чередовании азотистых оснований.

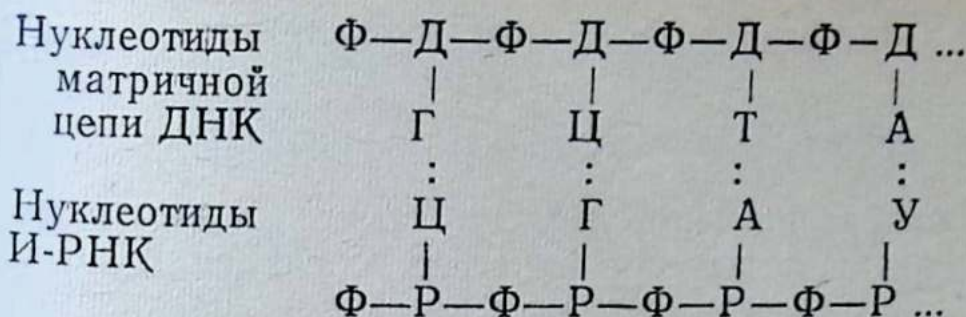
Метод моделирования позволяет, не вдаваясь в детали, рассмотреть вопрос о роли ДНК в синтезе информационной РНК.

В синтезе молекул И-РНК одновременно участвуют лишь отдельные участки молекулы ДНК, называемые структурными генами. Ген содержит обычно более тысячи нуклеотидов (в среднем, 1500). Каждый из генов играет роль матрицы (штампа, шаблона) для синтеза определенной И-РНК, особенности которой заключаются в строго определенной последовательности нуклеотидов. Один и тот же ген синтезирует молекулы И-РНК только той же индивидуальности. Разные гены служат матрицами для синтеза различных молекул И-РНК.

Матричный синтез может быть представлен следующей моделью: двойная цепь молекулы ДНК в области определенного структурного гена расходится, образуя две одиночные цепи. Одна из них становится матрицей для синтеза И-РНК. Вторая в этом процессе не участвует. По мере расхождения матричная цепь ДНК присоединяет комплементарные рибонуклеотиды. При этом комплементарными служат пары Г—Ц, Ц—Г, Т—А, А—У (в отличие от процесса авторепродукции ДНК при синтезе И-РНК комплементарным для аденина служит не тимин, а урацил).

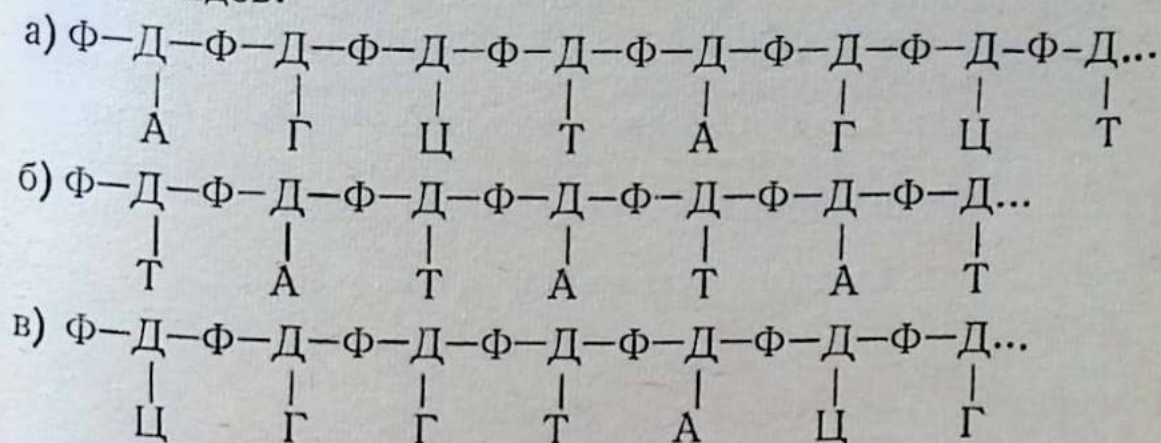
Принцип комплементарности обуславливает строго определенную последовательность нуклеотидов в синтезируемой молекуле И-РНК, которая, отделяясь от матрицы, поступает из ядра в цитоплазму. Ниже представлена модель синтеза И-РНК на матричной цепи ДНК.





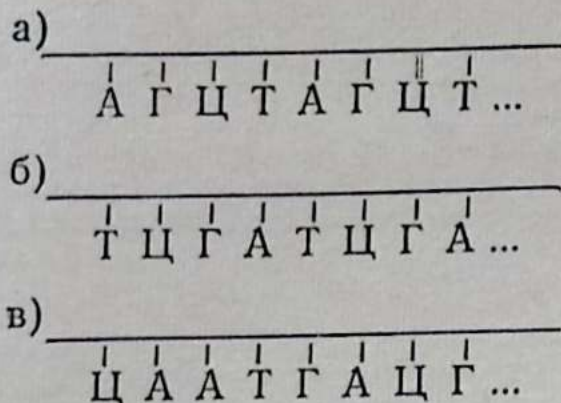
### З а д а н и я

**Задание 1.** Участки полинуклеотидных цепей структурных генов, являющиеся матрицами для синтеза И-РНК, имеют приведенные ниже последовательности нуклеотидов:



Представьте графически последовательности нуклеотидов в участках молекулы И-РНК, синтезируемых на этих матрицах.

**Задание 2.** Участки полинуклеотидных цепей структурных генов, комплементарные матричным цепям, имеют приведенные ниже последовательности азотистых оснований.



Представьте графически последовательности азотистых оснований в синтезируемых молекулах И-РНК.



### Моделирование первичной структуры белков

**Разбор примеров моделируемого явления.** Белки — обширный класс органических соединений, играющих важнейшую роль в жизнедеятельности организмов. Они входят в состав цитоплазмы, ядра и органоидов клеток. Белки-ферменты являются катализаторами биохимических процессов. Сократимые белки мышц обуславливают движение. Белки-антитела обуславливают защиту организма от инфекций.

Несмотря на многообразие белков, их молекулы имеют единый план строения. Как и нуклеиновые кислоты, они являются линейными полимерами, но мономерами для белков служат не нуклеотиды, а аминокислотные остатки. В состав белковой молекулы может входить до 20 различных аминокислот (названия и условные обозначения их приведены ниже).

**Аминокислоты, входящие в состав белков, и их условные обозначения**

|                             |                   |
|-----------------------------|-------------------|
| Аланин (ала)                | Изолейцин (илей)  |
| Аргинин (арг)               | Лейцин (лей)      |
| Аспарагин (аспи)            | Лизин (лиз)       |
| Аспарагиновая кислота (асп) | Метионин (мет)    |
|                             | Пролин (про)      |
| Валин (вал)                 | Серин (сер)       |
| Гистидин (гис)              | Тирозин (тир)     |
| Глицин (гли)                | Треонин (тре)     |
| Глутамин (глун)             | Триптофан (три)   |
| Глутаминовая кислота (глу)  | Фенилаланин (фен) |
|                             | Цистеин (цис)     |

Аминокислоты могут соединяться друг с другом. При последовательном соединении многих аминокислот образуется цепь, называемая полипептидом. Молекула белка представляет собой одну или несколько связанных между собой полипептидных цепей. Для каждого из многообразных белков характерна совершенно определенная последовательность аминокислотных остатков в полипептидных цепях, чем во многом и обуславливаются свойства данного белка. Последовательность, или порядок расположения, аминокислотных остатков называется первичной структурой белка.

Первичная структура может быть моделирована различными способами. Для понимания изучаемого явления — генного контроля биосинтеза белков — можно воспользоваться простейшим видом моделирования, при



котором последовательность аминокислотных остатков в полипептидной цепи белка изображается в виде цепочки из условных обозначений аминокислот.

Например,      1          2          3          4          5  
                 гли — фен — мет — тир — гис . . . . .

**Задание.** Молекула инсулина (гормон поджелудочной железы) состоит из двух связанных между собой полипептидов А и В. У крупного рогатого скота, овец и лошадей первые семь аминокислотных остатков полипептида А расположены в одинаковой последовательности: глицин, изолейцин, валин, глутаминовая кислота, вновь глутаминовая кислота, цистеин и еще раз цистеин. Восьмая и девятая аминокислоты у них различны: у крупного рогатого скота — аланин и серин; у овец — аланин и глицин; у лошадей — треонин и глицин.

Изобразите в виде модели первичную структуру участка из девяти аминокислотных остатков молекулы А-цепи инсулина у этих животных, включающего первые 9 аминокислотных остатков.

### **Графическое моделирование роли И-РНК как матрицы для синтеза белка**

**Разбор примеров моделируемого явления.** Биосинтез белков осуществляется с помощью синтезирующей системы клетки. В нее входят: аминокислоты, из которых синтезируется полимерная молекула белка; источник энергии (АТФ); специфические ферменты; различные виды РНК; клеточные органоиды — рибосомы, на которых осуществляется синтез.

Каждый организм синтезирует белки, обладающие видовой и тканевой специфичностью. Они отличаются от белков организмов других видов определенной первичной структурой, т. е. определенной последовательностью аминокислотных остатков в полипептидных цепях.

От чего зависит первичная структура синтезируемого белка? Метод моделирования позволяет отвлечься от многих сторон сложного процесса биосинтеза белка и рассмотреть только механизм, обуславливающий последовательность соединения двадцати видов аминокислот при синтезе. Роль такого механизма выполняют



Последовательность нуклеотидов в кодонах И-РНК для разных аминокислот

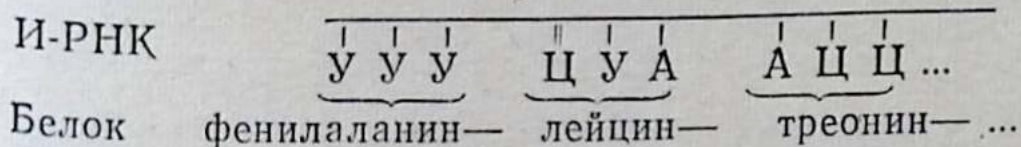
| Пер-<br>вый<br>нук-<br>леотид<br>кодона | Второй нуклеотид кодона                                                      |                                                      |                                                                                                           |                                                                                                        | Тре-<br>тий<br>нукле-<br>отид<br>кодона |
|-----------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------|
|                                         | У                                                                            | Ц                                                    | А                                                                                                         | Г                                                                                                      |                                         |
| У                                       | УУУ }<br>УУЦ }<br>УУА }<br>УУГ }<br>фенилаланин<br>(фен)<br>лейцин<br>(лей)  | УЦУ }<br>УЦЦ }<br>УЦА }<br>УЦГ }<br>серин<br>(сер)   | УАУ }<br>УАЦ }<br>УАА }<br>УАГ }<br>тирозин<br>(тир)<br>сигнал<br>прекращения<br>синтеза<br>белка         | УГУ }<br>УГЦ }<br>УГА }<br>УГГ }<br>цистеин<br>(цис)<br>прекраще-<br>ние синтеза<br>триптофан<br>(три) | У<br>Ц<br>А<br>Г                        |
| Ц                                       | ЦУУ }<br>ЦУЦ }<br>ЦУА }<br>ЦУГ }<br>лейцин<br>(лей)                          | ЦЦУ }<br>ЦЦЦ }<br>ЦЦА }<br>ЦЦГ }<br>пролин<br>(про)  | ЦАУ }<br>ЦАЦ }<br>ЦАА }<br>ЦАГ }<br>гистидин<br>(гис)<br>глутамин<br>(глун)                               | ЦГУ }<br>ЦГЦ }<br>ЦГА }<br>ЦГГ }<br>аргинин<br>(арг)                                                   | У<br>Ц<br>А<br>Г                        |
| А                                       | АУУ }<br>АУЦ }<br>АУА }<br>АУГ }<br>изолейцин<br>(илей)<br>метионин<br>(мет) | АЦУ }<br>АЦЦ }<br>АЦА }<br>АЦГ }<br>треонин<br>(тре) | ААУ }<br>ААЦ }<br>ААА }<br>ААГ }<br>аспарагин<br>(аспн)<br>лизин<br>(лиз)                                 | АГУ }<br>АГЦ }<br>АГА }<br>АГГ }<br>серин<br>(сер)<br>аргинин<br>(арг)                                 | У<br>Ц<br>А<br>Г                        |
|                                         | ГУЦ }<br>ГУА }<br>ГУГ }<br>валин<br>(вал)                                    | ГЦУ }<br>ГЦЦ }<br>ГЦА }<br>ГЦГ }<br>аланин<br>(ала)  | ГАУ }<br>ГАЦ }<br>ГАА }<br>ГАГ }<br>аспарагиновая<br>кислота<br>(асп)<br>глутаминовая<br>кислота<br>(глу) | ГГУ }<br>ГГЦ }<br>ГГА }<br>ГГГ }<br>глицин<br>(гли)                                                    | У<br>Ц<br>А<br>Г                        |



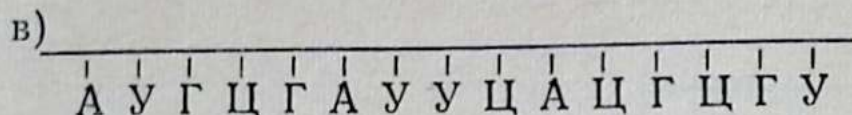
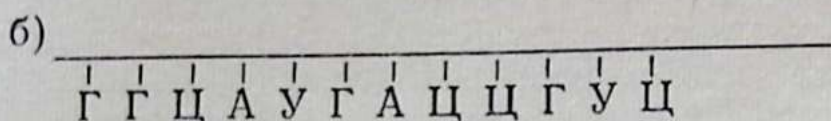
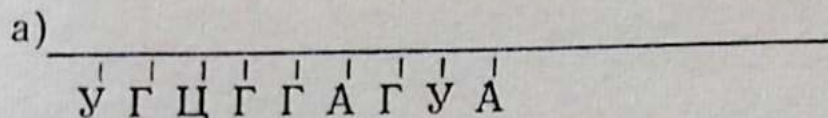
молекулы И-РНК, служащие матрицами для синтеза белка. Матрица содержит информацию о синтезируемом белке, записанную с помощью определенного кода.

Символами (буквами) этого кода (А, Г, Ц, У) обозначают азотистые основания. Сочетания из трех последовательно расположенных оснований (триплет оснований) в молекуле И-РНК служат кодовым словом (кодоном), кодирующим определенную аминокислоту. Например, триплет урацилов (УУУ) кодирует аминокислоту фенилаланин, триплет — УЦА кодирует аминокислоту серин. Многие аминокислоты кодируются несколькими триплетами. Например, аминокислота тирозин кодируется двумя триплетами — УАУ и УАЦ, а лейцин — шестью триплетами — УУА, УУГ, ЦУУ, ЦУЦ, ЦУА, ЦУГ. К настоящему времени словарь кодонов (табл. 22) изучен почти полностью. Из 64 существующих триплетов 61 является кодовым для аминокислот, а три служат сигналами окончания синтеза полипептидной цепи белка.

Последовательность триплетов в молекуле И-РНК определяет последовательность аминокислотных остатков в синтезируемой на данной матрице молекуле белка. Ниже представлена модель участка молекулы И-РНК, состоящего из трех триплетов (9 оснований), кодирующих участок полипептидной цепи, состоящей из трех аминокислот.



**Задание.** Используя таблицу 22, составьте графические модели первичной структуры участков белковых молекул, синтезируемых на И-РНК-матрицах с приведенными ниже последовательностями азотистых оснований:





## Генный контроль биосинтеза белков. Графическое моделирование

Разбор примера моделируемого явления. В хромосомах клеточного ядра организмов содержатся многие тысячи (нередко миллионы) структурных генов, являющихся участками молекул ДНК. Гены отличаются друг от друга последовательностью азотистых оснований (А, Г, Ц, Т), в которой заключена генетическая информация о первичной структуре белков, синтезируемых данным организмом.

Генный контроль биосинтеза белка осуществляется не прямым путем. Посредником между геном и белком служит информационная РНК. В процессе синтеза И-РНК происходит транскрипция (считывание) последовательности азотистых оснований гена, которая отражается в последовательности оснований синтезируемой молекулы И-РНК. Поступая в цитоплазму на рибосомы, И-РНК становится матрицей для синтеза белка. При этом она транслирует (передает) информацию гена синтезируемому белку. Информация передается с помощью кодонов (триплетов азотистых оснований).

Передача информации от гена белку отражается приведенной ниже моделью.

|           |                              |   |   |       |   |   |       |   |   |     |
|-----------|------------------------------|---|---|-------|---|---|-------|---|---|-----|
| Ген (ДНК) | Ц                            | А | Т | Г     | Т | Ц | Т     | Т | А | ... |
|           | Г                            | Т | А | Ц     | А | Г | А     | А | Т |     |
| И-РНК     | Ц                            | А | У | Г     | У | Ц | У     | У | А | ... |
|           | Ц А У                        |   |   | Г У Ц |   |   | У У А |   |   |     |
| Белок     | гистидин — валин — лейцин... |   |   |       |   |   |       |   |   |     |

Передача информации от гена не заканчивается белками. Синтезированный белок может обладать ферментативной активностью. В таком случае он катализирует определенную биохимическую реакцию, которая в его отсутствие не происходит. Биохимические реакции лежат в основе развития наследственных признаков организма. В итоге каждый ген через ряд ступеней определяет развитие того или иного признака. Процесс происходит по схеме ген → И-РНК → белок (фермент) → биохимическая реакция → признак.



### З а д а н и я

**Задание 1.** Используя данные о комплементарности азотистых оснований при синтезе И-РНК на ДНК-матрице и таблицу 22, составьте модели транскрипции и трансляции наследственной информации от гена к белку при указанных ниже последовательностях азотистых оснований в матричной цепи\* молекулы ДНК:

- а) А А А Ц Ц Ц Т Т Т Г Г Г;
- б) Г Г А Т Ц А Т А Г Г Ц А;
- в) Т Г Ц Т А Ц А Ц А Г Г А.

**Задание 2.** Составьте модели транскрипции и трансляции информации гена на белок для случаев, когда полинуклеотидная цепь ДНК, комплементарная матричной цепи, содержит нижеприведенную последовательность азотистых оснований:

- а) Т Т Т Г Г Г А А А Ц Ц Ц;
- б) Т Ц А Ц Т Т Ц А Т Г Т А;
- в) А Г Ц Ц Т Ц А Г Г А Т Т.

**Задание 3.** Бактериофаг, паразитирующий в кишечной палочке, содержит в зрелых частицах одноцепочную ДНК (плюс-цепь). После внедрения в бактериальную клетку молекула ДНК достраивает комплементарную минус-цепь. Последняя становится матрицей для синтеза И-РНК и контролирует синтез белковой оболочки фага.

Составьте модель транскрипции и трансляции информации гена при условии, что участок плюс-цепи фага содержит азотистые основания, расположенные в нижеприведенной последовательности:

- а) Г Т А Т А Ц Г Г Г А Т А;
- б) Т Г Г А Ц Г Ц Ц Т А Т Ц;
- в) Ц А Г Г Ц А Ц Ц Т Г А Т.

### Моделирование изменения генетической информации при мутации гена

**Разбор примеров моделируемого явления.** Гены характеризуются высокой стабильностью. При авторепродукции гена возникают два гена с той же последова-

---

\* Из двух полинуклеотидных цепей молекулы ДНК роль матрицы для синтеза И-РНК выполняет лишь одна из них.



тельностью азотистых оснований. В отдельных случаях (при «ошибках» авторепродукции или под влиянием мутагенных факторов) происходят мутации гена. В частности, в опытах Ф. Крика на бактериофагах установлено, что генная мутация может выражаться в замене одного из нуклеотидов другим, в выпадении или добавлении нуклеотида на каком-нибудь участке (сайте) гена. Мутировавший ген несет измененную наследственную информацию.

Ниже приведена модель структурного гена с регулярным чередованием трех азотистых оснований (ЦАГ) и показана информация, которую несет этот ген (по Ф. Крику) \*.

|                 |                                   |
|-----------------|-----------------------------------|
| Структурный ген | Ц А Г Ц А Г Ц А Г Ц А Г Ц А Г ... |
| И-РНК           | Г У Ц Г У Ц Г У Ц Г У Ц ...       |
| Белок           | вал — вал — вал — вал — ...       |

При мутации типа замены одного из нуклеотидов происходит изменение генетической информации, затрагивающее лишь один из аминокислотных остатков в молекуле белка. На приводимой ниже схеме показано изменение в первичной структуре белка, вызванной мутацией замены основания в четвертом нуклеотиде гена. Если белок, синтезируемый нормальным геном, является ферментом, то мутации такого рода в одних случаях не изменяют, в других снижают активность фермента.

|                                        |                                   |
|----------------------------------------|-----------------------------------|
| Структурный ген с мутацией типа замены | Ц А Г Т А Г Ц А Г Ц А Г Ц А Г ... |
| И-РНК                                  | Г У Ц А У Ц Г У Ц Г У Ц Г У Ц ... |
| Белок                                  | вал — илей — вал — вал — вал      |

Мутации типа выпадения (минус-мутации) и типа добавления (плюс-мутации) вызывают сдвиг в считывании триплетов. В результате этого первичная структура кодируемого геном белка испытывает изменения во всех

\* На моделях Ф. Крика в молекуле ДНК приводится для упрощения только одна матричная полинуклеотидная цепь.



звеньях полипептидной цепи после мутантного сайта. Такие изменения приводят к полной инактивации ферментов. Модель гена с мутацией типа выпадения нуклеотида представлена ниже.

|                                  |                                                           |
|----------------------------------|-----------------------------------------------------------|
| Структурный ген с минус-мутацией | Место выпадения<br>↓<br>Ц А Г — А Г Ц А Г Ц А Г Ц А Г ... |
| И-РНК                            | Г У Ц — У Ц Г У Ц Г У Ц Г У Ц ...                         |
| Белок                            | вал — сер — сер — сер — сер                               |

### З а д а н и я

**Задание 1.** Участки «нормальных» генов имеют в матричной полинуклеотидной цепи приведенные ниже последовательности оснований:

- а) А Т А Г Ц А Т Ц Г А Ц Ц Ц А Т ...
- б) Г А Т Т Ц Г А Г Г Т Г А Г Ц Т Г ...
- в) Ц Г Г А Ц Г А А А Т Г Г Ц Ц Т А ...

При мутации гена в пятом нуклеотиде произошла замена основания Ц на А. Изобразите первичную структуру участка белковой молекулы, контролируемой нормальным и мутантным геном. Какое число аминокислотных остатков изменилось при мутации типа замены одного нуклеотида?

**Задание 2.** При мутации приведенных выше (в задании 1) «нормальных» генов произошло выпадение пятого нуклеотида. Изобразите первичную структуру участка белковых молекул, контролируемых нормальным и мутантным геном. Какое число аминокислотных остатков изменилось в рассматриваемом участке молекулы? Изменится ли первичная структура белковой молекулы за пределами рассматриваемого участка?

**Задание 3.** При мутации приведенных выше «нормальных» генов произошло добавление нуклеотида с основанием Ц после третьего нуклеотида. Изобразите первичную структуру участка белковых молекул, контролируемых «нормальным» и мутантным генами. Из какого числа аминокислотных остатков будет состоять молекула, контролируемая первым из трех моделируемых мутантных генов?



**Задание 4.** При повторных мутациях приведенных выше «нормальных» генов произошло добавление нуклеотида с основанием Ц после шестого нуклеотида и выпадение четвертого нуклеотида. Как изменится первичная структура белка, контролируемого геном, перенесшим повторную мутацию?

#### Контрольные вопросы

- 1) Каковы функции хромосом?
- 2) В чем заключаются правила постоянства числа, индивидуальности и парности хромосом? Приведите примеры, иллюстрирующие эти правила.
- 3) Какие наборы хромосом называются диплоидными и гаплоидными?
- 4) Что такое аутосомы и половые хромосомы?
- 5) Опишите строение хромосом. Что такое хроматиды, центромера, плечи, вторичные перетяжки?
- 6) Что такое кариотип? По каким признакам систематизируют хромосомы при изучении кариотипа?
- 7) Что такое половой хроматин? В каких ядрах он встречается?
- 8) Перечислите фазы митоза и опишите явления, происходящие во время каждой фазы.
- 9) Какой вид клеточного деления называется мейозом. В чем его отличие от митоза?
- 10) Из каких стадий состоит профазы первого деления мейоза? Что происходит с хромосомами во время каждой стадии профазы первого деления?
- 11) Что такое конъюгация хромосом, биваленты, тетрады?
- 12) Что такое кроссинговер? В какой стадии он происходит?
- 13) В чем отличие молекул ДНК и РНК? Чем отличаются друг от друга разнообразные молекулы ДНК?
- 14) В чем заключается комплементарность азотистых оснований? Какие основания комплементарны?
- 15) Как и когда происходит авторепродукция молекул ДНК?
- 16) Что называется первичной структурой белка?
- 17) Как кодируется первичная структура белка молекулами информационной РНК? Что такое кодон?
- 18) Какие гены называются структурными? Как происходит транскрипция и трансляция информации структурного гена?
- 19) Как отражаются на первичной структуре белка мутации типа замены и типа выпадения — добавления нуклеотида?



## Закономерности наследования признаков при половом размножении

### Генетическая символика

Основы символики, используемой при изучении наследования качественных признаков, были заложены Менделем.

Примером качественных признаков может служить масть у крупного рогатого скота, черная у одних особей и красная у других. Такие парные признаки называются *альтернативными* (взаимоисключающими). К альтернативным признакам относятся также комолость и рогатость крупного рогатого скота, розовидный и листовидный гребень у кур, наличие или отсутствие ушной раковины у овец.

Каждой паре альтернативных признаков соответствует пара аллельных генов, контролирующих развитие этих признаков. Признаку черной масти крупного рогатого скота соответствует ген черной масти, а признаку красной масти — ген красной масти. Аллельные гены — это видоизменения одного и того же гена. Следовательно, гены черной и красной масти — это два аллеля гена масти крупного рогатого скота, а гены комолости и рогатости — аллели гена, обуславливающие развитие рогов.

Аллельные гены обозначают видоизменениями одной и той же буквы. В качестве символа гена обычно используют первую букву латинского или английского названия преобладающего (доминирующего) признака. В частности, гены черной и красной масти крупного рогатого скота обозначают первой буквой английского названия доминирующего признака черной масти (Black — черный), т. е. символом *B* обозначают ген черной масти, а символом *b* — аллельный ему ген красной масти.

Из пары альтернативных форм гребня кур доминирует розовидный гребень. Обуславливающий его ген обозначают символом *R* (лат. Rosa — роза), а аллельный ему ген листовидного гребня — символом *r*.

При промежуточном наследовании, например при наследовании цвета пера у андалузских кур, один из аллельных генов — ген черной окраски — обозначают



символом  $B$ , а его аллель — ген белой окраски — символом  $B^1$ , чем подчеркивается отсутствие доминирования.

Нередко используют и более сложные символы, составленные из нескольких букв. Например, ген, обуславливающий содержание в эритроцитах крови гемоглобина  $A$ , обозначают символом  $Hb^A$ , а его аллель, обуславливающий наличие гемоглобина  $B$ , — символом  $Hb^B$  ( $Hb$  — сокращение латинского слова haemoglobin). Соответственно гены, обуславливающие содержание в плазме крови трансферринов  $A$  и  $B$ , обозначают символами  $Tf^A$  и  $Tf^B$ .

При гибридологическом анализе составляют схемы, в которых используют определенные символы. Родителей обозначают буквой  $P$ , следом за которой выписывают их генотипы. Женский пол обозначается символом ♀ (зеркало Венеры), а мужской — ♂ (щит и копье Марса). Между родителями ставят знак  $\times$ , обозначающий скрещивание. В строке ниже родителей выписываются все типы производимых ими гамет (сперматозоидов и яйцеклеток). Детей обозначают знаком  $F_1$  (первое поколение потомков), внуков — знаком  $F_2$  (второе поколение потомков). В строках, где поставлены эти знаки, выписывают соответственно генотипы детей и внуков.

## Тема 1. МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ

### Образование гамет при моногибридном скрещивании

Решение типовых задач. Анализ результатов скрещивания начинают с определения типов гамет, образуемых родительскими парами. Точное определение типов гамет облегчает генетические расчеты. При моногибридном скрещивании эти расчеты просты. Как известно, при созревании половых клеток происходит мейоз, во время которого парные хромосомы и содержащиеся в них гены расходятся в две клетки. В результате из пары аллельных генов в гамету попадает только один.

Предположим, требуется выписать гаметы, которые образуют организмы с генотипами  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ . Гомозиготный организм  $AA$  при мейозе дает один тип гамет с геном  $A$ . Точно так же гомозиготный организм  $aa$  образует гаметы с геном  $a$ . У гетерозиготного же организма  $Aa$  при мейозе образуются гаметы двух типов:



с геном  $A$  и с геном  $a$  в равных количествах (по 50% каждого типа). Другими словами, у гетерозигот отношение числа гамет с доминантным геном ( $A$ ) к числу гамет с рецессивным геном ( $a$ ) составляет 1:1.

### З а д а н и я

**Задание 1.** Выпишите типы гамет, которые образуются у особей:

- а) с генотипом  $BB$ ;
- б) с генотипом  $Bb$ ;
- в) с генотипом  $bb$ .

**Задание 2.** Сколько типов гамет образуют:

- а) гомозиготная особь с доминирующим признаком;
- б) гетерозиготная особь с доминирующим признаком;
- в) особь с рецессивным признаком.

**Задание 3.** Мужская особь имеет генотип  $Nn$ . Какие типы сперматозоидов образуются у этой особи? Каково численное соотношение сперматозоидов разных типов, образующихся у этой особи? Какой биологический процесс лежит в основе этого соотношения?

**Задание 4.** Если у женского организма с генотипом  $Mm$  ген  $M$  при мейозе попал в яйцеклетку, куда попадает ген  $m$ ?

**Задание 5.** У норки стандартный окрас меха ( $A$ ) доминирует над алеутским, голубым окрасом ( $a$ ). Сколько типов гамет образуется у гомозиготной стандартной норки, у стандартной норки, гетерозиготной по аллелю алеутской окраски, и у алеутской норки?

### Наследование признаков при полном доминировании

**Разбор способов решения задач.** Установленные Менделем закономерности дают возможность рассчитать генотипы и фенотипы потомства, если известны генотипы родителей. Допустим, скрещивается гомозиготная черная корова с красным быком. Известно также, что у крупного рогатого скота черная масть ( $B$ ) доминирует над красной ( $b$ ). Требуется установить, какой масти будет потомство, полученное в результате этого скрещивания.

Сначала важно научиться кратко записывать условия задачи. Они включают сведения о признаках и



обуславливающих их генах и сведения о генотипах родителей. Сведения о признаках и генах удобно записывать в виде таблицы, состоящей из двух граф и двух строк (см. ниже). В первую графу выписывают признаки (черная и красная масть), а во вторую — гены.

| Признак                       | Ген        |
|-------------------------------|------------|
| Черная масть<br>Красная масть | $B$<br>$b$ |

Составив таблицу «признак — ген», выписывают сведения о генотипах родителей. Согласно условиям задачи, корова гомозиготна по признаку черной масти. Следовательно, ее генотип  $BB$ . Бык же красной масти. Значит, его генотип  $bb$  (организм, имеющий рецессивный признак, всегда гомозиготен; в условиях задачи это не оговаривается). В целом условия задачи будут записаны так:  $P \quad BB \times bb$

Записав условия задачи, приступают к определению генотипа и фенотипа потомства. Для этого прежде всего устанавливают, какие типы гамет продуцирует каждый из родителей. Нетрудно видеть, что при мейозе у первого родителя (гомозиготная черная корова) образуются все яйцеклетки с геном  $B$ , а у второго (красный бык) — все сперматозоиды с геном  $b$ . В строке под генотипами родителей выписывают типы гамет, а ниже — генотипы детей ( $F_1$ ), появившихся в результате слияния гамет родителей. Фенотип потомства указывают под их генотипом. Таким образом, условия задачи и ее решение могут быть записаны следующим образом (см. схему на рис. 11).

| Признак       | Ген |
|---------------|-----|
| Черная масть  | $B$ |
| Красная масть | $b$ |

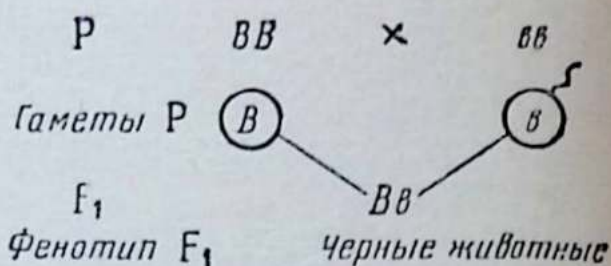


Рис. 11. Полное доминирование. Запись условия задачи.



Схема эта иллюстрирует первое правило Менделя, или правило единообразия первого гибридного поколения. Оно гласит: при скрещивании гомозиготных организмов, отличающихся друг от друга одной или несколькими парами аллельных генов, все первое поколение гибридов генотипически единообразно и обычно несет доминирующий признак.

В рассмотренном здесь случае все потомство, полученное в результате спаривания гомозиготных черных коров с красным быком, будет черной масти. Генотипически эти животные гетерозиготны ( $Bb$ ).

Предположим также, что требуется далее установить генотип и фенотип особей  $F_2$ , полученных в результате скрещивания гетерозигот первого поколения ( $F_1$ ) между собой. Записав в строке  $F_1$  генотипы родителей ( $Bb$ ), определяют, сколько и какие типы гамет они продуцируют. Так как у каждого из родителей образуются гаметы двух типов, то при оплодотворении возможны различные комбинации гамет, которые могут быть определены тремя способами.

Согласно первому способу, возможные комбинации гамет выявляют, используя схему (рис. 12). Как видно на схеме, яйцеклетка с геном  $B$  может быть оплодотворена сперматозоидом с тем же геном. При этом генотип потомка будет  $BB$ . Но яйцеклетки с геном  $B$  могут быть оплодотворены сперматозоидами с геном  $b$ . Генотип потомства в таком случае будет  $Bb$ . Никаких других комбинаций при оплодотворении яйцеклеток первого типа

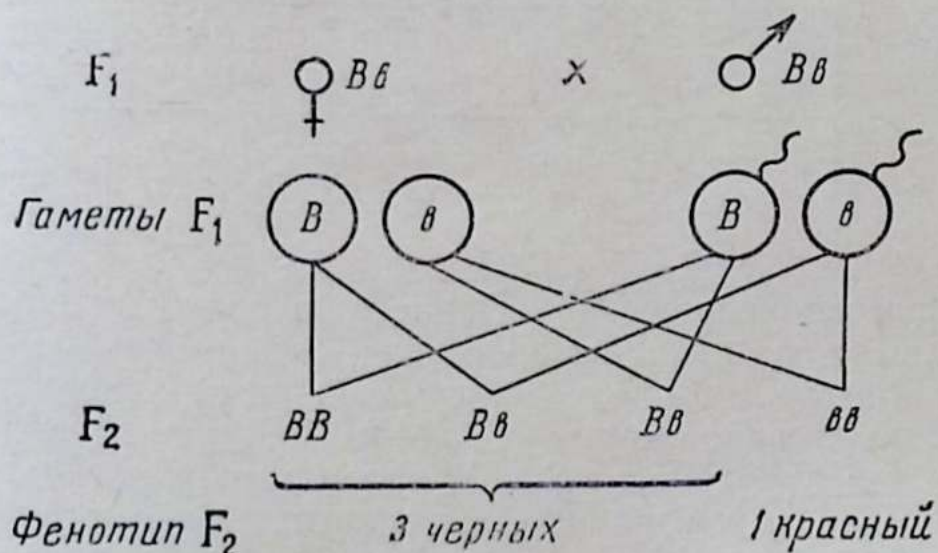


Рис. 12. Полное доминирование. Решение задачи первым способом.



не может быть. Что касается яйцеклеток с геном  $b$ , то они также могут быть оплодотворены сперматозоидами двух типов: с геном  $B$  и геном  $b$ . Генотип потомства в первом случае будет  $Bb$ , во втором —  $bb$ . Других комбинаций гамет не существует. Таким образом, произойдет расщепление потомства по генотипу в соотношении  $1 BB : 2 Bb : 1 bb$ . В связи с доминированием гена черной масти ( $B$ ) над геном красной ( $b$ ) особи первых двух генотипов будут черной масти, а особи генотипа  $bb$  — красной (расщепление по фенотипу — 3 черных к 1 красному).

Второй способ выявления возможных комбинаций гамет был предложен генетиком Пеннетом. Заключается он в использовании графического приема, так называемой решетки Пеннета. При оплодотворении яйцеклеток двух типов сперматозоидами двух типов строят решетку из четырех клеток. Над графами решетки сверху выписывают типы сперматозоидов, а слева у строк решетки — типы яйцеклеток. Затем в каждую клетку решетки, находящуюся на пересечении соответствующей графы и строки, вписывают гены сперматозоида и яйцеклетки (см. ниже схему).

|              |                           |                                                |                 |
|--------------|---------------------------|------------------------------------------------|-----------------|
| $F_1$        |                           | $\text{♀ } Bb \quad \times \quad \text{♂ } Bb$ |                 |
| Гаметы $F_1$ |                           | $B$                                            | $b$             |
| $F_2$        | $\text{♂} \quad \text{♀}$ | $B$                                            | $b$             |
|              | $B$                       | $BB$<br>черная                                 | $Bb$<br>черная  |
|              | $b$                       | $Bb$<br>черная                                 | $bb$<br>красная |

Применение решетки Пеннета в сложных случаях уменьшает возможность ошибок.

Третий способ — алгебраический: изображают типы спермиев в виде двучлена ( $B+b$ ) и типы яйцеклеток таким же двучленом ( $B+b$ ), затем умножают двучлены друг на друга и получают генотипы потомства первого поколения ( $F_1$ ):

$$(B+b) \cdot (B+b) = BB + 2Bb + bb.$$



Как можно видеть, все три способа дают один и тот же результат.

В заключение следует заметить, что рисунок 12 иллюстрирует второе правило Менделя, или правило расщепления. Оно гласит: при скрещивании гетерозиготных особей потомство неоднородно как по генотипу, так и по фенотипу. Расщепление по генотипу выражается отношением: 1 гомозиготный доминант ( $BB$ ) к 2 гетерозиготам ( $Bb$ ) и к 1 рецессиву ( $bb$ ), т. е.  $BB:Bb:bb = 1:2:1$ .

Расщепление по фенотипу при полном доминировании аллеля  $B$  над  $b$  выражается отношением: 3 доминанта к 1 рецессиву, т. е.  $B:b = 3:1$ .

### З а д а н и я

**Задание 1.** У норки стандартный окрас ( $C$ ) доминирует над белым (альбинос —  $c$ ). Требуется установить:

а) какое потомство появится при спаривании гомозиготной стандартной норки с норкой альбинос;

б) какого генотипа и фенотипа ожидается потомство при спаривании норки альбинос со стандартной, гетерозиготной по аллелю белого окраса.

**Задание 2.** Наследственное заболевание крупного рогатого скота и свиней — порфирия — обусловлено накоплением порфирина в крови и в некоторых других тканях и связано с чрезвычайной чувствительностью организма к солнечному свету. Болезнь проявляется в виде изъязвлений вокруг глаз, носа и на других частях, не защищенных волосным покровом. Ген порфирии ( $p$ ) рецессивен по отношению к его нормальному аллелю. Требуется определить, какое расщепление ожидается в  $F_1$ :

а) если родители здоровы, но гетерозиготны по гену порфирий;

б) если один из родителей болен порфирией, другой здоров, но гетерозиготен по гену порфирии.

**Задание 3.** У собак висячее ухо ( $H$ ) доминирует над стоячим ( $h$ ). Определите:

а) какое расщепление по генотипу ожидается в  $F_1$ , если гетерозиготная сука с висячими ушами покрыта кобелем, имеющим стоячие уши;

б) какое произойдет расщепление по фенотипу в  $F_1$  при спаривании двух гетерозигот с висячими ушами.



**Задание 4.** У свиней сrostнопалость доминирует над нормальным строением ноги (парнокопытностью). Какое ожидается расщепление в потомстве:

а) если гетерозиготный сrostнопалый хряк спарен с гетерозиготной сrostнопалой свиньей;

б) если хряк с нормальными ногами (парнокопытный) спарен с такой же свиньей.

### **Наследование признаков при разных формах взаимодействия аллельных генов**

Кроме доминирования, существуют и другие формы взаимодействия аллельных генов. К ним относятся: 1) неполное доминирование, 2) промежуточное наследование, 3) доминирование, связанное с полом, 4) кодоминирование.

**Решение типовых задач.** Неполное доминирование. При неполном доминировании рождается потомство трех фенотипов, соответствующее генотипам  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ . Гетерозиготные организмы ( $Aa$ ) хотя и имеют признак, обусловленный доминантным геном  $A$ , но отличаются от гомозигот ( $AA$ ) меньшей степенью развития признака.

Рассмотрим неполное доминирование на примере развития ушной раковины у овец. Нормальное развитие наружного уха обусловлено геном  $A$ . Его аллель, ген  $a$  обуславливает безухость. У гетерозиготных же ( $Aa$ ) особей уши короткие. Допустим, короткоухая овца спарена с короткоухим бараном. Для установления генотипа и фенотипа потомков первого поколения условия задачи надо записать в виде таблицы «признак — ген» и выписать генотипы родителей. Так как фенотипически родители короткоухие, они гетерозиготны ( $Aa$ ) и, следовательно, продуцируют гаметы двух типов: с геном  $A$  и геном  $a$ . Согласно приведенной ниже схеме (рис. 13), в первом поколении происходит расщепление потомства по фенотипу в отношении 1 с нормальным развитием уха к 2 короткоухим и 1 безухому (1:2:1).

**Промежуточное наследование.** При этой форме взаимодействия генов ни один из двух аллелей не доминирует над другим. Аллели в таком случае обозначают одной и той же буквой с разными индексами (например,  $B$  и  $B^1$ ). Гетерозиготы  $BB^1$  по фенотипу занимают промежуточное положение между гомозиготами



| Признак        | Генотип |
|----------------|---------|
| Нормальное ухо | AA      |
| Безухость      | aa      |
| Короткоухость  | Aa      |

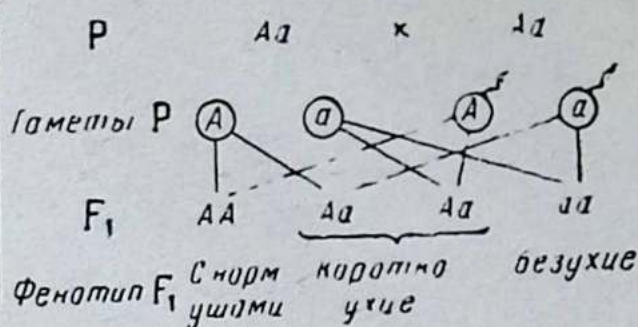


Рис. 13. Неполное доминирование. Решение задачи.

$BB$  и  $B^1B^1$ . Промежуточное наследование близко к неполному доминированию и не всегда ясно отграничивается от него. Например, черное оперение андалузских кур обусловлено геном  $B$ , белое — геном  $B^1$ ; у гетерозигот  $BB^1$  оперение промежуточное — голубое.

Предположим, голубая курица спарена с таким же петухом. Записав данные о генах в виде таблицы «признак — ген» и выписав генотипы родителей, определим генотипы и фенотипы потомства. Как и в предыдущем примере, в  $F_1$  ожидается расщепление на черных, голубых и белых в соотношении 1:2:1.

Доминирование, связанное с полом. В ряде случаев наблюдается явление, когда один и тот же ген у самцов доминирует над своим аллелем, а у самок оказывается рецессивным. В частности, у овце-маток доминирует комолость (ген  $P$ ), а у баранов — рогатость ( $P^1$ ). Запишем это условие в виде таблицы «признак — ген», включив в нее указание на доминирование у полов (см. ниже).

Допустим, гетерозиготная комолая овца спаривается с гетерозиготным рогатым бараном. Следовательно, овца и баран имеют одинаковый генотип  $PP^1$ , несмотря на то, что по фенотипу баран отличается от овцы. Укажем схематически также генотипы родителей, обозначив и их пол.

| Признак   | Ген   | Доминирование  |
|-----------|-------|----------------|
| Комолость | $P$   | Доминирует у ♀ |
| Рогатость | $P^1$ | Доминирует у ♂ |



|          |   |           |           |     |           |    |
|----------|---|-----------|-----------|-----|-----------|----|
| Р        |   | ♀ РР¹     |           | ×   | ♂ РР¹     |    |
| Гаметы Р |   | Р         | Р¹        |     | Р         | Р¹ |
| F₁       | ♀ | РР        | РР¹       | РР¹ | Р¹Р¹      |    |
|          |   | 3 комолых |           |     | 1 рогатая |    |
|          | ♂ | РР        | РР¹       | РР¹ | Р¹Р¹      |    |
|          |   | 1 комолый | 3 рогатых |     |           |    |

Так как оба родителя гетерозиготны, они продуцируют гаметы двух типов, так что в F₁ будет соответственно три разных комбинации гамет. Но так как фенотип самок при одинаковом генотипе отличается от фенотипа самцов, то в F₁ расщепление среди ярок и баранчиков следует рассмотреть порознь. На схеме показано, что расщепление среди ярок составляет 3 комолых к 1 рогатой, а среди баранчиков — 3 рогатых к 1 комолу.

**Кодоминирование.** При кодоминировании у гетерозиготного потомства оба аллеля проявляют свое действие в полной мере, причем у гомозигот АА развивается признак А, у гомозигот А¹А¹ — признак А¹, а у гетерозигот АА¹ развиваются оба признака. Эта форма взаимодействия генов относится в первую очередь к наследованию структуры белков и антигенов, обуславливающих группы крови. Например, у крупного рогатого скота встречаются несколько типов гемоглобина, которые могут быть обнаружены благодаря различной скорости передвижения их молекул в электрическом поле (при электрофорезе). Чаще всего у скота встречаются гемоглобин типа А (Hb-A) и типа В (Hb-B); последний более подвижен. Наличие гемоглобина А обусловлено аллелем Hb<sup>A</sup>, а гемоглобина В — аллелем Hb<sup>B</sup>. В эритроцитах гомозигот Hb<sup>A</sup>/Hb<sup>A</sup> содержится только гемоглобин А, в эритроцитах гомозигот Hb<sup>B</sup>/Hb<sup>B</sup> — только гемоглобин В. У гетерозигот вследствие кодоминирования аллелей Hb<sup>A</sup> и Hb<sup>B</sup> содержатся оба типа гемоглобина — А и В.

Допустим, и бык и корова гетерозиготны. Требуется установить расщепление в F₁. На приведенной на странице 119 схеме рассмотрено решение этой задачи.

Таким образом, как это можно видеть, расщепление потомства в первом поколении происходит в отношении 1 Hb<sup>A</sup>/Hb<sup>A</sup> : 2 Hb<sup>A</sup>/Hb<sup>B</sup> : 1 Hb<sup>B</sup>/Hb<sup>B</sup>.



| Генотип                                             | Признак                   |
|-----------------------------------------------------|---------------------------|
| $Hb^A/Hb^A$                                         | Гемоглобин А (Нв-А)       |
| $Hb^B/Hb^B$                                         | Гемоглобин В (Нв-В)       |
| $Hb^A/Hb^B$                                         | Гемоглобины А и В (Нв-АВ) |
| Р $Hb^A/Hb^B \times Hb^A/Hb^B$                      |                           |
| Гаметы Р $Hb^A$ $Hb^B$ $Hb^A$ $Hb^B$                |                           |
| $F_1$ $1 \cdot Hb^A/Hb^A : 2Hb^A/Hb^B : 1Hb^B/Hb^B$ |                           |

### З а д а н и я

**Задание 1.** У шортгорнского скота ген  $R$  обуславливает красную масть, а ген  $R^1$  — белую масть. У гетерозиготных животных масть чалая. Определите:

а) какие масти будут у потомства первого поколения, полученного в результате спаривания белой коровы с чалым быком;

б) какого фенотипа будет получено потомство первого поколения в результате спаривания чалой коровы с чалым быком.

**Задание 2.** Темная окраска меха норок обусловлена геном  $D$ , а белая — геном  $D^1$ . У гетерозиготных особей окраска светлая с черным крестом на спине (кохинуровые норки). Определите:

а) какое потомство ожидается в результате спаривания кохинуровых норок между собой;

б) можно ли путем многократного отбора в ряде поколений вывести нерасщепляющуюся линию кохинуровых норок.

**Задание 3.** У овец ген  $P$  обуславливает комолость (безрогость), а ген  $P^1$  — рогатость. Доминирование этой пары аллелей зависит от пола. У баранов  $P^1$  (рогатость) доминирует над комолостью, а у овец  $P$  (комолость) доминирует над рогатостью. Необходимо определить:

а) какое расщепление ожидается в  $F_1$  при спаривании рогатой овцы с комолым бараном;

б) чей признак (отца или матери) при том же спаривании унаследуют дочери и чей признак унаследуют сыновья;



в) какое расщепление ожидается в  $F_1$  при спаривании рогатого барана с комолой овцой, если оба родителя гомозиготны;

г) чей признак (отца или матери) при том же спаривании унаследуют сыновья и чей признак унаследуют дочери.

**Задание 4.** В крови крупного рогатого скота обнаружены церулоплазмины\* типов А и В. Их наличие обусловлено аллелями  $Cr^A$  и  $Cr^B$ , наследуемыми кодоминантно. Установите расщепление в  $F_1$  по типам церулоплазминов:

а) если родители гетерозиготны;

б) если генотипы родителей  $Cr^B/Cr^B$  и  $Cr^A/Cr^B$ .

### Множественные аллели

Выше были рассмотрены случаи моногибридного скрещивания, при котором ген существует в двух аллельных состояниях, например  $A$  и  $a$  или  $P$  и  $P^1$ . Но один и тот же ген может находиться в трех и более аллельных состояниях. Тогда все аллельные состояния такого гена обозначают одной буквой с разными индексами.

При множественных аллелях, как и в случае пары аллелей, организм имеет одновременно лишь два одинаковых или два разных аллеля из общей серии данного гена; в половую же клетку попадает только один из них.

**Решение типовых задач.** Известно, например, у кроликов ген  $C$ , обуславливающий окраску шерсти, может находиться в четырех аллельных состояниях. Аллель  $C$  вызывает «дикую» серую окраску (агути), аллель  $c^{sh}$  — шиншилловую окраску,  $c^h$  — гималайскую (горностаевую) окраску, а аллель  $c$  обуславливает отсутствие пигмента (альбинизм). Взаимодействие аллелей подчиняется правилу доминирования, обозначаемому ниже символом  $>$  (математический символ «больше»). По доминированию аллели располагаются в следующем порядке:  $C > c^{sh} > c^h > c$ . Связь генотипов с фенотипами представлена в следующей таблице:

---

\* Церулоплазмин — один из белков плазмы крови, регулирующий метаболизм меди, поступающей в организм с пищей.



| Ген      | Генотипы                | Фенотипы         |
|----------|-------------------------|------------------|
| $C$      | $CC; Cc^{sh}; Cc^h; Cc$ | Агути            |
| $c^{sh}$ | $c^{sh}c^{sh}$          | Шиншилла         |
|          | $c^{sh}c^h; c^{sh}c$    | Светлая шиншилла |
| $c^h$    | $c^hc^h; c^hc$          | Гималайский      |
| $c$      | $cc$                    | Альбинос         |

Допустим, кролик агути, гетерозиготный по гену альбинизма, спарен с шиншилловым, гетерозиготным по горностаевой окраске. Чтобы установить ожидаемое расщепление в потомстве первого поколения, изобразим это ниже в виде генетической схемы.

|         |           |                    |               |        |
|---------|-----------|--------------------|---------------|--------|
| Р       | $Cc$      | $\times$           | $c^{sh}c^h$   |        |
| Гаметы  | $C$       | $c$                | $c^{sh}$      | $c^h$  |
| $F_1$   | $Cc^{sh}$ | $Cc^h$             | $c^{sh}c$     | $c^hc$ |
| Фенотип | 2 агути   | 1 светлая шиншилла | 1 гималайский |        |
| $F_1$   |           |                    |               |        |

Согласно схеме, при спаривании рассматриваемого типа в  $F_1$  появляются потомки трех фенотипов — агути, светлошиншилловые и горностаевые в соотношении: 2:1:1.

### З а д а н и я

**Задание 1.** У мышей множественный аллель  $A$ , обуславливающий окраску шерсти, состоит из четырех генов:  $A^L$  — светлорюхий агути,  $A$  — серобрюхий агути,  $a'$  — черно-огненный,  $a$  — черный. Гетерозиготы генотипа  $Aa'$  фенотипически подобны светлорюхим агути. Аллели по доминированию расположены в таком порядке:  $A^L > A > a' > a$ . Установите расщепление в  $F_1$ :

а) при скрещивании светлорюхого агути, гетерозиготного по гену серобрюхий агути, с гомозиготным черно-огненным;

б) при скрещивании серобрюхого агути, гетерозиготного по гену черно-огненной окраски, с светлорюхим агути, гетерозиготным по гену черной окраски.

**Задание 2.** У дрозофилы множественный аллель, обуславливающий укорочение крыльев, состоит из трех



членов:  $T$  (Truncate — обрезанные крылья),  $T^N$  (Normal — нормальные крылья) и  $t$  (dumpy — укороченные крылья). По доминированию аллели располагаются в ряд:  $T > T^N > t$ . Установите:

а) расщепление в  $F_1$ , если скрещена особь, имеющая обрезанные крылья, с нормальной, причем обе особи гетерозиготны по гену  $t$ ;

б) какие фенотипы ожидаются в  $F_1$ , если особь с обрезанными крыльями, гетерозиготная по гену нормальных крыльев, скрещена с особью, имеющей укороченные крылья.

**Задание 3.** В крови крупного рогатого скота европейских пород встречаются трансферрины\* трех типов: А, D и E, которые обусловлены тремя аллелями гена  $Tf$ , а именно  $Tf^A$ ,  $Tf^D$  и  $Tf^E$ . Наследование кодоминантное. Определите:

а) типы трансферрина у животных с генотипами

$$Tf^A/Tf^A; Tf^A/Tf^D; Tf^D/Tf^E;$$

б) расщепление в потомстве по генотипу и фенотипу при скрещивании родителей  $Tf/Tf^D$  и  $Tf^D/Tf^E$ .

### Плейотропное действие гена

В рассмотренных выше темах принималось во внимание, что каждый ген действует только на один признак. Фактически же многие гены действуют одновременно на несколько признаков организма. В этом проявляется множественное (плейотропное) действие гена.

**Решение типовых задач.** У каракульских овец ген  $W$  обладает плейотропным действием: он обуславливает серую окраску смушка (ширази) и в гомозиготном состоянии нарушает функции органов пищеварения. В результате гомозиготы  $WW$  не могут переваривать грубые корма и после отбивки от матерей погибают. Ген  $w$  обуславливает черную окраску. Гомозиготы  $ww$  и гетерозиготы  $Ww$  вполне жизнеспособны.

Допустим, спаривают между собой серых особей. Требуется выяснить, как будет происходить расщепле-

\* Трансферрин — белок сыворотки крови, связывающий железо и доставляющий его в костный мозг, где железо используется в кроветворении.



формы их взаимодействия: 1) эпистаз, 2) комплементарность, 3) модифицирующее действие (гены-модификаторы), 4) новообразования, 5) полимерия.

**Решение типовых задач. Эпистаз.** При эпистазе доминантный ген одной пары аллелей подавляет действие доминантного гена другой пары. При этом подавляющий ген называют эпистатическим, а подавляемый — гипостатическим. Например, у лошадей ген серой масти (*C*) подавляет действие генов вороной (*B*) и рыжей (*b*) масти, причем и вороная и рыжая масти могут развиваться только при отсутствии гена *C* (т. е. при генотипе *cc*). Допустим, скрещены между собой дигетерозиготные серые лошади (*CcBb*). Требуется определить расщепление потомства по фенотипу.

При решении задач на взаимодействие генов важно иметь в виду, что при одном и том же фенотипе генотипы особей могут быть разными. Поэтому вместо таблицы «Признак — ген» целесообразно составить таблицу «Взаимодействующие гены — генотипы — признак» (см. табл. 24).

Выписав генотипы родителей (по условиям они дигетерозиготны), расщепление потомства по фенотипу определяют обычным способом. Согласно схеме, вместо обычного для дигетерозиготного скрещивания соотношения  $9:3:3:1$ , при эпистазе получилось расщепление потомства по фенотипу в соотношении  $12$  (серых) :  $3$  (вороным) :  $1$  (рыжей). В некоторых случаях происходит расщепление потомства по фенотипу в соотношении —  $13:3$ .

**Комплементарность** (дополнительные факторы). При дополнительных факторах признак развивается лишь в том случае, если одновременно присутствуют два доминантных гена из разных аллелей, причем каждый из них в отдельности не способен вызвать развитие признака. К числу таких признаков относится серая окраска (агути) шерсти у мышей. Для ее развития необходимо наличие двух доминантных генов — *A* и *B*. Ген *A* вызывает образование в волосе гранул черного пигмента. При отсутствии этого гена (т. е. у рецессивов *aa*) пигмент не образуется и шерсть остается белой (альбинизм). Ген *B* не влияет на образование черного пигмента, но способствует такому его распределению, при котором участки волоса, содержащие пигмент, чередуются с участками, лишенными его (зонарное распре-



## Схема эпистаза. Наследование масти у лошадей

| Взаимодействующие гены | Генотипы                      | Признак       |
|------------------------|-------------------------------|---------------|
| $C, B$                 | $CCBB; CcBB;$<br>$CCBb; CcBb$ | Серая масть   |
| $C, b$                 | $CCbb; Ccbb$                  |               |
| $c, B$                 | $ccBB; ccBb$                  | Вороная масть |
| $c, b$                 | $ccbb$                        | Рыжая масть   |

|                |      |        |        |        |        |                                                                          |      |      |      |
|----------------|------|--------|--------|--------|--------|--------------------------------------------------------------------------|------|------|------|
| Р              |      | $CcBb$ |        |        |        | $\times CcBb$                                                            |      |      |      |
| Гаметы Р       |      | $CB$   | $Cb$   | $cB$   | $cb$   | $CB$                                                                     | $Cb$ | $cB$ | $cb$ |
| F <sub>1</sub> | $CB$ | $CCBB$ | $CCBb$ | $CcBB$ | $CcBb$ | Фенотипы F <sub>1</sub><br>Серые лошади — 12<br>Вороные — 3<br>Рыжие — 1 |      |      |      |
|                | $Cb$ | $CCBb$ | $CCbb$ | $CcBb$ | $Ccbb$ |                                                                          |      |      |      |
|                | $cB$ | $CcBB$ | $CcBb$ | $ccBB$ | $ccBb$ |                                                                          |      |      |      |
|                | $cb$ | $CcBb$ | $Ccbb$ | $ccBb$ | $ccbb$ |                                                                          |      |      |      |

деление пигмента). При этом у животных появляется серая окраска (агути), характерная для диких мышей. Рecessивный аллель  $b$  обуславливает равномерное распределение черного пигмента по волосу, т. е. появление окраски, присущей черным мышам.

Предположим, спарены между собой дигетерозиготные серые (агути) мыши ( $AaBb$ ). Чтобы установить расщепление их потомства по окраске шерсти, надо составить таблицу: «Взаимодействующие гены — генотипы — признак» и, выписав генотипы родителей и их гаметы, определить с помощью решетки Пеннета расщепление в F<sub>1</sub> (табл. 25).

Как это следует из схемы, вместо обычного для дигибридного скрещивания соотношения 9:3:3:1, при



Схема комплементарности. Наследование окраски у мышей

| Взаимодействующие гены | Генотипы                                                 | Признак                      |
|------------------------|----------------------------------------------------------|------------------------------|
| <i>A</i> и <i>B</i>    | <i>AABB</i> ; <i>AaBB</i> ;<br><i>AABb</i> ; <i>AaBb</i> | Серая окраска шерсти (агути) |
| <i>A</i> и <i>b</i>    | <i>AAbb</i> ; <i>Aabb</i>                                | Черная окраска               |
| <i>a</i> и <i>B</i>    | <i>aaBB</i> ; <i>aaBb</i>                                | Белая окраска (альбинос)     |
| <i>a</i> и <i>b</i>    | <i>aabb</i>                                              |                              |

|                |           |                           |             |             |             |
|----------------|-----------|---------------------------|-------------|-------------|-------------|
| Р              |           | <i>AaBb</i> × <i>AaBb</i> |             |             |             |
| Гаметы Р       |           | <i>AB</i>                 | <i>Ab</i>   | <i>aB</i>   | <i>ab</i>   |
| F <sub>1</sub> | <i>AB</i> | <i>AABB</i>               | <i>AABb</i> | <i>AaBB</i> | <i>AaBb</i> |
|                | <i>Ab</i> | <i>AABb</i>               | <i>AAbb</i> | <i>AaBb</i> | <i>Aabb</i> |
|                | <i>aB</i> | <i>AaBB</i>               | <i>AaBb</i> | <i>aaBB</i> | <i>aaBb</i> |
|                | <i>ab</i> | <i>AaBb</i>               | <i>Aabb</i> | <i>aaBb</i> | <i>aabb</i> |

Фенотипы F<sub>1</sub>  
Серые мыши — 9  
Черные — 3  
Белые — 4

комплементарности рождается потомство трех фенотипов в соотношении 9 : 3 : 4.

Гены-модификаторы. Модификаторами называют гены, видоизменяющие действие других генов не аллельной им пары. Часто гены-модификаторы усиливают или ослабляют развитие признака. Так, у каракульских овец ген *D* обуславливает черную окраску смушка (араби). При отсутствии этого гена (и ряда других неаллельных генов окраски) развивается коричневая окраска (камбар). Доминантный ген *O* — ослабитель окраски. Взаимодействие генов *D* и *O* обуславливает дымчатую окраску. Результат спаривания дигетерозигот по этим генам представлен в таблице 26.

Новообразования. В этом случае существует



Схема действия гена ослабителя. Наследование окраски смушка

| Взаимодействующие гены | Генотипы                             | Фенотип  |
|------------------------|--------------------------------------|----------|
| <i>D</i> и <i>O</i>    | <i>DDOO DdOO</i><br><i>DDOo DdOo</i> | Дымчатые |
| <i>D</i> и <i>o</i>    | <i>DDoo Ddoo</i>                     | Араби    |
| <i>d</i> и <i>O</i>    | <i>ddOO ddOo</i>                     | Камбар   |
| <i>d</i> и <i>o</i>    | <i>ddoo</i>                          | Камбар   |

|                                |              |                           |              |              |             |
|--------------------------------|--------------|---------------------------|--------------|--------------|-------------|
| Р                              |              | <i>DdOo</i> × <i>DdOo</i> |              |              |             |
| Гаметы Р                       | <i>DO Do</i> | <i>dO do</i>              | <i>DO Do</i> | <i>dO do</i> |             |
|                                | <i>DO</i>    | <i>Do</i>                 | <i>dO</i>    | <i>do</i>    |             |
| <i>F</i> <sub>1</sub>          | <i>DO</i>    | <i>DDOO</i>               | <i>DDOo</i>  | <i>DdOO</i>  | <i>DdOo</i> |
|                                | <i>Do</i>    | <i>DDOo</i>               | <i>DDoo</i>  | <i>DdOo</i>  | <i>Ddoo</i> |
|                                | <i>dO</i>    | <i>DdOO</i>               | <i>DdOo</i>  | <i>ddOO</i>  | <i>ddOo</i> |
|                                | <i>do</i>    | <i>DdOo</i>               | <i>Ddoo</i>  | <i>ddOo</i>  | <i>ddoo</i> |
| Фенотипы <i>F</i> <sub>1</sub> |              |                           |              |              |             |
| Дымчатые ягнята — 9            |              |                           |              |              |             |
| Араби — 3                      |              |                           |              |              |             |
| Комбар — 4                     |              |                           |              |              |             |

четыре вариации одного и того же признака, контролируемого различными комбинациями двух пар генов. Например, у кур форма гребня обусловлена генами *R, r* и *C, c*, причем возможны четыре фенотипа. Особи, оба гена которых находятся в рецессивном состоянии (*rrcc*), наследуют листовидный гребень. При наличии гена *R* развивается розовидный гребень. Ген *C* вызывает появление стручковидного гребня. Комбинированное же действие обоих доминантных генов (*R* и *C*) обуславливает развитие ореховидного гребня. Ниже рассмотрено спаривание между собой дигетерозиготных особей. Взаимодействующие гены, обусловленные ими признаки и расщепление потомства по фенотипу иллюстрированы обычным способом.



Схема взаимодействия генов при новообразовании. Наследование формы гребня у кур

| Взаимодействующие гены | Генотипы                                                 | Признак                       |
|------------------------|----------------------------------------------------------|-------------------------------|
| <i>R</i> и <i>C</i>    | <i>RRCC</i> ; <i>RrCC</i> ;<br><i>RRCc</i> ; <i>RrCc</i> | Ореховидный гребень           |
| <i>R</i> и <i>c</i>    | <i>RRcc</i> ; <i>Rrcc</i>                                | Розовидный гребень            |
| <i>r</i> и <i>C</i>    | <i>rrCC</i> ; <i>rrCc</i>                                | Стручковидный гребень         |
| <i>r</i> и <i>c</i>    | <i>rrcc</i>                                              | Простой (листовидный) гребень |

|                |           |             |             |             |             |               |           |           |           |
|----------------|-----------|-------------|-------------|-------------|-------------|---------------|-----------|-----------|-----------|
| P              |           | <i>RrCc</i> |             |             |             | × <i>RrCc</i> |           |           |           |
| Гаметы P       |           | <i>RC</i>   | <i>Rc</i>   | <i>rC</i>   | <i>rc</i>   | <i>RC</i>     | <i>Rc</i> | <i>rC</i> | <i>rc</i> |
|                |           | <i>RC</i>   |             | <i>Rc</i>   |             | <i>rC</i>     |           | <i>rc</i> |           |
| F <sub>1</sub> | <i>RC</i> | <i>RRCC</i> | <i>RRCc</i> | <i>RrCC</i> | <i>RrCc</i> |               |           |           |           |
|                | <i>Rc</i> | <i>RRCc</i> | <i>RRcc</i> | <i>RrCc</i> | <i>Rrcc</i> |               |           |           |           |
|                | <i>rC</i> | <i>RrCC</i> | <i>RrCc</i> | <i>rrCC</i> | <i>rrCc</i> |               |           |           |           |
|                | <i>rc</i> | <i>RrCc</i> | <i>Rrcc</i> | <i>rrCc</i> | <i>rrcc</i> |               |           |           |           |

Фенотипы F<sub>1</sub>

|                                           |          |
|-------------------------------------------|----------|
| С ореховидным гребнем ( <i>R...C...</i> ) | 9 особей |
| С розовидным ( <i>R...cc</i> )            | 3 особи  |
| С стручковидным ( <i>rrC...</i> )         | 3 особи  |
| С листовидным ( <i>rrcc</i> )             | 1 особь  |

Полимерия. При полимерном наследовании развитие признака обуславливается двумя или несколькими парами однозначно действующих генов. Обычно такие гены обозначают одной буквой с разными индексами. Например, при трех парах полимерных генов их можно обозначить так:  $L_1l_1L_2l_2L_3l_3$ . Чем больше полимерных генов содержит организм, тем сильнее выражен признак. Полимерия лежит в основе наследования количественных признаков.



В частности, по данным Кастла, кролики короткоухой расы (длина ушей 10 см) характеризуются генотипом  $l_1l_1l_2l_2l_3l_3$ , а особи длинноухой расы (длина ушей 22 см) — генотипом  $L_1L_1L_2L_2L_3L_3$ . Различие в длине ушей обусловлено тремя парами полимерных генов, каждый из которых в доминантном состоянии увеличивает длину уха на 2 см. Учитывая это, можно определить длину ушей у потомства  $F_1$  и  $F_2$ , а также выяснить, будет ли происходить расщепление по длине ушей при спаривании кроликов этих рас. Из схемы скрещивания (ее предлагается разобрать самостоятельно) следует, что в  $F_1$ , как и следовало ожидать, все потомство единообразно, с ушами длиной 16 см (генотип  $L_1l_1L_2l_2L_3l_3$ ). Во втором поколении происходит расщепление по длине ушей, которое можно проследить по схеме тригибридного скрещивания.

### З а д а н и я

**Задание 1.** У кур большинства пород (плимутрок, виандот) ген  $C$  обуславливает окрашенное оперение, а его аллель  $c$  — белое. У белых леггорнов известен эпистатический ген  $I$ , подавляющий развитие пигмента даже при наличии гена  $C$ . Его аллель — ген  $i$  позволяет гену  $C$  проявить свое действие. У леггорнов генотипа  $IICC$  развивается белое оперение, вызываемое доминантным геном  $I$ , виандоты же генотипа  $iicc$  имеют белое оперение из-за отсутствия доминантного гена пигментации —  $C$ . Определите:

а) расщепление потомства в  $F_1$  и  $F_2$  по окраске оперения при скрещивании белых леггорнов генотипа  $IICC$  с белыми виандотами ( $iicc$ )

б) генотип пигментированного виандота, если при скрещивании его с дигетерозиготным белым леггорном у половины цыплят развивается белое оперение, а у половины — окрашенное;

в) генотип пигментированного виандота, если при скрещивании его с дигетерозиготным белым леггорном среди цыплят обнаружено расщепление в соотношении 5 белых к 3 пигментированным;

г) расщепление по фенотипу в  $F_1$  при скрещивании дигетерозиготного белого леггорна с белым виандотом.

**Задание 2.** У собак породы доберман-пинчер окраска шерсти зависит от генов  $B$ ,  $b$ ,  $D$  и  $d$ . Ген  $B$  вызывает



черную окраску, его аллель  $b$  — кофейную; от гена  $D$  зависит интенсивность окраски; при наличии этого гена пигмент откладывается как в корковом, так и в мякотном веществе волоса; аллель  $d$  — ослабитель, при котором пигмент откладывается в мякотном веществе, а в корковом — только отдельными вкраплениями, причем развивается голубая окраска разных оттенков, в зависимости от наличия гена  $B$  или  $b$ . Определите:

а) какой окраски будет потомство у гомозиготной голубой суки ( $BBdd$ ), спаренной с гомозиготным кофейным кобелем ( $bbDD$ );

б) ожидаемое расщепление в  $F_1$  при спаривании дигетерозиготных особей.

**Задание 3.** При скрещивании гомозиготных алеутских норок ( $aaPP$ ) с серебристо-голубыми ( $AApp$ ) у потомства развивается стандартная окраска меха, обусловленная взаимодействием доминантных генов  $A$  и  $P$ ; в  $F_2$  выщепляются также сапфировые норки ( $aapp$ ). Определите, какое расщепление в  $F_1$  ожидается при скрещивании гетерозиготной алеутской норки с гетерозиготной серебристо-голубой.

### Контрольные вопросы

1. Какое скрещивание называется моногибридным, дигибридным, полигибридным?
2. Какие признаки называются альтернативными? Какие гены называются аллельными? Приведите примеры.
3. В чем заключается закон чистоты гамет?
4. Что такое гомозиготные и гетерозиготные организмы?
5. Что такое генотип и фенотип? Полностью ли отражает фенотип генотипическое строение организма?
6. Назовите основные формы взаимодействия аллельных генов. Что такое доминирование, кодоминирование, промежуточное наследование?
7. В чем заключается первое и второе правила Менделя?
8. Что такое множественные аллели? Приведите пример.
9. Что такое плейотропное действие гена? Приведите пример.
10. Что такое анализирующее скрещивание?
11. Какое расщепление по фенотипу наблюдается в  $F_2$  при дигибридном скрещивании гомозиготного доминанта с рецессивом?
12. В чем заключается третье правило Менделя?
13. Чем отличаются аллельные гены от неаллельных?
14. Назовите основные формы взаимодействия неаллельных генов.
15. Приведите примеры эпистаза и комплементарности генов.
16. Расскажите о действии на организм генов-модификаторов и о наследовании признаков при новообразованиях.
17. Что такое полимерия?



# Наследование пола и хромосомная теория наследственности

## Тема 1. ПОЛ КАК НАСЛЕДСТВЕННЫЙ ПРИЗНАК. НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ, СЦЕПЛЕННЫХ С ПОЛОМ

### Символика

В подразделе «Цитологические основы наследственности» отмечалось, что хромосомные наборы самцов и самок отличаются друг от друга одной парой хромосом, названных половыми. Остальные хромосомы, одинаковые у самцов и самок, получили название аутосом.

У млекопитающих и некоторых беспозвоночных (например, дрозофилы) особи женского пола содержат две гомологичные половые хромосомы, названные X-хромосомами, а мужские особи лишь одну X-хромосому; вторая, не гомологичная ей хромосома, называется Y-хромосомой. Следовательно, набор половых хромосом самки может быть обозначен XX, а самца — XY. У птиц, рыб и ряда беспозвоночных две одинаковые половые хромосомы, обозначаемые буквой Z, находятся у самцов. У самок же Z-хромосома лишь одна; вторая половая хромосома не гомологична ей и обозначается буквой W. Следовательно, формула половых хромосом самцов в данном случае ZZ, а самок — ZW.

Это позволило доказать теорию, согласно которой пол организма рассматривается как наследственный

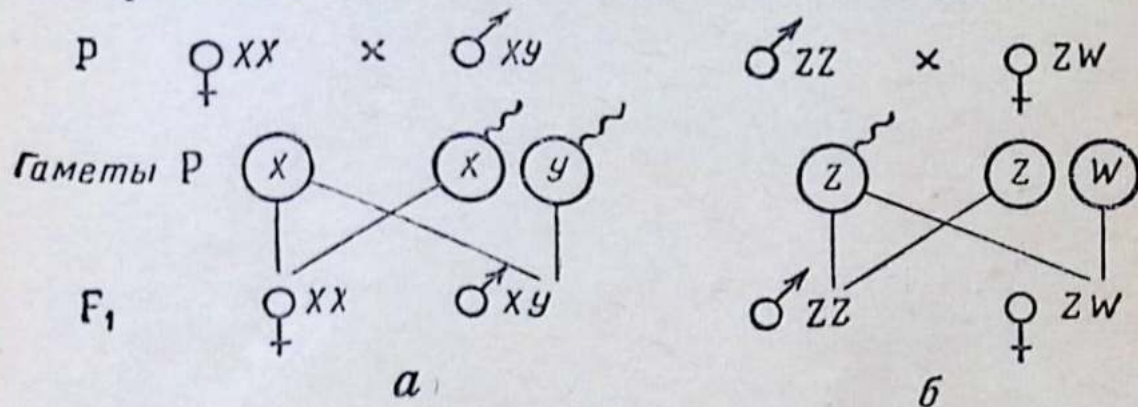


Рис. 18. Наследование пола при гетерогаметности мужского (а) и женского (б) пола.



признак, подчиняющийся законам Менделя. Учитывая, что в гаметы от пары половых хромосом родителей после мейоза попадает лишь одна, можно написать следующие схемы наследования пола (рис. 18, а, б).

Из схемы следует (рис. 18, а), что у млекопитающих и человека особи женского пола образуют один тип гамет — яйцеклетки с  $X$ -хромосомой (женский пол гомогаметный), а особи мужского пола два типа гамет — сперматозоиды с  $X$ - и  $Y$ -хромосомами (мужской пол гетерогаметный). У птицы же гетерогаметным является женский пол: самка продуцирует яйцеклетки двух типов — с  $Z$ - и  $W$ -хромосомами, в то время как сперматозоиды мужских особей однотипны и содержат лишь  $Z$ -хромосому (рис. 18, б).

### **Образование гамет при наследовании признаков, сцепленных с полом**

В половых хромосомах наряду с генами, обуславливающими развитие пола, локализованы гены многих других признаков. Признаки, гены которых находятся в половых хромосомах, сцеплены с полом. Их наследование имеет свои особенности.

**Решение типовых задач.** Образование гамет при сцепленной с полом наследственности рассматривается ниже на примере одного из классических объектов генетики — мухи дрозофилы. У дрозофилы самка моногаметна ( $XX$ ), а самец гетерогаметен ( $XY$ ). Ген, обуславливающий красную ( $W$ ) и белую ( $w$ ) окраску глаз, находится в  $X$ -хромосоме,  $Y$ -хромосома не имеет соответствующего локуса и не несет ни гена  $W$ , ни гена  $w$ . Требуется узнать, сколько типов гамет продуцирует: а) гомозиготная красноглазая самка, б) гетерозиготная красноглазая самка и в) красноглазый самец.

У самки имеются две  $X$ -хромосомы. При гомозиготности красноглазой самки ген  $W$  находится в обеих ее  $X$ -хромосомах, но в зрелую яйцеклетку при мейозе попадает лишь одна  $X$ -хромосома с находящимся в ней геном  $W$ . Схематически это можно изобразить следующим образом (рис. 19, а). В левой части схемы прямыми линиями показаны  $X$ -хромосомы с локусом (точка на линии), в котором находится ген  $W$ . То же самое изображено в правой части схемы символами  $XW$ , обозначающими, что ген  $W$  находится в  $X$ -хромосоме.



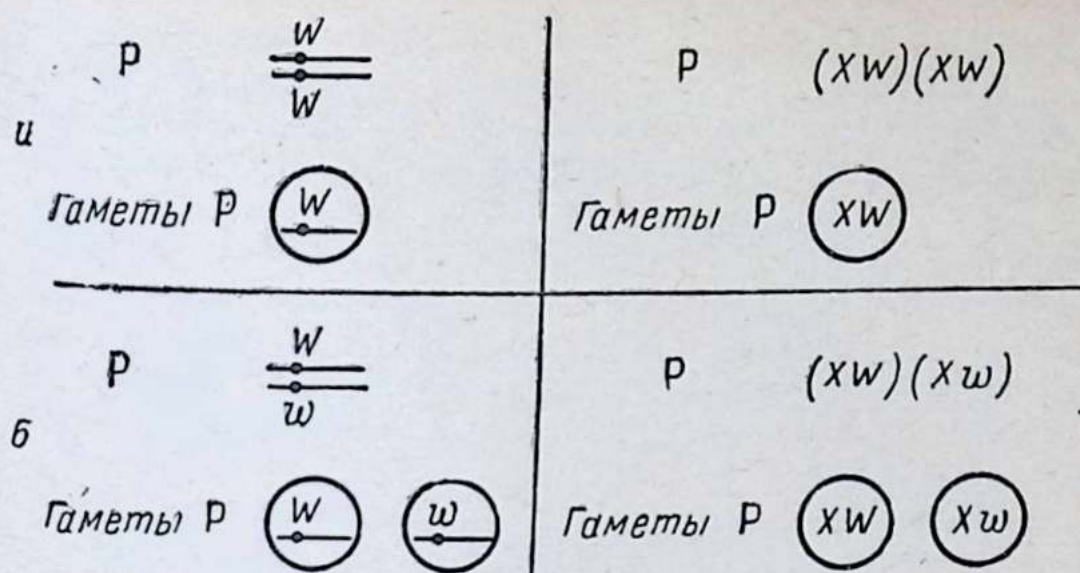


Рис. 19. Образование гамет у самки, гомозиготной (а) и гетерозиготной (б) по гену  $W$ .

Слева — прямыми линиями изображены две X-хромосомы (точкой отмечен locus гена  $W$ ); справа — то же самое изображено символами.

Как следует из схемы, гомозиготная красноглазая самка продуцирует яйцеклетки одного типа ( $XW$ ).

Если красноглазая самка дрозофилы гетерозиготна (условие б), то в одной из ее X-хромосом находится ген  $W$ , а в другой — его рецессивный аллель  $w$ . Такая самка продуцирует гаметы двух типов —  $XW$  и  $Xw$  (см. рис. 19, б).

Красноглазый же самец (условие в) содержит одну X-хромосому с геном красноглазия  $W$ . В парной ей Y-хромосоме гомологичного локуса нет (рис. 20). Самец продуцирует гаметы двух типов. В гаметах первого типа находится X-хромосома с геном  $W$ , а в гаметах второго типа Y-хромосома. Из схемы следует, что самцы не могут быть названы ни гомозиготными, ни гетерози-

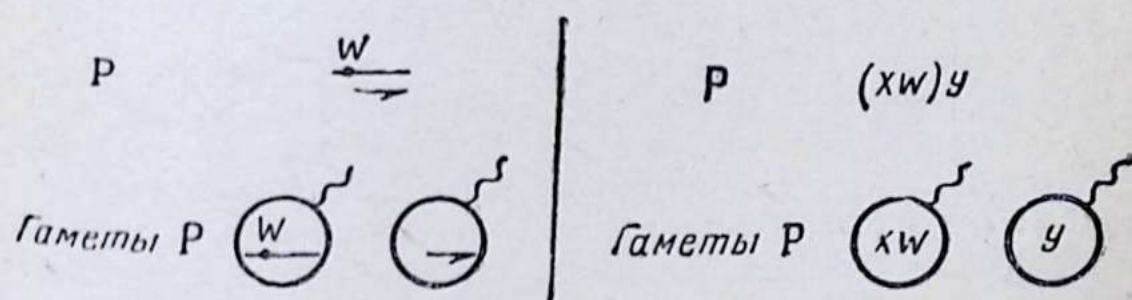


Рис. 20. Образование гамет у самца, гемизиготного по гену  $W$ .

Слева — длинными прямыми линиями изображены X-хромосомы с locus гена  $W$ , а короткими изогнутыми линиями Y-хромосомы, не имеющие этого локуса.



готными по гену  $W$ . В диплоидном наборе хромосом у них имеется лишь половина обычного числа генов  $W$  (один вместо двух), вследствие чего самцов называют гемизиготными (*hemі* — половина) по этому гену.

### З а д а н и я

**Задание 1.** В диплоидном наборе у дрозофилы содержится 8 хромосом, у курицы — 78, у лошади — 66, у крупного рогатого скота — 60, у овцы — 54, у свиньи — 38. Определите:

- а) сколько хромосом содержится в половых клетках дрозофилы, курицы, лошади, коровы, овцы, свиньи;
- б) сколько пар аутосом и половых хромосом содержится в соматических клетках дрозофилы, курицы, лошади, коровы, овцы.

**Задание 2.** У дрозофилы, млекопитающих и человека гомогаметен женский пол, а гетерогаметен — мужской. У птиц гомогаметен мужской пол, а гетерогаметен — женский. Определите, какие половые хромосомы содержатся в клетках тела:

- а) у самки и самца дрозофилы;
- б) у курицы и петуха;
- в) у овцы и барана.

**Задание 3.** Сколько типов гамет, различающихся по половым хромосомам, образуется при гаметогенезе:

- а) у самки и самца дрозофилы;
- б) у курицы и петуха;
- в) у коровы и быка.

**Задание 4.** У дрозофилы рецессивный ген удвоенных щетинок (мутация *double*) и его аллель — нормальные щетинки — локализованы в  $X$ -хромосоме. Определите:

- а) сколько гамет и каких типов продуцирует самка с удвоенными щетинками;
- б) сколько гамет и каких типов продуцирует гемизиготный самец с нормальными щетинками;
- в) может ли самец с нормальными щетинками быть гомозиготным и гетерозиготным по этому признаку.

**Задание 5.** Пестрая окраска оперения кур породы плимутрок обусловлена доминантным геном  $P$ , локализованным в  $Z$ -хромосоме. Его рецессивный аллель — ген  $p$  — обуславливает черную окраску оперения. Определите, сколько гамет и каких типов продуцирует:

- а) черный петух;



б) черная курица;

в) гетерозиготный серый петух.

**Задание 6.** У кошек аллели  $\bar{B}$  и  $b$ , обуславливающие окраску шерсти, наследуются сцепленно с полом. Ген  $b$  вызывает появление рыжей окраски, аллель  $\bar{B}$  — черной. У гетерозигот ( $Bb$ ) развивается пестрая (черепаховая) окраска. Определите, сколько гамет и каких типов продуцирует:

а) черепаховая кошка;

б) черная кошка;

в) черный кот.

**Задание 7.** У человека и ряда млекопитающих (лошадь, собака) описано наследственное нарушение свертываемости крови, гемофилия (кровоточивость). Болезнь вызывается локализованным в  $X$ -хромосоме рецессивным геном  $h$ . Его доминантный аллель обуславливает нормальную свертываемость крови. Определите, сколько гамет и каких типов образуется у здоровой особи:

а) мужского пола;

б) женского пола, гетерозиготной по гену гемофилии.

### Наследование признаков, сцепленных с полом

В отличие от признаков, гены которых локализованы в аутосомах, признаки, сцепленные с полом, наследуются по-другому. В этом случае прямое и реципрокное скрещивание дает разные результаты.

**Решение типовых задач.** У дрозофилы рецессивный ген белых глаз ( $w$ ) и его доминантный аллель ( $W$ ) локализованы в  $X$ -хромосомах. Предположим, гомозиготная красноглазая самка скрещена с белоглазым самцом. Требуется определить, какого цвета глаза будут у самок и самцов первого и второго поколения.

Прежде всего сведения о признаках, генах этих признаков и их локализации надо выписать в таблицу.

| Признак                      | Ген        | Локализация гена                 |
|------------------------------|------------|----------------------------------|
| Белые глаза<br>Красные глаза | $w$<br>$W$ | $X$ -хромосома<br>$X$ -хромосома |



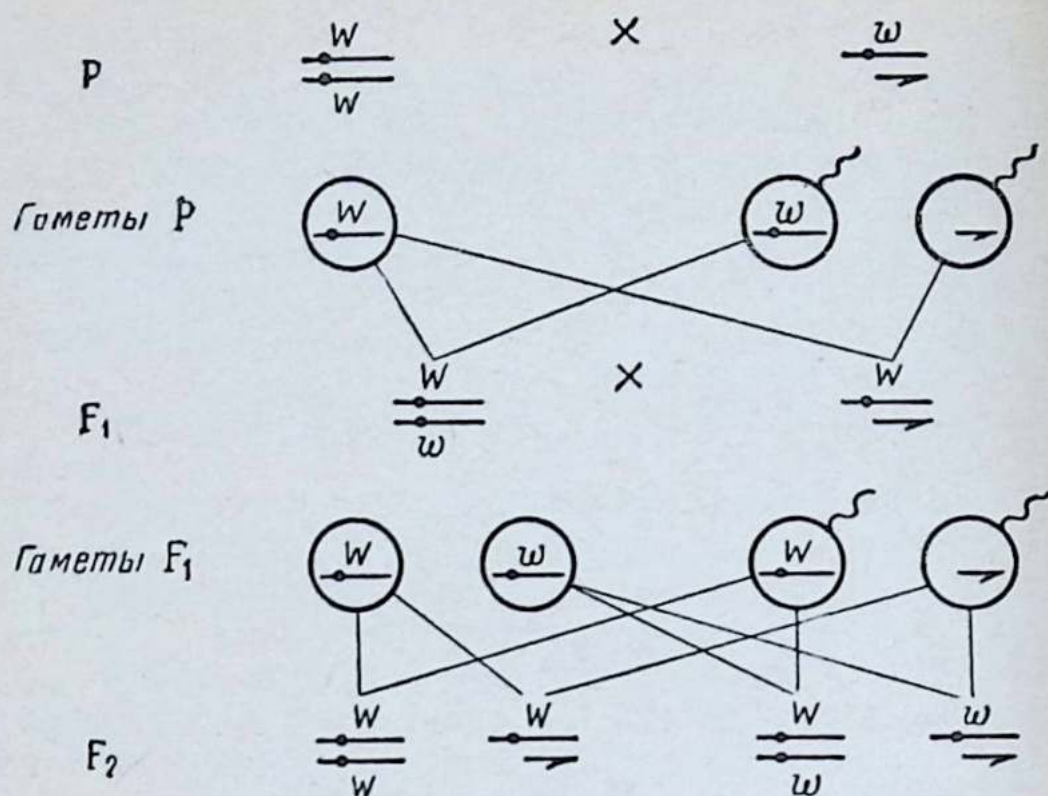


Рис. 21. Сцепленное с полом наследование. Длинными прямыми линиями изображены X-хромосомы, короткими загнутыми линиями — Y-хромосомы.

Затем следует представить в виде генетической схемы скрещивание гомозиготной красноглазой самки с белоглазым самцом (рис. 21). Как это следует из схемы, самка продуцирует гаметы одного типа — с X-хромосомой, несущей ген  $W$ , а самец — гаметы двух типов — сперматозоиды с X-хромосомой, несущей ген  $w$ , и сперматозоиды с Y-хромосомой без соответствующего локуса.

Оплодотворение яйцеклетки сперматозоидом первого типа приводит к развитию гетерозиготной красноглазой самки. В результате оплодотворения яйцеклетки сперматозоидом второго типа рождаются гемизиготные красноглазые самцы. Следовательно, по цвету глаз все первое поколение единообразно.

При скрещивании же между собой потомков первого поколения гетерозиготные самки продуцируют яйцеклетки двух типов (рис. 21), гемизиготные самцы — сперматозоиды также двух типов. В результате комбинирования гамет в F<sub>2</sub> появляются особи четырех генотипов с расщеплением по фенотипу в соотношении: 3 красноглазых особи к 1 белоглазой. При этом все



самки будут красноглазые, а на каждого красноглазого самца приходится столько же белоглазых.

При реципрокном скрещивании дрозофил тех же двух рас, т. е. при скрещивании белоглазой самки с красноглазым самцом, генотипы родителей и схема скрещивания могут быть изображены следующим образом:

$$\begin{array}{rcll}
 P & \text{♀} & (Xw)(Xw) & \times \text{♂} (XW)Y \\
 \text{Гаметы } P & & Xw & XW \quad Y \\
 F_1 & & (XW)(Xw) & \times (Xw)Y \\
 \text{Гаметы } F_1 & XW & Xw & Xw \quad Y \\
 F_2 & (XW)(Xw) & (Xw)(Xw) & (XW)Y \quad (Xw)Y
 \end{array}$$

Как это следует из схемы, при скрещивании белоглазой самки с красноглазым самцом уже в первом гибридном поколении нет единообразия признаков у потомства: происходит расщепление (правило единообразия первого поколения относится только к тем случаям, когда оба родителя гомозиготны; здесь же самец гемизиготен). Расщепление потомков первого поколения характеризуется тем, что все дочери наследуют признак отца, а сыновья — признак матери. В этом заключается характерная особенность сцепленного с полом наследования. Во втором поколении происходит расщепление потомства по фенотипу в соотношении: 1 красноглазая особь к 1 белоглазой.

### З а д а н и я

**Задание 1.** У дрозофилы рецессивный ген (*s*) укороченного тела (*short*) локализован в X-хромосоме. Определите в  $F_1$  фенотипы самок и самцов, если скрещены между собой:

самка, имеющая нормальное тело, гетерозиготная по гену укороченного тела, и гемизиготный самец с укороченным телом;

б) самка генотипа  $(Xs)(Xs)$  и самец  $(XS)Y$ .

**Задание 2.** У дрозофилы рецессивный ген *l* (*lethal-50*), локализованный в X-хромосоме, в гомозиготном состоянии обладает летальным действием (вызывает гибель особи до вылупления из яйца). От самки, гетерозиготной по гену *l*, получено 60 потомков. Сколько среди них ожидается самок и сколько самцов?

**Задание 3.** У кур плимутрок доминантный ген серой окраски оперения *B* локализован в Z-хромосоме. Его ре-



рецессивный аллель  $b$  вызывает черную окраску оперения. Определите:

а) фенотип  $F_1$  (отдельно для петушков и курочек), если гомозиготный серый петух спарен с черной курицей;

б) фенотип  $F_1$  (отдельно для петушков и курочек), если серая курица спарена с черным петухом;

в) расщепление по цвету оперения в  $F_1$  у курочек и петушков, если серый петух, у матери которого было черное оперение, спарен с черной курицей.

**Задание 4.** В птицеводстве важно уметь распознать пол цыплят в раннем возрасте, когда половые признаки еще недостаточно проявились. С этой целью могут быть использованы сцепленные с полом признаки, которые при определенных типах скрещивания служат «метчиками» (маркерами) пола. У плимутроков сцепленный с полом доминантный ген серой окраски ( $B$ ) проявляется у однодневных цыплят в виде белого пятна на голове. Оперившись, такие цыплята становятся серыми. При генотипе ( $bb$ ) окраска равномерная. Можно ли по метке на голове определить пол цыплят:

а) если серые куры спарены с черным петухом;

б) если черные куры спарены с гомозиготным серым петухом.

**Задание 5.** У тутового шелкопряда белый цвет грен (яиц) обусловлен доминантным геном  $A$ , локализованным в  $Z$ -хромосоме. Рецессивный аллель  $a$  вызывает темную окраску грен. При каких генотипах родителей можно по цвету грен отделить яички на самцов и на самок?

**Задание 6.** У кур породы виандот существуют две наследственно обусловленные формы полосатости: золотистая и серебристая. При спаривании серебристо-полосатой курицы с золотисто-полосатым петухом в  $F_1$  все курочки приобрели золотистую полосатость, а петушки — серебристую. Определите, какой из двух аллелей (золотистой или серебристой полосатости) доминирует.

**Задание 7.** У бронзовых индеек наследственно обусловленное дрожание тела (вибрация) передается через  $Z$ -хромосому. При спаривании между собой вибрирующих индюков и нормальных самок в  $F_1$  все особи женского пола были вибрирующими, а особи мужского — нормальными. Определите, какой из двух признаков доминирует, и установите генотипы родителей.



**Задание 8.** У ряда млекопитающих (человек, лошадь, собака) гемофилия (кровоточивость) вызывается геном  $h$ , локализованным в X-хромосоме. Аллель  $H$  обуславливает нормальную свертываемость крови.

Ожидается ли в потомстве появление больных дочерей (сыновей), если отец и мать имеют нормальную свертываемость крови, но мать гетерозиготна по гену гемофилии?

Каковы генотипы здоровых родителей, у которых сын болен гемофилией? От кого из родителей сын получил ген гемофилии.

## Тема 2. СЦЕПЛЕНИЕ ГЕНОВ

Согласно исследованиям Т. Г. Моргана, правило независимого комбинирования признаков (третье правило Менделя) имеет ограниченное применение. Оно наблюдается в случаях, когда гены (например,  $A$  и  $B$ ) локализованы в разных хромосомах. Гены же (например,  $M$  и  $N$ ), находящиеся в одной хромосоме, наследуются сцепленно. При этом сцепление между генами будет полным, если они всегда передаются вместе. Полное сцепление встречается редко. Оно встречается, в частности, у самцов дрозофилы и самок тутового шелкопряда.

Чаще всего сцепление бывает неполным, причем тенденция генов к совместному наследованию может быть выражена более или менее сильно.

### Символика

При рассмотрении сцепления генов используют особую символику. Выписывая генотипы особей, указывают не только гены, но и хромосомы, в которых они локализованы. При этом пары гомологичных хромосом обозначают двумя черточками, расположенными друг под другом. Например,  $\frac{MN}{mn}$  символ генотипа дигетерозиготной особи, в одной хромосоме которой находятся доминантные гены  $M$  и  $N$ , а в гомологичной ей хромосоме — рецессивные гены  $m$  и  $n$ . Символом  $\frac{A}{a} \frac{B}{b}$  обозначают генотип особи, в одной паре хромосом которой находятся гены  $A$  и  $a$ , а в другой паре гены  $B$  и  $b$ .



Совокупность генов, локализованных в одной паре гомологичных хромосом, наследуется сцепленно (образует одну группу сцепления). Число групп сцепления равно числу пар хромосом данного вида.

### Образование гамет при сцеплении генов

**Решение типовых задач.** Для выяснения причин различия между наследованием при сцеплении генов и наследованием при свободном комбинировании признаков следует рассмотреть образование гамет в том и в другом случае.

Разберем, в частности, случай образования гамет у дрозофилы, гетерозиготной по генам ( $A$  и  $B$ ), локализованным в двух разных парах аутосом. Согласно принятой символике, генотип данной особи нужно обозначать  $\frac{A}{a} \frac{B}{b}$ . Сколько типов гамет продуцирует особь с таким генотипом? При решении этого вопроса следует учитывать, что во время мейоза парные хромосомы расходятся и в гамету попадает по одной хромосоме от каждой пары, причем возможны четыре комбинации — в гамету попадут: 1) хромосомы с генами  $A$  и  $B$ ; 2) хромосомы с генами  $a$  и  $b$ ; 3) хромосомы с генами  $A$  и  $b$ ; 4) хромосомы с генами  $a$  и  $B$ . Следовательно, особь продуцирует гаметы четырех типов, в которых гены  $A$ ,  $a$ ,  $B$ ,  $b$  свободно комбинируются; при этом гамет каждого типа образуется равное количество (по 25%).

Рассмотрим также случай, когда самец дрозофилы гетерозиготен по двум генам ( $M$  и  $N$ ), локализованным в одной паре хромосом. Согласно принятой символике, его генотип  $\frac{MN}{mn}$ . При расхождении пары хромосом во время мейоза в одну из гамет попадет хромосома с генами  $MN$ , а в другую — хромосома с генами  $mn$ . В отличие от предыдущего случая, здесь возникло не четыре, а только два типа гамет, по 50% каждого типа. Следовательно, гены  $MN$ , а также гены  $mn$  передаются вместе, т. е. наблюдается полное сцепление.

Теперь рассмотрим образование гамет у самки дрозофилы. Возьмем пример, аналогичный предыдущему. Генотип самки  $\frac{MN}{mn}$ . Сколько типов яйцеклеток возникнет у нее во время мейоза? Здесь дело обстоит несколько



сложнее. В отличие от самца дрозофилы, у самки при мейозе происходит перекрест хромосом (кроссинговер), во время которого парные хромосомы сближаются и обмениваются участками. Если на участке между генами  $M$  и  $N$  кроссинговер не произошел, то, как и у самца, в одну гамету попадает хромосома с генами  $MN$ , а в другую — хромосома с генами  $mn$ . Такие гаметы называются некроссоверными. Но если на участке между этими генами произошел кроссинговер, то в одну гамету попадает хромосома с генами  $M$  и  $n$ , а в другую — хромосома с генами  $m$  и  $N$ . Такие гаметы называются кроссоверными. Некроссоверных гамет ( $MN$  и  $mn$ ) обычно образуется гораздо больше, чем кроссоверных. Следовательно, и в этом случае происходит сцепление генов, но оно неполное.

Как видно на рисунке 22, в кроссоверных гаметах гены комбинируются не так, как они сочетались до перекреста. Это явление называют генетической рекомбинацией; особей же, возникших из таких гамет, называют рекомбинантами.

И у самок, и у самцов сельскохозяйственных животных гаметы образуются так же, как у самок дрозофилы, т. е. с появлением некроссоверных и кроссоверных гамет.

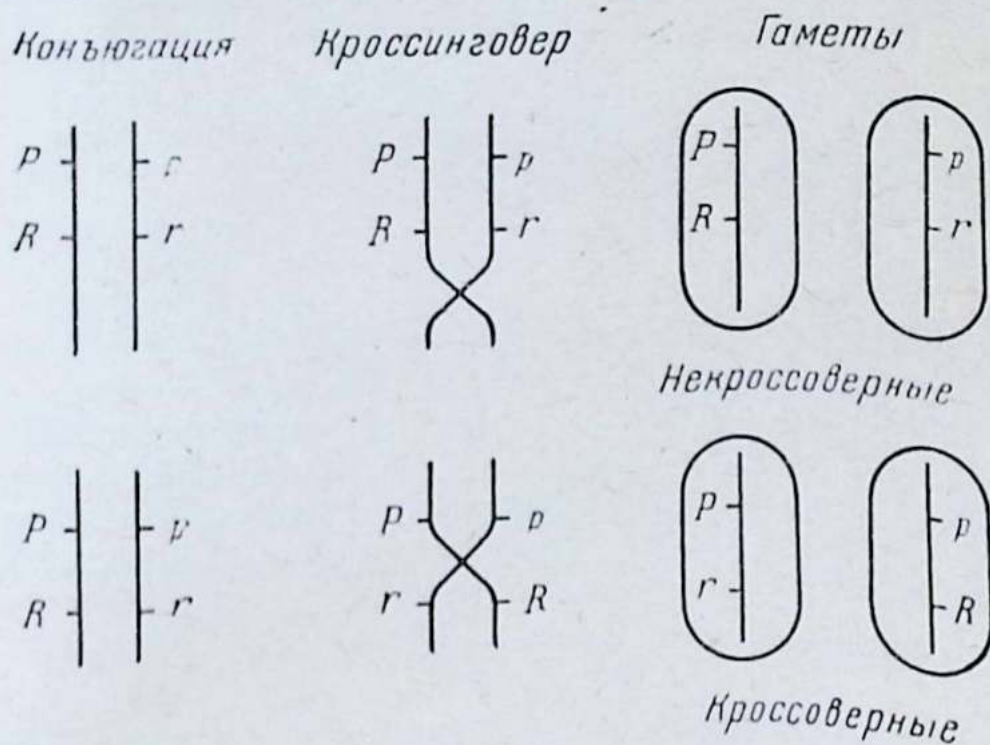


Рис. 22. Образование некроссоверных и кроссоверных гамет при перекресте хромосом.



### З а д а н и я

**Задание 1.** В клетках тканей гороха содержится 7 пар хромосом, у дрозофилы — 4 пары, у курицы — 39 пар, у коровы — 30 пар. Определите, сколько групп сцепления характерно для этих организмов.

**Задание 2.** У дрозофилы гены  $A$  и  $B$  локализованы в двух разных аутосомах, а гены  $M$  и  $N$  — в одной и той же аутосоме. Определите:

а) сколько гамет и какого типа продуцирует самец генотипа  $\frac{A}{a} \frac{B}{b}$  и самец генотипа  $\frac{MN}{mn}$ ;

б) какому правилу подчиняется гаметогенез у того и другого самца.

**Задание 3.** У дрозофилы гены  $P$  и  $R$  находятся в одной аутосоме. Определите, сколько типов некроссоверных и кроссоверных гамет продуцируют:

а) самец генотипа  $\frac{PR}{pr}$ ;

б) самка генотипа  $\frac{PR}{pr}$ ;

**Задание 4.** У дрозофилы гены  $D$ ,  $E$  и их рецессивные аллели находятся в одной паре аутосом, а гены  $L$  и  $M$  — в другой. Определите, сколько некроссоверных и кроссоверных гамет и какого типа продуцируют:

а) самец генотипа  $\frac{DE}{de}$  и самка генотипа  $\frac{De}{dE}$ ;

б) самец генотипа  $\frac{D}{d} \frac{M}{m}$ ;

в) самка генотипа  $\frac{De}{dE}$  и самец генотипа  $\frac{DE}{DE} \frac{M}{m}$ ;

г) самец генотипа  $\frac{DE}{de} \frac{ML}{ml}$ .

**Задание 5.** У кролика гены  $D$ ,  $E$  и их рецессивные аллели находятся в одной паре аутосом, гены  $LM$  — в другой, а ген  $S$  — в X-хромосоме. Определите, сколько гамет и какого типа продуцируют организмы следующих генотипов:

а) самка генотипа  $\frac{DE}{de}$  и самец генотипа  $\frac{DE}{de}$ ;

б) самка генотипа  $\frac{De}{dE} \frac{L}{l}$  и самец генотипа  $\frac{DE}{de} \frac{M}{m}$ ;

в) самка, в одной из аутосом у которой локализова-



ны гены  $D$  и  $E$ , в другой, парной ей, аутосоме —  $d$  и  $e$ , а в половых хромосомах — гены  $S$  и  $s$ .

г) гемизиготный по гену  $S$  самец, в одной из аутосом у которого локализованы гены  $D$  и  $E$ , в другой, парной ей, аутосоме —  $de$ .

**Задание 6.** У кур гены  $A$  и  $B$  и их аллели локализованы в одной паре аутосом. Определите:

а) сколько типов яйцеклеток продуцирует курица генотипа  $\frac{Av}{aB}$  ;

б) сколько типов сперматозоидов продуцирует петух того же генотипа.

### Определение отношения числа некроссоверных гамет к числу кроссоверных по данным о локализации генов в хромосоме

Кроссинговер может произойти в разных местах парных хромосом. Если в одной из них находятся гены  $A$ ,  $B$ ,  $C$ , а в другой — гены  $a$ ,  $b$ ,  $c$ , причем гены  $A$  и  $B$  расположены близко друг от друга, а ген —  $C$  далеко от них, то перекрест между генами  $A$  и  $B$  будет происходить редко, а между генами  $B$  и  $C$  — часто. На рисунке 23 показаны схемы шести случаев кроссинговера, произошедшего в разных участках парных хромосом. Из них только в одном случае рекомбинировались близко лежащие гены  $A$  и  $B$ . В остальных пяти случаях эти гены передаются вместе, образуя некроссоверные гаметы  $AB$  и  $ab$ . Что касается удаленного гена  $C$ , то в пяти из шести случаев в результате перекреста он оказался оторванным от генов  $A$  и  $B$ .

Учитывая это, можно установить расстояние между генами, расположенными в одной хромосоме. Расстояние выражают в условных мерах — единицах кроссинговера, или морганидах (в честь Т. Г. Моргана, предложившего

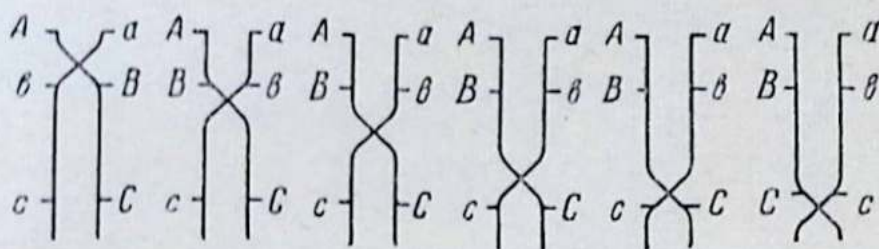


Рис. 23. Зависимость частоты кроссинговера от расстояния между генами в хромосоме.



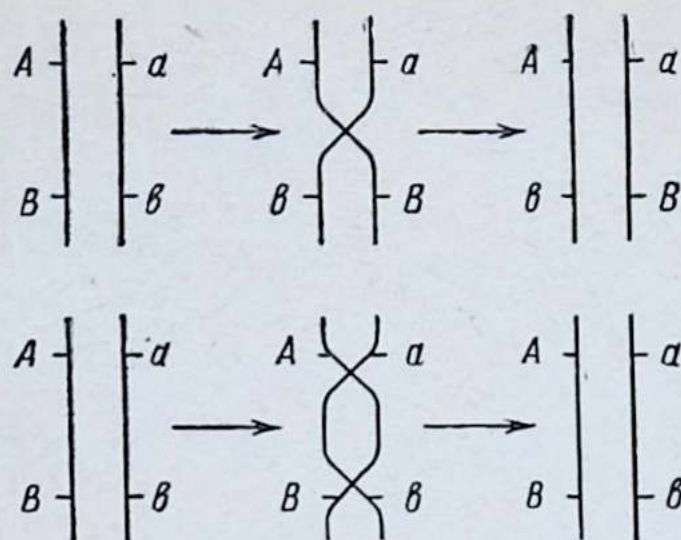


Рис. 24. Рекомбинация генов при оди-  
ночном и двойном перекресте.

этот способ). Выражение: «расстояние между генами A и B равно 1 морганиде» — показывает, что генетическая рекомбинация между генами A и B происходит в 1% гамет (1% кроссоверных и 99% некроссоверных гамет).

При расстоянии 3 морганиды частота перекреста равна 3%. При больших расстояниях между генами (10, 30, 60 морганид) относительная величина рекомбинантов не точно соответствует расстоянию между генами, поскольку в таких случаях могут происходить и двойные перекресты, при которых, несмотря на наличие кроссинговера, рекомбинация генов не происходит (см. рис. 24). Поэтому точно установить число кроссоверных и некроссоверных гамет можно лишь в тех случаях, когда гены находятся поблизости друг от друга.

В настоящее время у ряда хорошо изученных в генетическом отношении объектов (дрозофила, горох, кукуруза, мышь и др.) вычислены расстояния между всеми известными у них генами, что позволило составить генетические карты хромосом. На таких картах указаны локусы, т. е. места хромосомы, в которых находится каждый изученный ген (метод составления генетических карт рассматривается ниже).

По данным о локализации генов в хромосомах можно установить, существует ли сцепление между данными генами или они наследуются, свободно комбинируясь (гены, расположенные в одной и той же хромосоме, наследуются сцепленно, расположенные в разных хро-



мосомах — свободно комбинируются). Для генов, наследуемых сцепленно, можно вычислить соотношение образуемых особью некроссоверных и кроссоверных гамет.

**Решение типовых задач.** У дрозофилы черный цвет тела обусловлен рецессивным геном  $b$ , а пурпурные глаза — рецессивным геном  $p$ . Их доминантными аллелями являются ген серого цвета тела —  $B$  и ген красных глаз —  $P$ . Эти гены расположены в аутосомах второй пары в локусах 48,5 и 54,5. Чтобы установить, какие типы гамет (и в каком количестве) продуцирует самка  $\frac{Bp}{bP}$  и самец  $\frac{bP}{bP}$ , надо определить расстояние между локусами генов  $b$  и  $p$ . Оно равно  $54,5 - 48,5 = 6$  морганид. Далее условия задачи следует выписать в виде таблицы «Признак — ген», которую надо дополнить данными о локализации генов и расстоянии между ними.

Расстояние между генами  $b$  и  $p$ , равное 6 морганидам, показывает, что 6% яйцеклеток будут кроссоверными, из них на долю гамет  $BP$  приходится 3% и на долю гамет  $bp$  тоже 3%. Остальные 94% гамет будут некроссоверными — по 47% гамет каждого из двух типов (см. схему).

| Признак         | Ген | Локализация             |
|-----------------|-----|-------------------------|
| Черное тело     | $b$ | II аутосома, локус 48,5 |
| Серое тело      | $B$ | То же                   |
| Пурпурные глаза | $p$ | II аутосома, локус 54,5 |
| Красные глаза   | $P$ | То же                   |

Расстояние между локусами  $b$  и  $p$  —  $54,5 - 48,5 = 6$  морганид.

|                       |     |                 |             |
|-----------------------|-----|-----------------|-------------|
|                       | $P$ | $\frac{Bp}{bP}$ |             |
| Гаметы некроссоверные |     | $Bp — 47\%$     | $bP — 47\%$ |
| Гаметы кроссоверные   |     | $BP — 3\%$      | $bp — 3\%$  |



Так как у самца дрозофилы перекрест не происходит, то самец  $\frac{BP}{bp}$  продуцирует только гаметы двух типов без рекомбинации генов, т. е. 50% гамет  $BP$  и 50% гамет  $bp$ .

### З а д а н и я

**Задание 1.** У дрозофилы рецессивный ген  $b$  (black), обуславливающий черное тело, и ген  $p$  (purple) — пурпурного цвета глаз расположены во второй хромосоме в локусах 48,5 и 54,5. Их доминантные аллели — ген серого тела ( $B$ ) и ген красного цвета глаз ( $P$ ). Установите, сколько типов гамет и в каком соотношении образуется у самки генотипа  $\frac{Bp}{bp}$  и у самца генотипа  $\frac{BP}{bp}$ .

**Задание 2.** У дрозофилы рецессивный ген белоглазия  $w$  (white) находится в  $X$ -хромосоме, в локусе 1,5, а доминантный ген измененной формы брюшка —  $A$  (Abnormal) — в той же хромосоме, но в локусе 4,5. Определите типы и соотношение гамет у самки дрозофилы генотипа  $\frac{XWA}{Xwa}$  и белоглазого самца с нормальным брюшком.

**Задание 3.** У кур коротконогость ( $S$ ) доминирует над нормальными ногами ( $s$ ), а розовидный гребень ( $R$ ) — над листовидным ( $r$ ). Гены этих признаков расположены в одной аутосоме на расстоянии 8 морганид. Определите, сколько типов кроссоверных и некрссоверных гамет и в каком количестве образуют: особь генотипа  $\frac{Sr}{sR}$  и особь генотипа  $\frac{SR}{sr}$ .

**Определение расстояния между генами в хромосоме по результатам анализирующего скрещивания.**

**Составление генетических карт хромосом**

В генетике сельскохозяйственных животных составление генетических карт только начинается. Поэтому важно ознакомиться с вопросами определения расстояния между генами и составлением генетических карт хромосом.



**Решение типовых задач.** Чтобы установить, относятся ли два гена к одной или разным группам сцепления, и определить расстояние между двумя генами одной и той же группы сцепления, ставят опыт дигибридного анализирующего скрещивания. Подсчет фенотипов потомства с последующими простыми вычислениями позволяет ответить на оба эти вопроса.

Так, у дрозофилы для анализирующего скрещивания берут дигибридную по исследуемым генам самку и рецессивного самца. Допустим, дигетерозиготная по генам *A* и *B* самка (генотип *AaBb*) скрещена с рецессивным по обоим генам самцом (*aabb*). Если гены находятся в разных хромосомах, то у самки в результате свободного комбинирования генов будут получены гаметы (*AB*, *Ab*, *aB*, *ab*) в равных количествах (по 25% каждого типа). Самец же продуцирует гаметы одного типа — *ab*, которые не будут влиять на фенотип потомства, так как оба гена в них рецессивны. Вследствие этого фенотип потомства будет целиком определяться генами, находящимися в гаметах самки. Результаты дигибридного анализирующего скрещивания при свободном комбинировании признаков можно представить в виде схемы:

|                         |                                                                  |   |               |
|-------------------------|------------------------------------------------------------------|---|---------------|
| Р                       | ♀ <i>AaBb</i>                                                    | × | ♂ <i>aabb</i> |
| Гаметы Р                | <i>AB</i> <i>Ab</i> <i>aB</i> <i>ab</i>                          |   | <i>ab</i>     |
| F <sub>1</sub>          | <i>AaBb</i> <i>Aabb</i> <i>aABb</i> <i>aabb</i>                  |   |               |
| Фенотипы F <sub>1</sub> | <i>A...B...</i> — 25%; <i>A...b</i> — 25%, <i>a...B...</i> — 25% |   |               |
| и                       | <i>a...b</i> — 25%.                                              |   |               |

Рассматривая схему, следует обратить внимание на следующие два момента. Во-первых, гены, определяющие фенотипы потомства первого поколения при анализирующем скрещивании (*AB*, *Ab*, *aB*, *ab*) полностью совпадают с формулами гамет самки. Из этого вытекает, что анализирующее скрещивание дает возможность установить по фенотипу потомства формулы гамет самок. Во-вторых, при анализирующем скрещивании потомки всех четырех фенотипов появляются в равных количествах (по 25%). Последнее характерно для свободного комбинирования признаков и доказывает, что гены *A* и *B* локализованы в разных хромосомах\*.

\* Если гены *A* и *B* находятся в одной хромосоме на большом расстоянии друг от друга, то расщепление в первом поколении получается близким к расщеплению при свободном комбинировании признаков.



Предположим также, что дигетерозиготная по генам  $M$  и  $N$  самка дрозофилы скрещена с рецессивным самцом, причем наблюдалось следующее расщепление потомства по фенотипу:  $MN$  — 47%,  $Mn$  — 3%,  $mN$  — 3% и  $mn$  — 47%. Изобразив дигибридное анализирующее скрещивание при сцепленном наследовании признаков в виде генетической схемы, получим:

|                |                                                                    |   |          |
|----------------|--------------------------------------------------------------------|---|----------|
| Р              | ♀ $MmNn$                                                           | × | ♂ $mmnn$ |
| Гаметы         | $PMN$ $Mn$ $mN$ $mn$                                               |   | $mn$     |
| $F_1$          | $MmNn$ $Mmnn$ $mmNn$ $mmnn$                                        |   |          |
| Фенотипы $F_1$ | $M...N...$ — 47% $M...n...$ — 3% $m...N...$ — 3% $m...n...$ — 47%. |   |          |

Как видно на схеме, наблюдается значительное различие в числе особей разных фенотипов. Соотношение фенотипов в  $F_1$  составляет (в процентах) 47:3:3:47 вместо ожидаемого при свободном комбинировании признаков соотношения 25:25:25:25. Это свидетельствует о том, что гены  $M$  и  $N$  наследуются сцепленно, т. е. они находятся в одной хромосоме.

Материалы второго примера позволяют ответить также на вопросы о том, как комбинируются доминантные и рецессивные аллели в парных хромосомах и на каком расстоянии они находятся.

Хотя в условиях примера не указано, как расположены гены  $M$ ,  $m$ ,  $N$ ,  $n$  в парных хромосомах самки, но по фенотипу потомства видно, что гены  $M$  и  $N$ , а также  $m$  и  $n$  обнаруживают высокую степень сцепления 47+47=94%. Следовательно, в парных хромосомах самки ген  $M$  комбинируется с  $N$ , а ген  $m$  — с  $n$ . Значит, генотип самки будет  $\frac{MN}{mn}$ .

Расстояние между генами  $M$  и  $N$  определяется по суммарной доли рекомбинантов. Так как особей  $M...nn$  из кроссоверных гамет возникает 3% и особей  $mmN...$  тоже 3%, то общее количество рекомбинантов равно 6%. Отсюда расстояние между генами  $M$  и  $N$  (а также между генами  $m$  и  $n$ ) равно 6 морганидам.

При определении расстояния между генами у других объектов, в том числе у сельскохозяйственных животных и растений, также прибегают к анализирующему скрещиванию, при котором один из родителей должен быть дигибридным по изучаемым генам ( $AaBb$ ), а второй — рецессивным ( $aabb$ ). При этом не обязательно



дигибридной должна быть самка. Можно спаривать дигибридного самца с рецессивной самкой. Расстояние между генами рассчитывают как обычно, по проценту рекомбинантов.

Предположим, что при спаривании дигибридного хряка ( $AaBb$ ) с рецессивными свиноматками получено следующее расщепление в  $F_1$  по фенотипу: поросят с двумя доминантными признаками ( $AB$ ) — 27; с двумя рецессивными признаками ( $ab$ ) — 29; поросят фенотипа  $Ab$  — 4 и фенотипа  $aB$  — 2.

Резкая разница между числом поросят первых двух фенотипов и двух последних доказывает наличие сцепления между генами  $A$  и  $B$ . Поросята первых двух групп (многочисленных) происходят из некроссоверных сперматозоидов хряка, а поросята последних двух групп (малочисленных) — из кроссоверных. Всего рекомбинантов ( $Ab$  и  $aB$ ), возникших из кроссоверных гамет,  $4+2=6$ , а общее число поросят  $F_1$  равно  $27+29+4+2=62$ , т. е. на долю рекомбинантов от общего числа поросят приходится приблизительно 10%. Следовательно, расстояние между генами  $A$  и  $B$  в хромосоме равно 10 морганидам.

Для иллюстрации метода составления генетической карты хромосом и закона линейного расположения генов в хромосоме рассмотрим такой пример. Предположим, что в опытах дигибридного анализирующего скрещивания установлены расстояния между тремя генами ( $A$ ,  $B$  и  $C$ ) из одной группы сцепления: расстояние между генами  $A$  и  $B$  равно 5 морганидам, а между генами  $B$  и  $C$  — 3 морганидам. Требуется определить расстояние между генами  $A$  и  $C$ .

Исходя из закона линейного расположения генов в хромосоме (закон Моргана) и теоремы о трех точках, находящихся на одной прямой, расстояние  $AC$  равно либо сумме расстояний  $AB$  и  $BC$ , либо разности между ними, т. е.  $AC=AB\pm BC$ . Эта формула, являющаяся количественным выражением закона Моргана, позволяет дать два возможных варианта взаиморасположения трех точек на прямой:

$$\begin{array}{rcl} AB+BC=5+3 & A & B \quad C \\ AB-BC=5-3 & A & C \quad B \end{array}$$

Отсюда можно записать:  $AC=AB\pm BC=5\pm 3$ . Другими словами, расстояние между генами  $A$  и  $C$  равно



либо  $5+3=8$ , либо  $5-3=2$ , что всегда подтверждается при экспериментальном определении расстояния АС.

### З а д а н и я

**Задание 1.** При скрещивании курицы, дигетерозиготной по генам  $A$  и  $B$ , с рецессивным петухом получено следующее расщепление потомства по фенотипу:

$$AB : Ab : aB : ab = 25\% : 25\% : 25\% : 25\%.$$

Определите, наследуются ли гены  $A$ ,  $a$  и  $B$ ,  $b$  сцепленно или они свободно комбинируются.

**Задание 2.** При скрещивании петуха, дигетерозиготного по генам  $M$  и  $N$ , с рецессивной курицей получено следующее расщепление потомства по фенотипу:

$$MN : Mn : mN : mn = 44\% : 6\% : 6\% : 44\%.$$

Определите:

а) происходит сцепленное наследование или свободное комбинирование генов;

б) как комбинируются гены в парных хромосомах дигетерозиготного родителя;

в) каково расстояние между генами  $M$  и  $N$ .

**Задание 3.** У кроликов английский тип окраски —  $A$  (белая пятнистость) доминирует над одноцветной окраской ( $a$ ), а короткая (нормальная) шерсть ( $L$ ) — над длинной, ангорской ( $l$ ). При скрещивании гомозиготных английских короткошерстных кроликов с одноцветными ангорскими были получены дигибриды  $AaLl$ . Последние были скрещены с одноцветными ангорскими кроликами ( $aall$ ). При этом получено следующее расщепление потомства: английских короткошерстных — 380, одноцветных ангорских — 380, английских длинношерстных — 59, одноцветных короткошерстных — 66.

Определите:

а) сцепленно ли наследуются гены  $A$  и  $L$  или они свободно комбинируются между собой;

б) как комбинируются гены  $A$  и  $L$  в хромосомах дигибрида  $AaLl$ ;

в) на каком расстоянии находятся между собой гены  $A$  и  $L$  в хромосоме.

**Задание 4.** При проведенном повторно анализирующем скрещивании дигибридных короткошерстных кроликов английской расцветки с одноцветными ангорскими



было получено следующее расщепление потомства по фенотипам:

$A...L... - 222$ ,  $aall - 237$ ,  $A...ll - 31$ ,  $aaL... - 32$ .

Определите:

- а) расстояние между генами  $A$  и  $L$ ;
- б) согласуются ли данные этого опыта с данными предыдущего.

**Задание 5.** У кур коротконогость ( $S$ ) доминирует над нормальными ногами ( $s$ ), а розовидный гребень ( $R$ ) — над листовидным ( $r$ ). Скрещены куры, имеющие нормальные ноги и листовидный гребень, с дигетерозиготным коротконогим петухом, имеющим розовидный гребень. Среди цыплят получено следующее расщепление: коротконогих с листовидным гребнем — 112, с нормальными ногами и розовидным гребнем — 118, коротконогих с розовидным гребнем — 9, с нормальными ногами и листовидным гребнем — 11. Определите:

- а) расстояние между генами  $S$  и  $R$  в хромосоме;
- б) как сочетаются гены  $S$ ,  $s$ ,  $R$ ,  $r$  в хромосомах дигибридного петуха.

**Задание 6.** Генотипы родителей  $\frac{De}{dE}$  и  $\frac{de}{de}$ . При скрещивании их между собой в  $F_1$  получено 8% рекомбинантов. Выпишите генотипы потомства и определите соотношение мух каждого генотипа.

**Задание 7.** Проведено два скрещивания дигетерозиготных самок с рецессивными самцами. Определите:

- а) расстояние между генами  $A$  и  $B$  в хромосоме, если самки  $AaBb$  дали 6% рекомбинантов;
- б) расстояние между генами  $M$  и  $N$  в хромосоме, если от самок  $MmNn$  получено 0,5% рекомбинантов.

**Задание 8.** У дрозофилы рецессивный ген  $b$  (bent), вызывающий развитие изогнутых крыльев, находится в четвертой хромосоме в локусе 0,0. Рецессивный ген  $e$  (eyeless) обуславливает безглазие. Под воздействием доминантных аллелей этих генов развиваются нормальные крылья и глаза. При скрещивании дигибридной по генам  $B$  и  $E$  нормальной самки с рецессивным по этим признакам самцом получено следующее потомство: нормальных по обоим признакам мух — 49,55%; мух с нормальными глазами и изогнутыми крыльями — 0,45%; безглазых мух с нормальными крыльями — 0,45%; безглазых мух с изогнутыми крыльями — 49,55%.



Установите, в какой хромосоме и в каком локусе ее находится ген безглазия (*e*). Вычертите элементарную карту хромосомы, расположив в ней локусы *b* и *e*, с указанием расстояния между ними.

**Задание 9.** Гены *L*, *M* и *N* относятся к одной группе сцепления. Определите расстояние между генами *L* и *N*, если расстояние между генами *L* и *M* равно 8,5 морганиды, а между генами *M* и *N* — 2,5 морганиды. Изобразите графически положения генов *L*, *M*, *N* в хромосоме, если расстояние *LN* равно 6 морганидам.

**Задание 10.** У дрозофилы рецессивный ген желтой окраски тела (*yellon*) находится в *X*-хромосоме в локусе 0,0. Рецессивный ген белоглазия (*white*) и доминантный ген измененного брюшка (*Abnormal*) относится к той же группе сцепления. При скрещивании дигибридной по генам *y* и *w* самки с рецессивным по обоим генам самцом получено 1,6% рекомбинантов, а при скрещивании самки, дигибридной по генам *y* и *a*, с рецессивным самцом получено 4,5 рекомбинанта. Составить по этим данным генетическую карту участка *X*-хромосомы, расположив в ней все три локуса и указав расстояние между ними.

### **Тема 3. ДРОЗОФИЛА КАК ОБЪЕКТ ДЛЯ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ИЗУЧЕНИЯ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ГЕНЕТИКИ**

Плодовая муха дрозофила (*Drosophila melanogaster*) — один из классических объектов генетики. Она послужила Т. Г. Моргану главным объектом экспериментов, в которых была обоснована хромосомная теория наследственности.

В лабораторных условиях дрозофилу разводят в плоскодонных пробирках или стаканчиках (100 мл), на дно которых наливают (25 мл) застывающую питательную среду, например, следующего состава: на 200 мл воды 100 г протертого вареного картофеля, 75 г протертого изюма, 2 г агар-агара. Смесь кипятят, разливают в пробирки и после застывания смазывают культурой дрожжей.

Пробирки с мухами следует держать в теплом месте (лучше в термостате). Оптимальная для их размножения и развития температура +24, +25°.

В опытах по скрещиванию особей в пробирку сажают 2—3 самцов и 4—6 самок, при этом нужно уметь отличать самок от самцов. Самки несколько крупнее



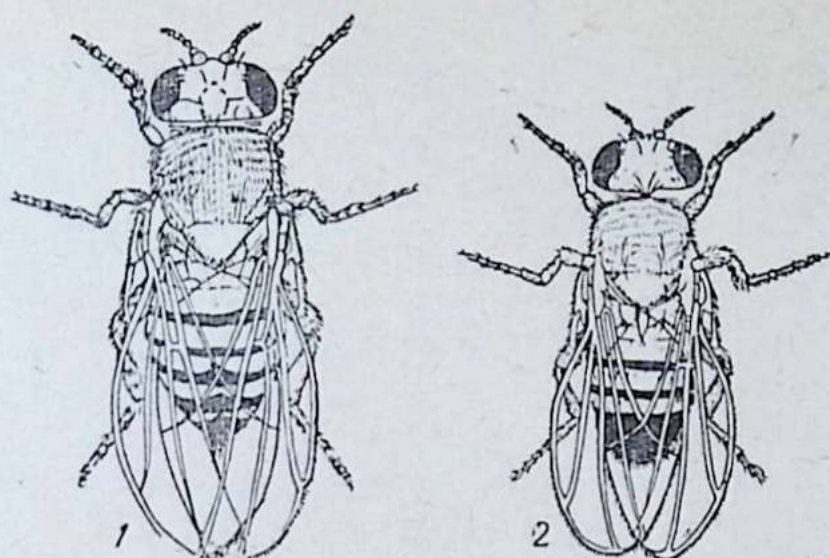


Рис. 25. Дрозофила самка (1) и самец (2).

самцов, брюшко у них округлое, с заостренным концом и чередованием черных и светлых полосок до самого конца брюшка. У самцов брюшко более цилиндрическое с притупленным и сплошь черным концом (рис. 25).

Самки в пробирках откладывают на корм яйца, из которых при оптимальных условиях через сутки выходят червеобразные личинки. Питаясь налитой в пробирки средой (и погружаясь в нее), они растут. На пятый день они выползают на стеклянные стенки пробирки, перестают двигаться и превращаются в куколку. В этой стадии происходит метаморфоз: личиночные органы разрушаются и развиваются органы взрослого насекомого. Из куколки через 4—5 дней выходит муха. В течение 8 ч после выхода из куколки самки остаются девственными, после чего происходит оплодотворение. Для проведения экспериментов по скрещиванию важно изолировать девственных самок от самцов, пересадив их в первые часы после выхода в отдельную пробирку.

У дрозофилы 4 пары хромосом. Первая пара — половые хромосомы. У самки они представлены парой акроцентрических X-хромосом, у самца — одной X-хромосомой и одной субметацентрической Y-хромосомой. Хромосомы второй и третьей пар — крупные метацентрические аутосомы. Малы (напоминают по форме зерно) микрохромосомы четвертой пары.

Перед постановкой опытов по скрещиванию нужно ознакомиться с некоторыми мутантными линиями дрозофилы. Изучено у нее несколько сотен мутаций; описано их фенотипическое проявление, характер наследования и локализация генов в хромосомах. В таблице 28 приведены некоторые из мутаций, предлагаемых для соответствующих экспериментов.



## Некоторые мутации у дрозофилы, их наследование и локализация генов в хромосомах

| Мутантная линия | Фенотип                     | Характер наследования | Ген       | Локализация |       |
|-----------------|-----------------------------|-----------------------|-----------|-------------|-------|
|                 |                             |                       |           | хромосома   | локус |
| yellow          | Желтое тело                 | Рецессивн.            | <i>y</i>  | I           | 0,0   |
| white           | Белые глаза                 | »                     | <i>w</i>  | I           | 1,5   |
| cut             | Обрезанный край крыла       | »                     | <i>c</i>  | I           | 20,0  |
| vermilion       | Киноварные глаза            | »                     | <i>v</i>  | I           | 33,0  |
| Bar             | Полосковидные глаза         | Доминантн.            | <i>B</i>  | I           | 57,0  |
| shot            | Крылья укорочены            | Рецессивн.            | <i>s</i>  | I           | 64,0  |
| black           | Черное тело                 | »                     | <i>b</i>  | II          | 48,5  |
| purple          | Пурпурные глаза             | »                     | <i>p</i>  | II          | 54,5  |
| cinnabar        | Киноварные глаза            | »                     | <i>cn</i> | II          | 57,5  |
| vestigial       | Крылья зачаточные           | »                     | <i>vg</i> | II          | 67,0  |
| Lobe            | Глаза уменьшены, с вырезкой | Доминантн.            | <i>L</i>  | II          | 72,0  |
| curved          | Загнутые крылья             | Рецессивн.            | <i>cu</i> | III         | 50,0  |
| Minute (3 g)    | Тонкие щетинки              | Доминантн.            | <i>M</i>  | III         | 106,2 |
| bent            | Крылья изогнуты вниз        | Рецессивн.            | <i>bt</i> | IV          | 0,0   |
| eyeless         | Без глаз                    | »                     | <i>e</i>  | IV          | 0,2   |

## Ознакомление с мутациями у дрозофилы

**Оборудование и материалы.** Бинокулярная лупа, тонкий пинцет, кисточка, морилки, эфир для наркоза, молочно-белое стекло; пробирки с мухами дикой линии и мутантными линиями.

**Методика выполнения.** Чтобы рассмотреть мух, нужно усыпить их эфиром. Для этого берут морилку (пробирку такого же диаметра, как и пробирка с мухами, с пробкой, к которой прикреплена вата). Вату морилки смачивают эфиром. Постукивая по стенкам пробирки с мухами, перегоняют их подальше от пробки, затем быстро открывают пробирку и плотно прикладывают ее к открытой морилке. Постукивая о стенки пробирки, стря-



хивают мух в морилку и закрывают ее пробкой. Как только мухи перестанут двигаться, их высыпают из морилки на белое стекло (или на белую бумагу) и рассматривают под лупой, перевертывая пинцетом спинкой вверх. Работу нужно начать с мух дикой расы.

### **Задания**

**Задание 1.** Научитесь по признакам, описанным выше, отличать самца от самки. Зарисуйте брюшко самца и самки.

**Задание 2.** Рассмотрите мух нескольких мутантных линий, сравнивая их с мухами дикой расы. Рассматривая мутацию *vestigial*, сравните крылья этих мух с крыльями диких особей и зарисуйте крылья обеих рас. Под рисунком отметьте, в какой хромосоме и в каком локусе находится ген, вызывающий эту мутацию.

**Задание 3.** Рассмотрите мух линии *white*, зарисуйте голову этих мух рядом с головой мухи дикой расы. Отметьте под рисунком локализацию гена белоглазия.

**Задание 4.** Сравните диких мух с другими мутантными мухами, зарисовав мутантный признак.

### **Постановка опыта по моногибридному скрещиванию**

**Оборудование и материалы.** В дополнение к предметам, перечисленным на странице 170, пробирки со свежим кормом, пробирки с предварительно отсаженными девственными самками и отдельно пробирки с самцами.

**Методика выполнения.** Усыпив мух эфиром, отберите 4—6 девственных самок и 3—4 самцов скрещиваемых линий, проверив под биноклем наличие у них признаков скрещиваемых линий. Отобранных мух посадите в пробирку с кормом (но не на корм, а на кусочек бумаги, опирающийся на стенки пробирки). На пробирку надо наклеить этикетку с указанием фамилии экспериментатора, даты скрещивания и генотипов скрещиваемых мух.

Через неделю (до выхода потомства из куколок) отсадите родителей (иначе они смешаются с потомством и исказят результаты опытов). Расщепление в потомстве подсчитывают через 14—20 дней после постановки скрещивания. Мух усыпляют эфиром, высыпают из про-



бирки на стекло и подсчитывают расщепление по изучаемому признаку.

Для скрещивания рекомендуется взять представителей дикой линии и особей с мутацией *vestigial* (зачаточные крылья), причем все самцы должны принадлежать к одной линии, а все самки — к другой. Можно взять представителей и других мутантных линий, гены которых находятся в одной из аутосом (но не в половой хромосоме). Желательно провести скрещивания трех типов:

1)  $\frac{V}{V} \times \frac{v}{v}$ . Ожидают, что все потомство будет с нормальными крыльями;

2)  $\frac{V}{v} \times \frac{v}{v}$ . Предполагают расщепление в потомстве по фенотипу в соотношении 1 : 1;

3)  $\frac{V}{v} \times \frac{V}{v}$ . Хотя в этом случае крылья у обоих родителей нормальные, в потомстве ожидается выщепление мух с зачаточными крыльями в соотношении 3 : 1.

При постановке и проведении опытов результаты записывают в протокол по следующей форме:

#### Протокол опыта №

Фамилия экспериментатора \_\_\_\_\_

Дата постановки скрещивания \_\_\_\_\_

Дата отсадки родительского поколения \_\_\_\_\_

Дата подсчета расщепления \_\_\_\_\_

| № опыта | Генотип родителей                                | Фенотипы потомков, расщепление |             |
|---------|--------------------------------------------------|--------------------------------|-------------|
|         |                                                  | ожидаемое                      | наблюдаемое |
| 1       | $\delta \frac{V}{V} \times \text{♀} \frac{v}{v}$ | 100% V                         |             |
| 2       | $\delta \frac{V}{v} \times \text{♀} \frac{v}{v}$ | 50% V : 50% v                  |             |
| 3       | $\delta \frac{V}{v} \times \text{♀} \frac{V}{v}$ | 75% V : 25% v                  |             |

Наблюдаемое в опыте расщепление нужно сравнить с ожидаемым, используя критерий хи-квадрат.



## **Постановка опыта по сцепленному с полом наследованию признаков**

Оборудование и материалы те же, что и на странице 168.

**Методика выполнения.** Для опыта следует взять особей одной из мутации, ген которой локализован в X-хромосоме, например самок белоглазых мух скрестить с самцами дикой расы, а также самок дикой расы — с самцами белоглазых мух.

## **Постановка опыта скрещивания при сцеплении аутосомных генов**

Оборудование и материалы те же, что и на странице 168.

**Методика выполнения.** Опыт ставят по методике, описанной на странице 169. Для опыта нужно взять дигибридов по двум мутантным генам, расположенным в одной аутосоме вблизи друг от друга. Дигибриды должны быть скрещены с мухами, рецессивными по обоим генам.

### **Контрольные вопросы**

1. Что такое половые хромосомы и аутосомы?
2. У каких животных гетерогаметен мужской пол? У каких животных гетерогаметен женский пол?
3. Где локализуются гены признаков, наследуемых сцепленно с полом?
4. Чем отличается гемизиготная особь от гомозиготной и гетерозиготной?
5. Чем отличается сцепленное с полом наследование признаков от сцепленного аутосомного наследования?
6. Что такое группа сцепления? Чем определяется число групп сцепления у организмов?
7. На какие случаи дигибридного скрещивания не распространяется третье правило Менделя?
8. Какие гаметы называются кроссоверными и некрссоверными? Что такое рекомбинация генов в хромосоме?
9. Что такое полное сцепление генов и у каких организмов оно наблюдается?
10. В каких единицах измеряется расстояние между генами в хромосоме?
11. Как используется анализирующее дигибридное скрещивание для определения расстояния между генами в хромосоме?
12. В чем заключается различие между цитологическими и генетическими картами хромосом? Как составляются генетические карты?
13. В чем заключается закон линейного расположения генов в хромосомах (закон Моргана)? Напишите формулу, отражающую этот закон по отношению к трем генам (A, B и C).



Сложные органические соединения, которые при введении в кровь или ткани высших животных вызывают реакцию иммунизации, проявляющуюся в выработке специфических белков — антител, называют *антигенами*.

Поступающие в кровь антитела могут быть обнаружены в сыворотке крови.

Антигены условно обозначают буквами латинского алфавита, например А, В, Ка, Кb и т. п., а антитела — той же буквой с добавлением частицы анти-, например анти-А, анти-Ка и т. п.

Антитела образуются только в том случае, если введенные в организм антигены чужеродны для данной особи. Например, если в ткани организма, не содержащие антиген N, ввести взвесь клеток с этим антигеном, то в сыворотке крови через некоторое время появляются N-антитела (анти-N), способные реагировать с антигеном N. Но при введении антигена N в ткани особи, имеющей этот антиген, антитела не образуются.

Антитело может реагировать только с тем антигеном, который вызвал образование этого антитела. Например, сыворотка анти-А реагирует только с антигеном А, а сыворотка анти-N — только с антигеном N. В зависимости от природы антител реакция заключается либо в агглютинации (склеивании) клеток, несущих антиген, либо в их лизировании (растворении).

Группы крови человека и животных обусловлены антигенами, находящимися на поверхности эритроцитов. Наличие антигенов в эритроцитах исследуемой особи распознается при добавлении эритроцитов к сыворотке крови, содержащей соответствующие антитела. Группы крови наследуются, подчиняясь правилам Менделя.

---

\* Наука, объединяющая иммунологические и генетические методы исследования.



## Тема 1. НАСЛЕДОВАНИЕ ГРУПП КРОВИ У ЖИВОТНЫХ

Иммуногенетические методы получают все большее применение в селекции сельскохозяйственных животных. Они позволяют осуществлять контроль происхождения племенных животных, устанавливать отцовство в сомнительных случаях, используются при установлении генетической структуры пород и линий, выяснении происхождения и эволюции популяций и пород. В последнее время сделаны попытки найти связь групп крови с плодовитостью и продуктивностью сельскохозяйственных животных.

**Символика.** У сельскохозяйственных животных группы крови хорошо изучены. В частности, у крупного рогатого скота открыто более 100 эритроцитарных антигенов, объединяемых в 12 систем групп крови, у свиней — около 40 антигенов, объединенных в 15 систем, у кур — около 65 антигенов (14 систем), у овец — 40 антигенов (8 систем).

Иммуногенетическая символика не является строго единообразной. Для ознакомления с ней ниже приводятся некоторые генетические системы групп крови свиней по данным В. Н. Тихонова (табл. 29).

Системы групп крови обозначаются обычно заглавной буквой латинского алфавита\*, например система *B*; аллели — буквой системы с надстрочным индексом, например  $B^a$ ,  $B^b$ , а обуславливаемые ими антигены — двумя буквами — большой и малой, например  $Ba$  и  $Bb$ . Генотипы особей, согласно законам генетики, включают по два аллеля, которые разделяются наклонной чертой, например  $B^a/B^a$  или  $B^a/B^b$ . Фенотипы обозначают буквой системы, за которой в скобках перечислены антигены данной системы со знаками «+» и «—». При этом знак плюс означает наличие, а знак минус — отсутствие данного антигена, например фенотип  $B(a+b-)$  свидетельствует о том, что у особи имеется антиген  $Ba$ , но отсутствует антиген  $Bb$ . Фенотип  $B(a+b-)$  сокращенно обозначают  $Ba$ , а фенотип  $B(a+b+)$  —  $Bab$ .

В таблице 29 приведены три генетические системы групп крови свиней. Система *F* двухаллельная. С аллелем  $F^a$  связан антиген  $Fa$ . Антиген, обусловленный

---

\* Системы, изученные в первой половине нашего века, иногда сохраняют старое обозначение, состоящее из нескольких заглавных букв, например системы ABO и MN групп крови человека.



Пример символики некоторых систем групп крови свиней

| Система | Аллели     | Антигены             | Генотипы                   | Фенотипы                    |
|---------|------------|----------------------|----------------------------|-----------------------------|
| F       | $F^a$      | $F^a$                | $F^a/F^a$                  | $F(a+) = F^a$               |
|         | $F^-$      | —                    | $F^-/F^-$                  | $F(a-) = F^-$               |
|         |            |                      | $F^a/F^-$                  | $F(a+) = E^a$               |
| B       | $B^a$      | $B^a$                | $B^a/B^a$                  | $B(a+b-) = B^a$             |
|         | $B^b$      | $B^b$                | $B^b/B^b$                  | $B(a-b+) = B^b$             |
|         |            |                      | $B^a/B^b$                  | $B(a+b+) = B^{ab}$          |
| E       | $E^{aeg}$  | $E^a, E^e, E^g$      | $E^{aeg}/E^{aeg}$          | $a \ b \ d \ e \ g \ f \ h$ |
|         | $E^{bdg}$  | $E^b, E^d, E^g$      | $E^{bdg}/E^{bdg}$          | E + — — + + — —             |
|         | $E^{bfd}$  | $E^b, E^f, E^d$      | $E^{bfd}/E^{bfd}$          | E — + + — + — —             |
|         | $E^{edg}$  | $E^e, E^d, E^g$      | $E^{edg}/E^{edg}$          | E — + + — — + —             |
|         | $E^{efg}$  | $E^e, E^f, E^g$      | $E^{efg}/E^{efg}$          | E — — + + + — —             |
|         | $E^{edgh}$ | $E^e, E^d, E^g, E^h$ | $E^{edgh}/E^{edgh}$        | E — — — + + + —             |
|         | $E^{edfh}$ | $E^e, E^d, E^f, E^h$ | $E^{edfh}/E^{edfh}$        | E — — + + + — +             |
|         |            |                      | 22 гетерозиготных генотипа | E — — + + — + +             |

аллелем  $F^-$ , существующими иммунологическими реагентами не обнаруживается. Наследование происходит по типу полного доминирования аллеля  $F^a$  над  $F^-$ . Поэтому трем возможным генотипам соответствуют лишь два фенотипа, так как гомозиготы  $F^a/F^a$  и гетерозиготы  $F^a/F^-$  фенотипически подобны друг другу —  $F(a+)$ .

Система B также двухаллельная с кодоминированием аллелей  $B^a$  и  $B^b$ ; последние обуславливают образование специфических антигенов —  $B^a$  и  $B^b$ . Благодаря кодоминированию трем возможным генотипам соответствуют три разных фенотипа (три группы крови) —  $B(a+b-)$ ,  $B(a-b+)$  и  $B(a+b+)$ .

Система E сложная. Она состоит из семи аллелей и семи антигенов. В отличие от аллелей предыдущих систем каждый аллель системы E вызывает образование не одного антигена, а целого комплекса их. Так, с аллелем  $E^{aeg}$  связаны 3 антигена —  $E^a$ ,  $E^e$  и  $E^g$ . При



генотипе  $E^{aeg}/E^{edfh}$  эритроциты содержат 6 антигенов — Ea, Ed, Ee, Eg, Ef и Eh. Фенотипы в данном случае представляют обычно в форме таблицы, в которой наличие или отсутствие антигенов обозначается знаком плюс или минус (см. табл. 29).

Иммуногенетическая символика для кур близка к рассмотренной выше, но отличается от нее тем, что при обозначении аллелей к букве системы прибавляют надстрочную цифру, а при обозначении антигенов — подстрочную цифру. Например, двухаллельная система H представлена аллелем  $H^1$ , обуславливающим антиген  $H_1$ , и аллелем  $H^2$ , с которым связан антиген  $H_2$ .

Символика, используемая для обозначения систем групп крови рогатого скота, наиболее сложна: 12 изученных систем групп крови обозначают большими буквами латинского алфавита, антигены в пределах каждой группы — тоже большими буквами латинского алфавита; при этом для антигенов не хватило букв, и пришлось повторно использовать те же буквы с различными надстрочными индексами, например  $A'$ ,  $B'$ ,  $C'$ . Разумеется, что между антигенами, например A и  $A'$ , нет никакой связи. Кроме того, введены подстрочные индексы, которыми обозначают разновидности уже известных антигенов. Например, символами  $D_1$  и  $D_2$  обозначают разновидности (подтипы) антигена D. В систему A групп крови крупного рогатого скота входит ряд антигенов: A, D (с подтипами  $A_1$ ,  $D_1$ , H, Z' и др.); в систему B — более 40 антигенов и их подтипов, в том числе B,  $B_2$ ,  $D'$ ,  $E_1'$ ,  $E_2'$ , Oх и др.

Антигены ряда систем групп крови наследуются примерно так же, как они наследуются в системе E у свиней. Со многими аллелями связаны не единичные антигены, а их комплексы. Так, в системе B групп крови крупного рогатого скота было обнаружено большое количество аллелей, в том числе аллель  $B^B$ , обуславливающий антиген B, аллель  $B^{BO_2A'}$ , с которым связаны 3 антигена — B,  $O_2$  и  $A'$ , аллель  $B^{BGKO_2A'E_3K'}$ , вызывающий образование 8 антигенов — B, G, K,  $O_2$ ,  $U_1$ ,  $A'$ ,  $E_3^1$ ,  $K'$ . Генотипы и в этом случае состоят из двух аллелей, отделяемых друг от друга наклонной чертой, например  $B^{GO_1}/B^{BQK'E_2J'}$ , или, проще,  $GOY/BQK'E_2J'$ .

**Решение типовых задач.** В племенной работе важно установить действительное происхождение животных, причем во многих случаях их происхождение может



быть установлено иммунологически, по наличию антигенов у родителей и их потомства.

Предположим, к свиноматке № 768 были прикреплены два хряка — № 297 и № 543. Матка была покрыта одним из них, но из-за неточности записи в журнале случаев возникло сомнение, каким из хряков фактически она была покрыта. Чтобы установить происхождение поросят, провели иммунологический анализ поросят, матки и предполагаемых отцов. Результаты анализа приведены в таблице 30.

Т а б л и ц а 30

|                  | Антигены |    |    |    |    |    |    |    |
|------------------|----------|----|----|----|----|----|----|----|
|                  | Aa       | Ea | Eb | Ee | Ef | Gb | Fa | Ka |
| Матка № 768      | —        | +  | —  | +  | —  | —  | +  | —  |
| Хряк № 297       | —        | —  | —  | +  | +  | —  | —  | —  |
| Хряк № 543       | +        | —  | —  | +  | +  | +  | —  | —  |
| Поросенок № 1888 | +        | +  | —  | +  | +  | +  | —  | —  |
| » № 1897         | +        | +  | —  | +  | —  | +  | +  | —  |
| » № 1899         | +        | +  | —  | +  | —  | +  | +  | —  |

При установлении отцовства важно учитывать следующее:

1) у потомства могут быть только те антигены, которые есть хотя бы у одного из их родителей;

2) антигены, которые имеются у матки, не могут быть использованы для выяснения отца потомства (поросята могли получить их от матери);

3) антигены, которые есть (или которых нет) у обоих хряков, тоже не могут служить показателями происхождения поросят;

4) отцовство нужно определять по антигенам, которые имеются у потомства и лишь у одного из предполагаемых отцов, но отсутствуют у матери.

В рассматриваемом выше примере не могут быть использованы для определения отцовства антигены:

Ea, Ee и Fa — они есть у матери;

Ee и Ef — они имеются у обоих предполагаемых отцов;

Eb и Ka — их нет ни у родителей, ни у потомства.

По антигенам же Aa и Gb можно установить отцов-



ство, причем поросята могли получить их только от хряка № 543, чем и доказывается его отцовство.

Таким же образом по антигенам можно установить происхождение поросят при покрытии свиноматки двумя хряками, но в отличие от приведенного выше примера в этом случае отцовство устанавливается для каждого поросенка порознь.

Установить происхождение особей можно и по генотипам родителей: наличие одинаковых аллелей у матери и ее потомства не служит препятствием для установления и исключения отцовства, причем анализ генотипов обеспечивает расшифровку происхождения каждого потомка. Предположим, известны генотипы поросенка, его матери и двух хряков — предполагаемых отцов:

|             |                                                       |
|-------------|-------------------------------------------------------|
| поросенок — | $E^{aeg}/E^{edg}; F^a/F^a; G^a/G^b; H^a/H^-; K^a/K^-$ |
| матка —     | $E^{aeg}/E^{edg}; F^a/F^-; G^b/G^b; H^a/H^a; K^a/K^b$ |
| хряк 1 —    | $E^{bdg}/E^{edf}; F^-/F^-; G^b/G^b; H^b/H^b; K^b/K^b$ |
| хряк 2 —    | $E^{edg}/E^{edg}; F^a/F^-; G^a/G^b; H^-/H^-; K^a/K^-$ |

Требуется установить, какой из двух хряков является отцом поросенка.

Анализ генотипов поросенка и его родителей показывает, что отцовство может быть установлено даже по одной отдельно взятой системе групп крови (из пяти приведенных выше).

Взять, например, систему Е. Генотип поросенка  $E^{aeg}/E^{edg}$ , генотип его матери тот же, генотипы его предполагаемых отцов: хряка 1 —  $E^{bdg}/E^{edf}$ , хряка 2 —  $E^{edg}/E^{edg}$ . Хотя у поросенка и его матери генотип один и тот же, это не служит препятствием к расшифровке происхождения, так как потомок может получить от матери только один из двух ее аллелей; второй же аллель поросенок получает от отца. Анализ показывает, что аллель  $E^{aeg}$  поросенок мог получить только от матери (у предполагаемых отцов этого аллеля нет). Следовательно, второй аллель —  $E^{edg}$  поросенок получил от отца. А так как аллель  $E^{edg}$  есть только у хряка 2, то последний и является отцом поросенка. Отцовство хряка 2 может быть доказано тем же способом и по генотипам каждой из других систем групп коров (F, G, H и K).

Иммуногенетический контроль применяется при проверке племенных животных, поступающих для комплек-



тования поголовья производителей на станциях искусственного осеменения. В странах Западной Европы и Америки с помощью такого контроля систематически выявляют животных, происхождение которых не соответствует родословным.

На странице 181 в задании 6 предлагается установить подлинность происхождения от высокопродуктивного производителя № 290 шести быков, которые, согласно родословным, числятся его потомками. При этом известен генотип производителя № 290 и шести быков по генетической системе групп крови В.

Способ определения отцовства рассмотрен на примере быков № 2143 и 2212. Производитель № 290 имеет по системе В генотип  $GOI/BQK'E_2I'$ ; генотипы быка № 2143 —  $BQK'E_2I'/O_1I_2D'G'$ , быка № 2212 —  $GE_3'F'O'/O_1I_2D'G'$ ; генотипы матерей неизвестны. При столь ограниченных сведениях доказать происхождение быков от производителя № 290 нельзя, но можно в некоторых случаях исключить его отцовство. Основываются в подобных случаях на том, что производитель обязательно передает потомству один из двух своих аллелей. У быка № 2143 имеется аллель  $BQK'E_2I'$ , который есть и у предполагаемого отца. В то же время ни один из двух аллелей быка № 2212 не соответствует аллелям производителя № 290. Следовательно, для второго быка (№ 2212) отцовство производителя № 290 исключается. Запись же в родословной сделана ошибочно. Происхождение первого из рассматриваемых быков (№ 2143) от производителя № 290 не исключается. Однако, когда необходимы строгие доказательства происхождения (а не исключение отцовства), сравнивать потомков с родителями следует по ряду систем групп крови и генетически обусловленным белкам.

Допустим, известны генотипы теленка, его матери и предполагаемого отца:

| Животные             | Система групп крови |                      |            |                   |
|----------------------|---------------------|----------------------|------------|-------------------|
|                      | А                   | В                    | С          | S                 |
| Теленок № 7625       | $A_2/D_2$           | $O_1TE_3'F'K'/I'$    | $W/R_1$    | —/—               |
| Мать № 6386          | $D_2/D_2$           | $O_1O'//I'$          | $C_1W/R_1$ | H/—               |
| Производитель № 6575 | $A_2/D_2$           | $O_1TE_3F'K'/j_2I_2$ | $C_2W/W$   | H <sup>1</sup> /— |



Генотип теленка по системе групп крови  $A-A_2/D_2$ , генотип его матери —  $D_2/D_2$ . Отсюда следует, что теленок получил от матери аллель  $D_2$ . Второй аллель  $A_2$  той же системы теленок получил от отца. В генотипе производителя № 6575 этот аллель содержится. От производителя же теленок получил аллель  $O_1TE'F'K'$  системы В, аллель  $W$  системы С и аллель «—» ( $S-$ ) системы S. Это доказывает, что производитель № 6575 действительно является отцом теленка.

### З а д а н и я \*

**Задание 1.** У свиней система групп крови В представлена двумя кодоминантными аллелями. Аллель  $B^a$  обуславливает образование антигена  $Ba$ , а аллель  $B^b$  антигена  $Bb$ .

Установите:

- а) генотип и фенотип потомков первого поколения, если генотипы родителей —  $B^a/B^a$  и  $B^b/B^b$ ;
- б) расщепление в  $F_1$  по фенотипу, если фенотипы родителей  $B(a-b+)$  и  $B(a+b+)$ .

**Задание 2.** У кур система групп крови С представлена четырьмя аллелями —  $C^1, C^2, C^3, C^4$ , с которыми связаны антигены  $C_1, C_2, C_3$  и  $C_4$ . Определите генотипы потомства, если генотипы родителей  $C^1/C^2$  и  $C^3/C^4$ .

**Задание 3.** При иммунологическом исследовании у курицы обнаружен антиген  $C_1$  системы групп крови С, антигены  $C_2, C_3$  и  $C_4$  отсутствуют. У петуха обнаружен антиген  $C_4$ , но нет антигенов  $C_1, C_2$  и  $C_3$ . Ожидается ли в первом поколении расщепление потомства по системе групп крови С?

**Задание 4.** Свиноматка была покрыта двумя хряками. Результаты иммунологического исследования родителей и потомства приведены в таблице 31.

Обоснуйте, какие антигены не могут быть использованы для установления отцовства и какие антигены могут быть для этого использованы. Установите также для каждого поросенка его отца, показав, по каким антигенам сделано заключение об отцовстве.

**Задание 5.** Свиноматка КБ-8 крупной белой породы была осеменена смесью спермы трех хряков: крупного

\* При составлении заданий использованы с некоторыми упрощениями материалы В. Н. Тихонова, П. Г. Клабукова и др.



Т а б л и ц а 31

Результаты иммунологического исследования родителей  
и полученных от них поросят

|                     | Антигены |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |    |
|---------------------|----------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
|                     | A        | Ea | Еb | Ed | Ee | Ef | Fa | Gb | Hb | Ka | Kb | La |
| Матка<br>№ 468      | +        | +  | —  | —  | +  | —  | —  | —  | +  | +  | —  | —  |
| Хряк № 327          | —        | +  | +  | +  | +  | —  | +  | —  | —  | +  | —  | +  |
| Хряк № 316          | +        | —  | —  | +  | +  | +  | —  | +  | +  | +  | —  | —  |
| Поросенок<br>№ 1361 | +        | —  | —  | +  | +  | —  | —  | +  | +  | —  | —  | —  |
| » № 1362            | +        | —  | —  | +  | +  | +  | —  | —  | +  | +  | —  | —  |
| » № 1363            | —        | —  | +  | +  | +  | —  | +  | —  | —  | +  | —  | +  |
| » № 1364            | +        | +  | —  | +  | +  | +  | —  | +  | —  | —  | —  | —  |
| » № 1365            | —        | +  | +  | +  | +  | —  | +  | —  | +  | +  | —  | —  |
| » № 1366            | —        | +  | —  | —  | +  | —  | —  | —  | —  | +  | —  | —  |
| » № 1367            | —        | —  | +  | +  | +  | —  | +  | —  | +  | —  | —  | —  |

белого КБ-543, ландрасского Л-341 и кемеровского К-1442. Результаты иммунологического исследования родителей и потомства приведены в таблице 32.

Определите:

- отцовство для каждого поросенка;
- могут ли по исследованным антигенам достоверно установлены отцы для всех поросят.

Т а б л и ц а 32

Результаты иммунологического исследования свиноматки, хряков  
и их потомства

|              | Антигены |    |    |    |    |
|--------------|----------|----|----|----|----|
|              | A        | Ka | Kb | Mc | La |
| Матка КБ-8   | —        | —  | —  | —  | —  |
| Хряк КБ-543  | +        | —  | —  | +  | —  |
| Хряк Л-341   | —        | +  | —  | +  | +  |
| Хряк К-1442  | —        | +  | +  | —  | —  |
| Поросенок 59 | —        | +  | —  | —  | +  |
| » 63         | —        | —  | —  | —  | —  |
| » 55         | —        | +  | +  | —  | —  |
| » 76         | —        | +  | —  | —  | —  |
| » 72         | +        | —  | —  | +  | —  |
| » 74         | —        | —  | +  | —  | —  |



**Задание 6.** На станцию по искусственному осеменению поступили быки, записанные в родословной как потомки ( $F_1$ ) производителя № 290 от разных матерей. В результате иммуногенетической проверки подлинности происхождения установлено, что генотипы быков в системе групп крови В следующие:

|                     |   |                        |
|---------------------|---|------------------------|
| Производитель № 290 | — | $GOY/BOK'E_2I'$        |
| Потомок № 1217      | — | $O_1Y_2D'G'/GOY$       |
| » № 1887            | — | $I'G'/BQK'E_2I'$       |
| » № 1421            | — | $GE_3'F'O'/OI_2D'G'$   |
| » № 2989            | — | $GOY/O_1TE_3'F'K'$     |
| » № 2143            | — | $BQK'E_2I'/O_1I_2D'G'$ |
| » № 2212            | — | $GE_3'F'O'/O_1I_2D'G'$ |

Определите, для каких быков происхождение от производителя № 290 исключается.

**Задание 7.** С целью проверки происхождения потомков высокопродуктивных производителей проведено иммуногенетическое исследование бычков, их матерей и производителей. Генотипы животных по восьми системам групп крови приведены в таблице 33.

Установите, соответствует ли происхождение потомков сведениям, записанным в их родословных.

## Тема 2. ОЗНАКОМЛЕНИЕ С МЕТОДИКАМИ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ГРУПП КРОВИ И ПОЛИМОРФИЗМА БЕЛКОВ

Среди методик, используемых для определения групп крови и изучения полиморфизма белков, наибольшее значение имеют: 1) серологические реакции, 2) электрофорез, 3) иммуноэлектрофорез. Ниже рассматриваются наиболее простые методики, относящиеся к серологическим реакциям и электрофорезу.

### Приготовление суспензии эритроцитов для определения групп крови

**Оборудование и материалы.** Курица (или кролик); глюкоза, лимоннокислый натрий, стрептоцид (или левомицетин), дистиллированная вода; пробирки, весы аптечные, центрифуга, игла для взятия крови.

**Методика выполнения.** Приготавливают консервант (антикоагулянт). С этой целью отвешивают 3 г глюкозы, 2 г лимоннокислого натрия, 1,8 мг стрептоцида и растворяют их в 100 мл дистиллированной воды. В цент-



Генотипы производителей, коров и их потомства

|                                 | Системы групп крови    |                                                 |                             |                |                |                |                     |                |
|---------------------------------|------------------------|-------------------------------------------------|-----------------------------|----------------|----------------|----------------|---------------------|----------------|
|                                 | A                      | B                                               | C                           | F-V            | Г              | J              | S                   | Z              |
| Производители: № 6575<br>№ 6302 | $A_2/D_2$<br>$D_2/D_2$ | $O_1TE_3'F'K'/I_2Y_2$<br>$O_1Y_2D'G'/GE_3'F'O'$ | $C_2W/W$<br>$C_2R_2/WX_1$   | $F/F$<br>$F/F$ | $-/-$<br>$-/-$ | $-/-$<br>$L/-$ | $H_1/-$<br>$SH'/H'$ | $Z/-$<br>$Z/-$ |
| Мать № 5931<br>Потомок № 7313   | $D_2/D_2$<br>$D_2/D_2$ | $DGKE_3'O'/O'$<br>$I_2Y_2/DGKE_3'O'$            | $C_1/W$<br>$C_2W/W$         | $F/V$<br>$F/V$ | $-/-$<br>$-/-$ | $L/-$<br>$L/-$ | $SH'/-$<br>$H_1/-$  | $Z/Z$<br>$Z/Z$ |
| Мать № 4364<br>Потомок № 604    | $D_2/D_2$<br>$D_2/D_2$ | $-/-$<br>$O_1Y_2D'G'/-$                         | $R_2/WX_1$<br>$C_2R_2/WX_1$ | $F/V$<br>$F/V$ | $-/-$<br>$-/-$ | $L/L$<br>$L/-$ | $SH'/-$<br>$H_1/-$  | $Z/-$<br>$Z/Z$ |
| Мать № 6000<br>Потомок № 7728   | $A_2/D_2$<br>$D_2/D_2$ | $I'G'/O_1TY_2E_3'F'$<br>$BQT/I'G'$              | $C_1/W$<br>$C_2R/C_1$       | $F/F$<br>$F/F$ | $I/-$<br>$-/-$ | $-/-$<br>$L/-$ | $S/S$<br>$S/S$      | $Z/-$<br>$Z/-$ |



рифужную пробирку наливают 0,5 мл консерванта. Затем берут иглой с широким просветом кровь: у курицы из подкрыльцовой вены, у кролика из ушной, у крупного рогатого скота из яремной вены. Приливают по стенке в пробирку с консервантом 2 мл крови животного и встряхивают содержимое для перемешивания. Для отделения эритроцитов от плазмы в течение 10 мин кровь центрифугируют при 1,5 тыс. оборотов в 1 мин, после чего отсасывают из пробирки надосадочную жидкость. Долив в пробирки физиологический раствор, содержимое вновь центрифугируют. Эта операция — отмывание эритроцитов от плазмы — повторяется 3 раза.

Из отмывтых эритроцитов готовят 2,5%-ную суспензию на физиологическом растворе, отмеряя градуированной пипеткой 0,25 мл отмывтых эритроцитов и добавляя к ним 9,75 мл раствора. Суспензию используют для определения групп крови. Она может быть приготовлена заранее, в этом случае ее сохраняют в холодильнике при 4° не более 2—3 дней.

#### **Определение групп крови методом прямой агглютинации**

**Оборудование и материалы.** Суспензия эритроцитов от аттестуемых особей, моновалентные сыворотки по изучаемой системе групп крови; иммунологические пробирки, пастеровская пипетка, термостат.

**Методика выполнения\*.** Наиболее удобно использовать для этого суспензии эритроцитов кур, так как анализ групп крови кур проводят только прямой агглютинацией.

В иммунологические пробирки с помощью пастеровской пипетки вносят по одной капле сывороток-реагентов (моновалентные сыворотки, содержащие антитела на исследуемые антигены). Затем в каждую пробирку прибавляют по одной капле 2,5%-ной суспензии эритроцитов от аттестуемых особей. Содержимое тщательно перемешивают встряхиванием, помещают на 30 мин в термостат при +37° для инкубации, после чего вновь встряхивают и оставляют в термостате еще на 30 мин.

---

\* Методика определения групп крови детально изложена в книге В. Н. Тихонова «Изучение групп крови животных». Новосибирск, 1964.



После этого проводится первое чтение реакции по 4-балльной системе. Самая сильная — полная агглютинация, когда все эритроциты склеиваются в один комок, оценивается 4 баллами; более слабая реакция, при которой эритроциты соединяются в комочки разной величины, — 3 баллами. Если эритроциты склеиваются в мелкие, но хорошо заметные комочки, реакция оценивается 2 баллами. Очень слабо выраженная агглютинация соответствует 1 баллу. Отсутствие агглютинации обозначается нулем.

При слабо выраженной агглютинации инкубация при комнатной температуре длится в течение  $1\frac{1}{2}$ —2 ч.

### **Определение групп крови методом непрямой агглютинации, по Кумбсу (проба Кумбса)**

**Оборудование и материалы.** Кроме описанных на странице 183, антиглобулиновая сыворотка, физиологический раствор, центрифуга.

**Методика выполнения.** Большинство антигенов свиней нельзя выявить методом прямой агглютинации. Для этого прибегают к пробе Кумбса. Группы крови по Кумбсу начинают определять так же, как при прямой агглютинации. В пробирки вносят по одной капле сывороток-реагентов и по одной капле эритроцитарной суспензии аттестуемых животных. После инкубации при  $37^{\circ}$  в течение 1 ч антитела из сыворотки фиксируются на эритроцитах при условии, что последние имеют соответствующий антиген. С целью выявления всех случаев прямой агглютинации через час рассматривают результат реакции, после чего переходят ко второму этапу — выявлению с помощью антиглобулиновой сыворотки слабых и неполных антител.

Эритроциты во всех пробирках 3 раза тщательно отмывают физиологическим раствором, чтобы удалить все следы сыворотки. Из отмытых эритроцитов готовят 1%-ную суспензию, к одной капле которой добавляют одну каплю антиглобулиновой сыворотки, содержимое перемешивают встряхиванием и оставляют на 15 мин, а затем подвергают слабому центрифугированию (1—1,5 тыс. оборотов в 1 мин в течение 2—3 мин). После центрифугирования оценивают результаты реакции: минусом при отсутствии агглютинации и четырьмя плюсами при наиболее сильной агглютинации.



## **Определение групп крови с помощью реакции гемолиза**

**Оборудование и материалы.** Панель из органического стекла с ячейками, пастеровские пипетки, 2,5%-ная суспензия эритроцитов аттестуемых животных, моноспецифические сыворотки, свежая сыворотка крови кролика, содержащая комплект.

**Методика выполнения.** Реакцию гемолиза широко используют для определения групп крови крупного рогатого скота. В пронумерованные ячейки панели (или в иммунологические пробирки) пастеровской пипеткой вносят по одной капле моноспецифических сывороток и добавляют по одной капле 2,5%-ной суспензии эритроцитов аттестуемых животных. Смесь сыворотки с эритроцитами тщательно смешивают и оставляют в покое на 15 мин при комнатной температуре. Затем добавляют одну каплю комплемента (свежая сыворотка крови кролика, стимулирующая реакцию антиген — антитело). Содержимое встряхивают и ставят в термостат (26—28°). Результат реакции читают первый раз после получасовой инкубации и повторно через 2 ч. Если на эритроцитах имеется специфический антиген к данной сыворотке-реагенту, то наступает гемолиз: оболочки эритроцитов разрываются и гемоглобин поступает в среду, окрашивая ее в розовый цвет. Если же на эритроцитах данного антигена нет, то они оседают на дно; среда же остается неокрашенной.

## **Ознакомление с электрофорезом как методом изучения полиморфизма белков \***

Метод электрофореза позволяет разделить на фракции смесь белков, находящихся в растворе, под действием электрического поля. Принципиальная основа метода заключается в том, что в электрическом поле молекулы разных белков в зависимости от их заряда перемещаются к аноду (реже к катоду) с различной скоростью. Это позволяет исследовать разнообразие белков в растворе гемоглобина, в сыворотке крови, лимфе, молоке, яичном белке, сперме и тканях животных.

---

\* См. также книгу Н. Н. Колесника и В. И. Сокола «Иммуногенетические системы в селекции животных». Киев, «Урожай», 1972.



**Электрофорез на бумаге** (ознакомление с методикой исследования типов гемоглобина). Оборудование и материалы. Прибор ЭФА-1, хроматографическая бумага для электрофореза; образцы раствора гемоглобина от аттестуемых животных, буферный раствор.

*Ознакомление с прибором ЭФА-1.* Прибор состоит из камеры для электрофореза и блока питания. В качестве последнего используется выпрямитель, служащий источником постоянного тока и регулятором напряжения и силы тока.

Камера для электрофореза (рис. 26) снабжена двумя электродными сосудами с электродами. Сосуды заполняют электролитом (буферным раствором), изготавливаемым до начала занятия по специальным прописям. Между электродными сосудами натягивают специальную хроматографическую бумагу, на которой и происходит разделение (разгонка) белков. Бумагу предварительно смачивают буферным раствором, а ее концы опускают в электролитные сосуды. Затем на бумагу в определенных местах на равном расстоянии от катода (стартовое положение) наносят исследуемые образцы белковых растворов. Камеру закрывают крышкой, предохраняющей бумагу от высыхания. Для создания электрического поля электроды подключают к источнику постоянного тока. При этом молекулы белков, находящиеся в исследуемых образцах, начинают двигаться к аноду с различной скоростью, зависящей от их заряда. Этим достигается разгонка белков на фракции.

**Методика исследования.** Ознакомившись с конструкцией прибора и методом работы, приступают к исследованию образцов растворов гемоглобина от аттестуемых животных.

У крупного рогатого скота большинства европейских пород в эритроцитах встречается гемоглобин двух типов — гемоглобин типа А (Нв-А) и гемоглобин типа В (Нв-В), что обусловлено аллелями Нв<sup>А</sup> и Нв<sup>В</sup>. В эритроцитах гомозигот Нв<sup>А</sup>/Нв<sup>А</sup> содержится только гемоглобин типа А, в эритроцитах гомозигот Нв<sup>В</sup>/Нв<sup>В</sup> — только гемоглобин типа В; у гетерозигот содержится гемоглобин и того и другого типа. В электрическом поле при хроматографическом исследовании гемоглобин типа А движется (мигрирует) медленнее, гемоглобин типа В — быстрее. Это позволяет аттестовать животных по типу гемоглобина.

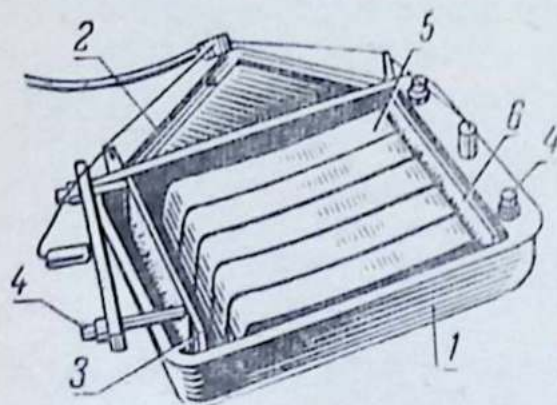


Рис. 26. Камера для электрофореза на бумаге:

1 — ванна; 2 — крышка; 3 — электродные сосуды; 4 — электроды; 5 — полоска хроматографической бумаги; 6 — фильтровальная бумага, соединяющая электродные кюветы с полосками хроматографической бумаги.



Образцы раствора гемоглобина аттестуемых животных подготавливают до начала практического занятия. Образцом служит 10%-ный (по Сали) раствор гемоглобина в физиологическом растворе. Камеру для электрофореза приводят в рабочее состояние, а образцы раствора гемоглобина наносят в стартовое положение на хроматографическую бумагу. Камеру закрывают крышкой и подключают прибор к источнику питания. Электрофорез проводят при напряжении 260 В и силе тока 0,32 мА\*. При этих условиях за 2 ч гемоглобин типа А мигрирует от линии старта на 2,9 см, а гемоглобин типа В — на 4,1 см. Полосы мигрирующего гемоглобина хорошо заметны и не нуждаются в окраске.

Бумага, на которой проведена разгонка гемоглобина, называется теперь фореграммой. Ее исследование позволяет аттестовать каждое животное, от которого была взята проба, по типам гемоглобина (фенотипам) и генотипам. Чтобы сохранить фореграмму, ее следует высушить в сушильном шкафу при температуре 105°.

**Электрофорез в крахмальном геле** (ознакомление с методикой выявления типов трансферринов у крупного рогатого скота).

**Оборудование и материалы.** Камера из органического стекла с электродами, кювета из органического стекла, стеклянная пластинка, выпрямитель УИП-1, фильтровальная бумага, капроновая леска, натянутая на лобзик, для разрезания блока геля; приготовленный заранее блок крахмального геля, электролит, насыщенный раствор амидо-черного красителя, исследуемые образцы сыворотки крови животных.

*Ознакомление с камерой для электрофореза и подготовка ее к работе.* Камера для электрофореза в крахмальном геле (рис. 27) представляет собой прямоугольную коробку из органического стекла с двумя электродными сосудами, которые заполняют электролитом. В них опускают электроды — анод и катод. Между электродными сосудами ставят кювет (13—18 см) с небольшими бортиками, чтобы в него можно было налить раствор крахмального геля. На дно кюветы кладут стекло, чтобы после электрофореза со стеклом можно было легко извлечь крахмальный блок.

На практических занятиях используют кюветы, заранее залитые раствором гидролизованного крахмала, который после остывания образует прямоугольный блок. Ток подается на крахмальный

---

\* В. В. Пилько. Ученые записки Витебского ветеринарного института, 1969, т. 21.



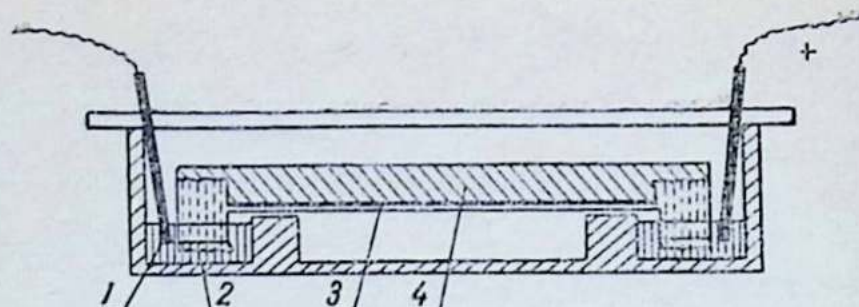


Рис. 27. Камера для электрофореза в крахмальном геле:

1 — электроды; 2 — электродный сосуд; 3 — стеклянная пластинка; 4 — крахмальный блок.

блок через два куска фильтровальной бумаги, которые одним концом опущены в электродные сосуды, а другим — наложены на крахмальный блок со стороны катода и анода. Бумага должна быть смочена буферным раствором.

**Методика исследования.** Чтобы исследовать сыворотку, ее надо внести в крахмальный блок. Для этого в блоке специальной гребенкой из органического стекла (или скальпелем по линейке) делают прорезы длиной 0,5—0,9 см и глубиной 0,7—0,8 см. Располагают их перпендикулярно движению тока (см. рис. 28). Расстояние между рядами прорезей 2,5 см, а между прорезями 1,5 см. Каждая прорезь служит местом внесения одной из исследуемых сывороток, являясь для нее стартовым положением. Исследуемыми сыворотками пропитывают кусочки фильтровальной бумаги (0,5—0,7 см), затем, надавливая пальцем рядом с прорезью в блоке, раздвигают ее края и пинцетом вставляют в прорезь смоченную сывороткой фильтровальную бумагу. После внесения каждой сыворотки пинцет тщательно вытирают. Чтобы избежать высыхания, блок закатывают сверху полиэтиленовой пленкой. Закончив все приготовления, электроды опускают в электродные сосуды и вклю-

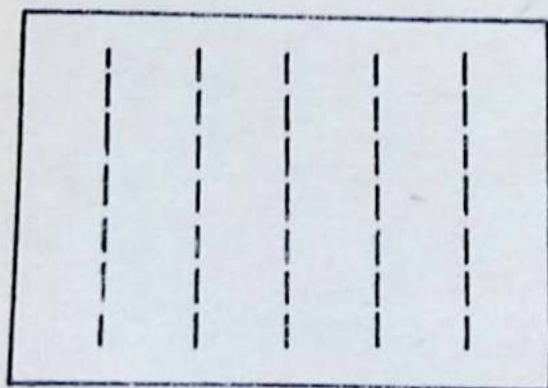


Рис. 28. Расположение прорезей в крахмальном блоке для внесения исследуемых сывороток.



чают ток напряжением 280 В при силе тока на одну гелевую пластинку 40 мА.

Так как электрофорез длится 5—6 ч, то на практических занятиях целесообразно иметь дело с готовыми блоками, в которых заблаговременно произведен электрофорез. Такие блоки называются фореграммами. В связи с тем, что белки в большинстве случаев бесцветны, для их выявления фореграмму следует окрашивать специальными красителями. Перед окраской блок разрезают продольно капроновой леской, натянутой на лобзике, или проволокой (рис. 29) сечением 0,08 мм на две пластинки, которые помещают в раствор красителя. Окрашивают их в насыщенном растворе амидо-черного красителя, растворенного в отбеливающей жидкости (1 часть ледяной уксусной кислоты, 5 частей метанола и 5 частей дистиллированной воды) в течение 15 мин, после чего раствор красителя сливают и заменяют его отбеливающей жидкостью; при необходимости фиксируют фореграммы в течение 2—3 суток в смеси химически чистого глицерина (30%) и метилового спирта (70%).

**Задание.** Рассмотрите фореграммы с различными типами трансферринов и зарисуйте их в тетрадах.

**Порядок выполнения** описан выше. Перед практическим занятием необходимо приготовить: 1) краситель, 2) электролит, 3) буферный раствор, 4) блок крахмального геля.

**Приготовление красителя.** Для окраски фореграммы на трансферрин к 5 частям дистиллированной воды до-

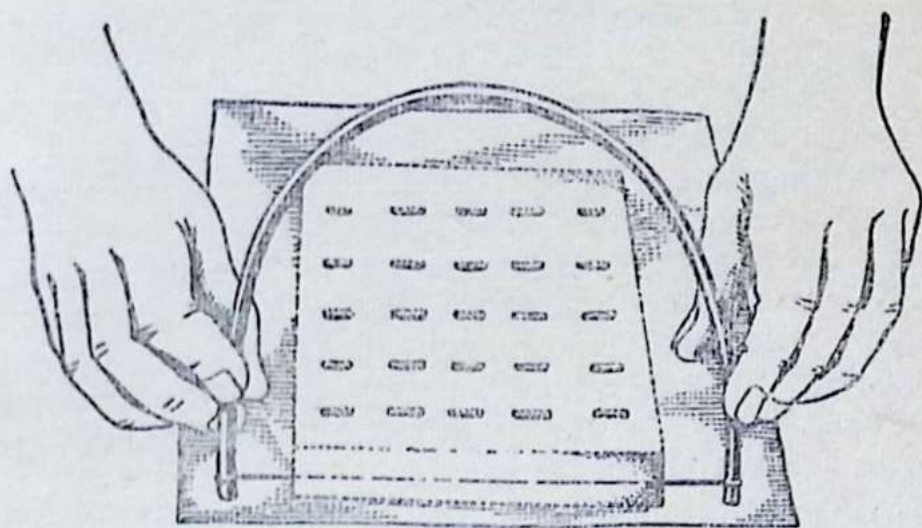


Рис. 29. Процесс резки крахмального блока капроновой леской, натянутой на лобзик.



бавляют 5 частей метанола и 1 часть ледяной уксусной кислоты. На этой жидкости готовят насыщенный раствор амидо-черного красителя.

*Приготовление электролита.* В 1 л дистиллированной воды растворяют 1,2 г гидроокиси лития и 11,8 г борной кислоты (рН раствора 8,5). Электролитом заполняют электродные сосуды.

*Приготовление буферного раствора для крахмального геля.* Отвешивают 6,2 г ТРИС, 1,5 г лимонной кислоты, добавляют 1 л дистиллированной воды (рН=8,5); к 1 л этого раствора добавляют 110 мл электролита.

*Приготовление гидролизованного крахмала.* Блоки крахмального геля приготавливают из гидролизованного крахмала. Для этого лучше всего использовать аптечный картофельный крахмал. Его тщательно просушивают, после чего гидролизуют: в одну колбу всыпают 300 г крахмала, в другую вливают 600 мл ацетона; колбы ставят в термостат при 30—38° на 1 ч; по истечении этого времени в ацетон добавляют 9 мл концентрированной соляной кислоты плотностью 1,17—1,18, а затем смесь ацетона с соляной кислотой вливают в колбу с крахмалом и ставят в термостат при 38,5°.

Продолжительность гидролиза зависит от качества пищевого крахмала: устанавливается она опытным путем и составляет 7 мин. По истечении указанного времени содержимое колбы вынимают и гидролизуют крахмат 8,2%-ным раствором соляной кислоты в количестве 150 мл (82 г на 1 л дистиллированной воды). Раствор из колбы выливают в воронку, фильтруют через три слоя фильтровальной бумаги, промывают на фильтре насоса Камовского или водоструйного аппарата. Промытый крахмал перекладывают в стеклянный сосуд, заливают его дистиллированной водой и оставляют на некоторое время (часов на 10). Затем воду сливают и крахмал отмывают на фильтре Бюхнера ацетоном (на 300 г крахмала 0,5—0,6 мл ацетона), после чего крахмал сушится в термостате при 40—50°. Хранят его в стеклянной посуде с плотно закрытой пробкой.

*Приготовление блоков крахмального геля.* Блок готовят из гидролизованного крахмала непосредственно перед практическим занятием. Для этого в колбу ем-



костью 1 л насыпают 43,5 г гидролизованного крахмала и наливают 300 мл смешанного буферного раствора. Смесь нагревают на пламени горелки при постоянном взбалтывании до образования светлой однородной массы. Пузырьки воздуха удаляют с помощью вакуума. Горячую массу выливают в лоток и прикрывают стеклом с грузом. Пузырьки воздуха не должны оставаться в геле. Через 40—60 мин после остывания блок готов для дальнейшей работы.

### Контрольные вопросы

1. Какие вещества называются антигенами? Как реагирует на введение антигена организм, имеющий данный антиген и не имеющий его?
2. Что такое антитела? Что вызывает их образование?
3. Чем обусловлены группы крови? Где локализованы антигены групп крови?
4. Что называется системой групп крови? Приведите примеры.
5. Как наследуются группы крови в пределах одной системы, разных систем?
6. Назовите важнейшие системы групп крови сельскохозяйственных животных?
7. В чем заключается значение иммуногенетики для селекции сельскохозяйственных животных?
8. Какими символами обозначаются у сельскохозяйственных животных системы групп крови, аллели, антигены, генотипы и фенотипы? Приведите иммуногенетическую символику на примере важнейших систем групп крови свиней и крупного рогатого скота.
9. Приведите примеры использования иммуногенетики при контроле происхождения племенных животных и при установлении отцовства.
10. Опишите важнейшие методы исследования полиморфизма белков у сельскохозяйственных животных.



## Учение о популяциях. Популяционная генетика

---

При изучении генетической структуры пород, отдельных стад или поголовья животных того или иного хозяйства руководствуются закономерностями популяционной генетики. Следует, однако, иметь в виду, что, обоснованные для так называемых идеальных, или панмиктических, популяций, они могут применяться в животноводстве лишь со значительными ограничениями.

Идеальной называют популяцию, характеризующуюся очень большой численностью составляющих ее особей, которые свободно скрещиваются (без подбора пар по генотипу) между собой, не подвергаются действию отбора и не изменяются под влиянием притока аллелей в результате мутаций или скрещивания с особями других популяций. В отличие от таких популяций породы животных являются сложными полигетерозиготными популяциями, отличающимися от беспородного массива тем, что генотипы внутри породы приведены в определенную систему и поддерживаются в этом состоянии подбором производителей и постоянным отбором и браковкой (Я. Л. Глембоцкий).

В последнее время для характеристики генетической структуры пород, установления их родства и происхождения прибегают к изучению частот фенотипов, генотипов и отдельных аллелей, обуславливающих группы крови и полиморфные системы белков сыворотки крови, лимфы молока и тканей животных.

### Тема 1. ВЫЧИСЛЕНИЕ НАБЛЮДАЕМЫХ В ПОПУЛЯЦИИ ЧАСТОТ ФЕНОТИПОВ, ГЕНОТИПОВ И АЛЛЕЛЕЙ

#### Вычисление частот фенотипов

Частотой определенного фенотипа в популяции (или в группе животных) называют относительное количество особей, характеризующихся данным фенотипом. Частота может быть вычислена в процентах от общего пого-



ловья группы, стада, породы, которое принимается за 100%. В популяционной генетике общее число особей чаще принимают за единицу. В этом случае частота того или другого фенотипа выражается в долях единицы. Если нет возможности исследовать всю популяцию, то обследуют выборку (часть особей) и частоту выражают в процентах или долях от числа особей выборки.

Общая формула для вычисления частот фенотипов проста. Если обозначить символом  $N$  общее число особей в популяции или группе животных, символом  $n_1$  — число особей с признаком  $A$ , символом  $n_2$  — число особей с признаком  $a$ , то частоты фенотипов, выраженные в долях единицы, составят: частота фенотипа  $A = \frac{n_1}{N}$ ; частота фенотипа  $a = \frac{n_2}{N}$ . (1). Те же частоты, выраженные в процентах, составят: частота фенотипа  $A = \frac{n_1 \cdot 100}{N}$ ; частота фенотипа  $a = \frac{n_2 \cdot 100}{N}$ . (1, а). Эти формулы применяют не только для «идеальной» популяции, но и для любой группы особей.

### *Решение типовых задач*

Предположим, в отаре каракульских овец насчитывается 536 особей ширази и 272 особи араби. Вычислить частоту фенотипов ширази и араби. В данном случае  $n_1 = 536$ ,  $n_2 = 272$ , а  $N = 536 + 272 = 808$ . Отсюда частоты фенотипов составят:

$$\text{частота ширази} = \frac{n_1}{N} = \frac{536}{808} = 0,663 \text{ (66,3\%);}$$

$$\text{частота араби} = \frac{n_2}{N} = \frac{272}{808} = 0,337 \text{ (33,7\%).}$$

Если все поголовье отары представлено только этими двумя фенотипами, то сумма их частот должна быть равна единице (или 100%), что можно подтвердить проверкой, т. е.  $0,663 + 0,337 = 1$ .

### **З а д а н и я**

**Задание 1.** Контрактура мышц — одно из рецессивных аутосомных заболеваний крупного рогатого скота, при котором конечности только что родившегося теленка



согнуты в суставах и лишены подвижности. В одной из ферм Норвегии из 376 родившихся за год телят 9 были забиты в связи с контрактурой. Вычислите частоту наследственно обусловленной контрактуры среди телят этого хозяйства.

**Задание 2.**  $\beta$ -лактоглобулин ( $\beta$ -Lg) — один из полиморфных белков сыворотки молока. У крупного рогатого скота большинства отечественных пород встречается два типа этого белка:  $\beta$ -Lg A и  $\beta$ -Lg B.

По наличию одного из них или обоих различают 3 фенотипа:

$\beta$ -Lg A,  $\beta$ -Lg B и  $\beta$ -Lg AB.

При исследовании сыворотки молока 520 особей красного степного скота установлено следующее распределение их по типам  $\beta$ -лактоглобулина:  $\beta$ -Lg A — 39 особей;  $\beta$ -Lg B — 275;  $\beta$ -Lg AB — 206 особей. Вычислите частоты фенотипов.

**Задание 3.** У свиней система групп крови M включает 7 фенотипов. При иммунологическом исследовании 748 свиней породы ландрас было установлено следующее распределение животных по фенотипам: группа крови Ma — 34 особи, Mb — 242, Mc — 170, Mab — 14, Mac — 12, Mbc — 68, группа крови M<sup>-</sup> — 208 особей. Вычислите частоту фенотипов.

### **Вычисление частот генотипов при фенотипическом проявлении гетерозиготности**

Известно, что при наследовании антигенов и в некоторых других случаях кодоминирования и промежуточного наследования гетерозиготы ( $AA^1$ ) отличаются по фенотипу от гомозигот AA и от гомозигот  $A^1A^1$ . В таких случаях для вычисления частот генотипов могут быть использованы формулы:

частота генотипа AA =  $\frac{n_1}{N}$  ; частота генотипа

$A^1A^1 = \frac{n_2}{N}$  , , частота генотипа  $AA^1 = \frac{n_3}{N}$  ;

где N — общее число особей в популяции (или в группе животных);  $n_1$  — число особей генотипа AA;  $n_2$  — число гомозигот генотипа  $A^1A^1$ ;  $n_3$  — число гетерозигот генотипа  $AA^1$ .



**Решение типовых задач.** У свиней антигены  $G^a$  и  $G^b$ , связанные с аллелями  $G$  и  $G^b$  двуаллельной системы, наследуются кодоминантно. Допустим, что при иммунологическом исследовании 300 свиней крупной белой породы установлено следующее: у 174 особей имеется только антиген  $G^b$  (генотип  $G^b/G^b$ ), у 15 особей — только антиген  $G^a$  (генотип  $G^a/G^a$ ), а у остальных 111 особей найдены оба антигена (генотип  $G^a/G^b$ ). Для вычисления частот генотипов системы  $G$  в исследованной группе свиней используют приведенные выше формулы. В результате частота генотипа

$$G^a/G^a = \frac{n_1}{N} = \frac{15}{300} = 0,05 \text{ (или 5\%)},$$

частота генотипа

$$G^b/G^b = \frac{n_2}{N} = \frac{174}{300} = 0,58 \text{ (или 58\%)}$$

и частота генотипа

$$G^a/G^b = \frac{n_3}{N} = \frac{111}{300} = 0,37 \text{ (или 37\%)}.$$

### З а д а н и я

**Задание 1.** При обследовании швицезебувидного скота было установлено следующее распределение его по масти: бурой масти — 600 животных, светло-бурой — 300, серой — 100 животных. Установите частоту генотипов, учитывая, что бурая масть обусловлена доминантным геном, серая — рецессивным, а светло-бурая — неполным доминированием, наблюдающимся у гетерозигот.

**Задание 2.** Церулоплазмин — белок сыворотки крови, участвующий в метаболизме меди. У крупного рогатого скота встречаются два варианта этого белка — церулоплазмин А ( $Cr^A$ ) и церулоплазмин В ( $Cr^B$ ), контролируемые аллелями  $Cr^A$  и  $Cr^B$ . Наследование их кодоминантное.

При исследовании популяции черно-пестрого скота было установлено следующее распределение его по генотипам: гомозигот  $Cr^A/Cr^A$  — 432 особи, гомозигот  $Cr^B/Cr^B$  — 237 и гетерозигот  $Cr^A/Cr^B$  — 644 особи. Вычислите частоту генотипов.



**Задание 3.** Среди крупного скота обычно встречаются животные с гемоглобином типа А и гемоглобином типа В, контролируемые кодоминантными аллелями  $Hb^A$  и  $Hb^B$ . При изучении стада джерсейского скота установлено следующее его распределение по генотипам (данные С. Микле): генотип  $Hb^A/Hb^A$  выявлен у 120 животных, генотип  $Hb^B/Hb^B$  — у 11 и генотип  $Hb^A/Hb^B$  — у 102 животных. Вычислите частоты генотипов.

### Вычисление частот аллелей по данным о частотах генотипов

Зная частоты генотипов в популяции (или в группе животных), можно установить частоты аллелей. Способ вычисления частот аллелей  $A$  и  $A^1$  рассмотрен сначала для двухаллельной системы.

Если  $N$  — общее число особей в популяции,  $n_1$  — число особей генотипа  $AA$ ,  $n_2$  — число особей генотипа  $A^1A^1$  и  $n_3$  — число гетерозигот ( $AA^1$ ), то частота аллеля  $A$ , обозначаемая символом  $p$ , равна

$$pA = \frac{2n_1 + n_3}{2N}, \quad (2)$$

а частота аллеля  $A^1$ , обозначаемая символом  $q$ , равна

$$qA^1 = \frac{2n_2 + n_3}{2N}. \quad (2a)$$

При этом сумма частот аллелей  $A$  и  $A^1$  равна единице, т. е.

$$p + q = 1 \text{ (или } 100\%).$$

При вычислении частот аллелей для трехаллельной системы ( $A^1, A^2, A^3$ ) общее число исследованных особей обозначают символом  $N$ , а число особей отдельных генотипов соответственно  $n_1$  (для гомозигот  $A^1A^1$ ),  $n_2$  (для  $A^2A^2$ ),  $n_3$  (для  $A^3A^3$ ),  $n_4$  (для гетерозигот  $A^1A^2$ ),  $n_5$  (для  $A^1A^3$ ) и  $n_6$  (для  $A^2A^3$ ). Тогда частоты аллелей ( $p, q$  и  $r$ ) выразятся формулами:

$$pA^1 = \frac{2n_1 + n_4 + n_5}{2N};$$

$$qA^2 = \frac{2n_2 + n_4 + n_6}{2N};$$



$$rA^3 = \frac{2n_3 + n_5 + n_6}{2N} \quad (3)$$

При этом сумма частот трех аллелей равна единице, т. е.

$$p + q + r = 1.$$

Описанный здесь способ вычисления частот аллелей применим к любой популяции и даже к группам искусственно отобранных животных, но для вычисления необходимо знать распределение исследуемой группы особей по числу гомозигот и гетерозигот.

**Решение типовых задач.** Предположим, из 2400 кур птицефермы у 864 оперение черное (генотип  $BB$ ), у 384 — белое (генотип  $B'B'$ ) и у 1152 кур — голубое (генотип  $BB'$ ). Требуется вычислить частоты аллелей  $B$  и  $B'$ .

Используя соответствующие формулы, находим: частота гена  $B$

$$pB = \frac{2 \cdot 864 + 1152}{2 \cdot 2400} = 0,6 \text{ (или 60\%);}$$

частота гена  $B'$

$$qB' = \frac{2 \cdot 384 + 1152}{2 \cdot 2400} = 0,4 \text{ (или 40\%).}$$

Правильность вычисления проверяют суммированием частот аллелей ( $p + q = 1$ ). В данном случае

$$p + q = 0,6 + 0,4 = 1.$$

### З а д а н и я

**Задание 1.** Из животных генотипов  $AA$ ,  $A^1A^1$  и  $AA^1$  составлены 3 группы: в первую отобраны 40 гомозигот  $AA$ , 80 гомозигот  $A^1A^1$  и 80 гетерозигот  $AA^1$ ; во вторую — 5 гомозигот  $AA$ , 25 гомозигот  $A^1A^1$  и 70 гетерозигот  $AA^1$ ; в третью — 80 гомозигот  $AA$  и 120 гомозигот  $A^1A^1$ . Вычислите частоту аллелей  $A$  и  $A^1$  в каждой группе животных.

**Задание 2.** У кур генетическая система групп крови  $H$ , состоит из двух кодоминантных аллелей —  $H^1$  и  $H^2$ , обуславливающих наличие эритроцитарных антигенов  $H_1$  и  $H_2$ . В исследованной линии кур у 145 особей был антиген  $H_1$ , у 40 — антиген  $H_2$  и у 150 кур оба антигена. Вычислите частоту аллелей  $H^1$  и  $H^2$ .



**Задание 3.** Амилаза — фермент, расщепляющий крахмал. У крупного рогатого скота чаще всего встречаются два типа этого фермента — амилаза типа В и типа С; контролируются они аллелями  $Am^B$  и  $Am^C$ . Наследование кодоминантное.

При изучении стада ярославского скота установлено следующее распределение его по генотипам: генотип  $Am^B/Am^B$  выявлен у 58 животных, генотип  $Am^C/Am^C$  — у 186 и генотип  $Am^B/Am^C$  — у 216 животных. Вычислите частоты аллелей.

**Задание 4.** У скота большинства отечественных пород распространен трансферрин трех типов — Tf A, Tf D и Tf E; контролируется он аллелями  $Tf^A$ ,  $Tf^D$  и  $Tf^E$ . При исследовании популяции холмогорского скота установлено следующее: животных генотипа  $Tf^A/Tf^A$  насчитывалось 59 голов, генотипа  $Tf^D/Tf^D$  — 111, генотипа  $Tf^E/Tf^E$  — 3, генотипа  $Tf^A/Tf^D$  — 154, генотипа  $Tf^A/Tf^E$  — 9 и генотипа  $Tf^D/Tf^E$  — 24. Вычислите частоты аллелей  $Tf^A$ ,  $Tf^D$  и  $Tf^E$ .

## Тема 2. ЗАКОН ГАРДИ — ВАЙНБЕРГА, ФОРМУЛЫ БЕРНШТЕЙНА И МАЙАЛА—ЛИНДСТРЕМА

### Закон Гарди — Вайнберга.

#### Равновесие генотипов в популяциях

Закон Гарди — Вайнберга гласит, что если в популяции ген  $A$  встречается с частотой  $p$ , а его аллель  $a$  с частотой  $q$ , причем  $p+q=1$ , то при условиях, характеризующих «идеальную» популяцию, в первом же поколении устанавливается равновесие генотипов  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ , сохраняющееся во всех последующих поколениях. Равновесие выражается формулой:

$$p^2AA + 2pqAa + q^2aa \quad (4)$$

В этой формуле коэффициенты при генотипах  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$  отвечают равенству:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1. \quad (4a)$$

При этом из равенства вытекает, что общее число особей популяции принято за единицу. Следовательно, частоты генотипов и аллелей выражаются в долях единицы;  $p^2$  — выражает частоту гомозигот  $AA$ ,  $q^2$  — частоту гомозигот  $aa$ , а  $2pq$  — частоту гетерозигот ( $Aa$ ).



Закон Гарди — Вайнберга дает возможность исследовать генетическую структуру популяций. Используя формулу 4, можно, например, вычислить частоты аллелей и генотипов даже в тех случаях, когда доминантные гомозиготы ( $AA$ ) фенотипически неотличимы от гетерозигот ( $Aa$ ). Следует, однако, отметить, что закон Гарди — Вайнберга ограничен в своем применении: он выведен для «идеальных» популяций, которые характеризуются: 1) случайным скрещиванием особей, без подбора пар производителей по генотипу; 2) отсутствием оттока аллелей из популяции под влиянием естественного и искусственного отбора; 3) отсутствием притока аллелей в популяцию в результате мутационного процесса и внесения аллелей из других популяций; 4) одинаковой плодовитостью гомозигот и гетерозигот; 5) большой численностью особей в популяции.

Совершенно очевидно, что популяции сельскохозяйственных животных не отвечают этим требованиям. Однако в тех случаях, когда исследуется генетическая структура популяций по неселекционируемым признакам, расчеты по закону Гарди — Вайнберга близки к действительности и формулы 4 и 4а можно использовать. В частности, их можно использовать при расчетах частот генов, обуславливающих группы крови, и в ряде других случаев.

**Решение типовых задач.** Предположим, группа особей состоит из 90% гомозигот  $BB$  и 10% гомозигот  $bb$ . Требуется показать, что при условии случайного скрещивания и отсутствии отбора в первом же поколении установится равновесие генотипов  $BB$ ,  $Bb$  и  $bb$ .

При вычислении по формуле 2 частоты аллелей в исходной группе животных  $pB=0,9$ ;  $qb=0,1$ . Так как в гаметах содержится по одному аллелю, то в исходной группе доля сперматозоидов с аллелем  $B$  составит 0,9 и с аллелем  $b=0,1$ . Та-

кое же соотношение будет среди яйцеклеток с аллелями  $B$  и  $b$ . Генотипы потомства можно подсчитать с помощью решетки Пеннета. Согласно данным решетки, у

|              | 0,9B             | 0,1b             |
|--------------|------------------|------------------|
| 0,9B<br>0,1b | 0,81BB<br>0,09Bb | 0,09Bb<br>0,01bb |

81% особей первого поколения будет генотип  $BB$ , 18% особей окажутся гетерозиготами ( $Bb$ ), а 1% — рецесси-



вами ( $bb$ ). Нетрудно убедиться, что наблюдаемое соотношение генотипов —  $0,81BB + 0,18Bb + 0,01bb$  — соответствует закону Гарди — Вайнберга. Действительно:

$$\text{частота генотипа } BB = p^2 = 0,9^2 = 0,81;$$

$$\text{частота генотипа } Bb = 2pq = 2 \cdot 0,9 \cdot 0,1 = 0,18;$$

$$\text{частота генотипа } bb = q^2 = 0,1^2 = 0,01.$$

Чтобы выяснить, находится ли возникшая популяция в состоянии равновесия, нужно установить, останется ли в этой популяции соотношение гамет с геном  $B$  и геном  $b$  таким же, как в предыдущем поколении. Если плодовитость особей всех трех генотипов одинакова, то 81% особей  $BB$  даст 81% гамет с аллелем  $B$ , 18% гетерозигот дадут 9% гамет с геном  $B$  и 9% гамет с геном  $b$ ; наконец, 1% особей  $bb$  даст 1% гамет с аллелем  $b$ . В сумме гамет с геном  $B$  окажется 90%, с геном  $b$  — 10%. Так как соотношение аллелей осталось прежним ( $p=0,9$  и  $q=0,1$ ), то и соотношение генотипов особей следующего поколения останется неизменным. То же самое (при отсутствии подпора пар и отбора) относится и ко всем последующим поколениям.

Закон Гарди — Вайнберга позволяет вычислить частоты генотипов даже в тех случаях, когда доминантные гомозиготы ( $CC$ ) фенотипически не отличаются от гетерозигот ( $Cc$ ). Так, наследственно обусловленное заболевание — контрактура мышц крупного рогатого скота, — ведущее к гибели телят, обусловлено рецессивным аллелем  $c$ . Больные телята характеризуются генотипом  $cc$ , здоровые — могут быть гомозиготами  $CC$  и гетерозиготами ( $Cc$ ). По формулам 1 и 2 невозможно в данном случае вычислить частоты генотипов. Однако представляется важным найти способ определения частоты гетерозиготных ( $Cc$ ) носителей болезни в стаде. Для этого можно использовать формулу Гарди — Вайнберга (4).

Согласно данным задания 1, приведенным на страницах 193—194, из 376 родившихся телят 9 были больны контрактурой. Вычисления следует начать с определения частоты рецессивных особей, так как их генотип известен ( $cc$ ). По формуле 1 частота гомозигот  $cc$  равна  $9 : 376 = 0,024$ . Согласно формуле Гарди — Вайнберга, частота генотипа  $cc = q^2$ , откуда можно вычислить частоту аллеля  $c$ . Она равна  $\sqrt{q^2} = \sqrt{0,024} = 0,155$ . А так как  $p + q = 1$ , то можно вычислить и частоту ( $p$ ) аллеля  $C$ : она равна  $1 - q = 1 - 0,155 = 0,845$ .



Формула 4 дает возможность вычислить и частоты генотипов:

$$\text{частота } CC = p^2 = (0,845)^2 = 0,714 \text{ (или 71,4\%);}$$

$$\text{частота } Cc = 2pq = 2 \cdot 0,845 \cdot 0,155 = 0,262 \text{ (или 26,2\%);}$$

$$\text{частота } cc = q^2 = (0,155)^2 = 0,024 \text{ (или 2,4\%).}$$

Для проверки точности вычислений надо суммировать все три частоты: их сумма должна быть равна единице.

Расчет показывает, что в изученном стаде 26,2% животных являются гетерозиготными носителями болезни.

Закон Гарди — Вайнберга позволяет вычислить ожидаемые частоты генотипов, чтобы сравнить их с наблюдаемыми. Рассмотрим пример. Типы гемоглобина у овец обусловлены кодоминантными аллелями гена *H*. При генотипе  $Hb^A/Hb^A$  в эритроцитах содержится гемоглобин типа А, при генотипе  $Hb^B/Hb^B$  — гемоглобин типа В, а у гетерозигот ( $Hb^A/Hb^B$ ) — оба типа гемоглобина (АВ). Допустим, что при исследовании крови 407 овец советский меринос распределение по типам гемоглобина было следующим: гемоглобин типа А оказался у 14 овец, типа В — у 268 овец и гемоглобин типа АВ — у 125. Чтобы рассчитать ожидаемые частоты генотипов, вычислим сначала частоты аллелей. Частота аллеля  $Hb^A$

$$p_{Hb^A} = \frac{14 + (125:2)}{407} = 0,187,$$

частота аллеля  $Hb^B$

$$q_{Hb^B} = \frac{268 + (125:2)}{407} = 0,812.$$

Используя эти данные, рассчитаем затем по формуле Гарди — Вайнберга ожидаемые частоты генотипов:  $p^2 Hb^A/Hb^A = (0,187)^2 = 0,035$  (или 3,5%);  $q^2 Hb^B/Hb^B = (0,812)^2 = 0,659$  (или 65,9%);  $2pq Hb^A/Hb^B = 2 \cdot 0,187 \cdot 0,812 = 0,304$  (или 30,4%).

Для сравнения вычислим по формуле 2 наблюдаемые частоты генотипов: частота генотипа  $Hb^A/Hb^A = 14 : 407 = 0,035$  (или 3,5%); частота генотипа  $Hb^B/Hb^B = 268 : 407 = 0,658$  (или 65,8%); частота гетерозигот  $Hb^A/Hb^B = 125 : 407 = 0,307$  (или 30,7%).

Как можно видеть, получается почти полное совпадение наблюдаемых частот генотипов с ожидаемыми.



# **Вычисление ожидаемых частот генотипов при трехаллельной системе (формула Бернштейна)**

Для соответствующих вычислений по трехаллельной системе пользуются формулой Бернштейна:

$$p^2 + q^2 + r^2 + 2pq + 2pr + 2qr = 1, \quad (5)$$

где  $p$  — частота аллеля  $A^1$ ;  $q$  — частота аллеля  $A^2$ ;  $r$  — частота аллеля  $A^3$ . При этом  $p + q + r = 1$ .

Формула Бернштейна дает возможность вычислить ожидаемые частоты генотипов при равновесном состоянии популяции. Предположим, что частоты аллелей составляют:  $pA^1 = 0,9$ ;  $qA^2 = 0,3$ ;  $rA^3 = 0,2$ . Сумма частот равна единице ( $0,9 + 0,3 + 0,2 = 1$ ). Тогда по формуле Бернштейна частоты генотипов составят:

|         |          |       |
|---------|----------|-------|
| частота | генотип  |       |
| »       | $A^1A^1$ | 0,81; |
| »       | $A^1A^2$ | 0,27; |
| »       | $A^1A^3$ | 0,18; |
| »       | $A^2A^2$ | 0,09; |
| »       | $A^2A^3$ | 0,12; |
| »       | $A^3A^3$ | 0,04. |

Правильность этих частот можно проверить суммированием:  $0,81 + 0,27 + 0,18 + 0,09 + 0,12 + 0,04 = 1$ . Таким образом, частоты верны.

## **Сравнение сходства генетической структуры популяций**

При сравнительном исследовании генетической структуры пород и популяций в некоторых случаях обнаруживаются аллели, специфичные для отдельных пород. Однако значительно чаще различие между породами и популяциями заключается в неодинаковой частоте встречаемости аллелей. Для оценки степени генетического сходства популяций по частотам совокупности аллелей предложены различные способы, из которых ниже рассмотрен способ оценки по формуле Майяла и Линдстрема. Согласно этой формуле, устанавливают индекс сходства ( $r$ ):

$$r = \frac{\sum (x_i \cdot y_i)}{\sqrt{\sum x_i^2 \cdot \sum y_i^2}}, \quad (6)$$



где  $x_i$  и  $y_i$  — частоты одноименных аллелей в сравниваемых популяциях.

Чем больше индекс  $r$ , тем больше степень генетического сходства популяций.

**Решение типовых задач.** Допустим, сравнивается генетическая структура популяций черно-пестрого скота и его помесей с голландским. Частоты аллелей эритроцитарных антигенов в этих популяциях приведены в таблице 34.

Т а б л и ц а 34

Частоты эритроцитарных антигенов трех популяций крупного рогатого скота в опытном хозяйстве НИИЖ Лесостепи и Полесья УССР

| Популяции                             | Частоты аллелей |      |      |      |      |      |
|---------------------------------------|-----------------|------|------|------|------|------|
|                                       | A               | F    | Y    | L    | M    | Z    |
| Черно-пестрый скот ( $x_i$ )          | 0,14            | 0,79 | 0,10 | 0,28 | 0,05 | 0,53 |
| Черно-пестрый × голландский ( $y_i$ ) | 0,16            | 0,80 | 0,07 | 0,13 | 0,02 | 0,40 |
| Голландский ( $z_i$ )                 | 0,25            | 0,85 | 0,08 | 0,27 | 0,15 | 0,16 |

Для определения индекса сходства между первыми двумя группами скота прибегают к следующим расчетам:

| $x_i$    | $y_i$ | $x_i \cdot y_i$ | $x_i^2$<br>$i$ | $y_i^2$<br>$i$ |
|----------|-------|-----------------|----------------|----------------|
| 0,14     | 0,16  | 0,0224          | 0,0196         | 0,0256         |
| 0,79     | 0,80  | 0,6320          | 0,6241         | 0,6400         |
| 0,10     | 0,07  | 0,0070          | 0,0100         | 0,0049         |
| 0,28     | 0,13  | 0,0364          | 0,0784         | 0,0169         |
| 0,05     | 0,02  | 0,0010          | 0,0025         | 0,0004         |
| 0,53     | 0,40  | 0,2120          | 0,2809         | 0,1690         |
| $\Sigma$ |       | 0,9108          | 1,0155         | 0,8478         |

Подставив соответствующие числа в формулу, получим:

$$r = \frac{0,9108}{1,0155 \cdot 0,8478} = \frac{0,9108}{0,9280} = 0,9816, \text{ или } 98,16\%.$$



### З а д а н и я

**Задание 1.** На кролиководческой ферме среди молодняка кроликов породы шиншилла произошло выщепление альбиносов. Из 5437 особей 19 оказались альбиносами. Определите:

а) частоты аллелей альбинизма и шиншилла по формуле Гарди — Вайнберга;

б) частоту гетерозигот, допуская, что популяция находится в состоянии равновесия.

**Задание 2.** У свиней система групп крови F контролируется аллелями  $F^a$  и  $F^o$ . Аллель  $F^a$  обуславливает антиген Fa, обнаруживаемый специфической антисывороткой. Аллель  $F^o$  существующими иммунологическими методами не обнаруживается. Поэтому система групп крови F ведет себя как двухаллельная с доминированием аллеля  $F^a$  над  $F^o$ .

При исследовании крови 80 миргородских свиней установлено (В. Н. Тихонов), что у 40 особей имеется антиген Fa, а у других 40 животных нет этого антигена. Вычислите:

а) частоты аллелей  $F^a$  и  $F^o$ ;

б) частоты генотипов.

**Задание 3.** При обследовании популяции каракульских овец проф. Б. Н. Васин выявил 729 длинноухих особей (AA), 111 — короткоухих (Aa) и 4 безухих (aa). Вычислите:

а) наблюдаемые частоты генотипов;

б) частоты аллелей;

в) ожидаемые частоты генотипов по формуле Гарди — Вайнберга.

**Задание 4.** Постальбумин ( $Pa$ ) — один из полиморфных белков сыворотки крови, типы которого контролируются аллелями  $Pa^A$ .

При исследовании популяции красного белорусского скота было установлено следующее распределение его по генотипам: генотипа  $Pa^A/Pa^A$  — 103 животных, генотипа  $Pa^B/Pa^B$  — 159 и генотипа  $Pa^A/Pa^B$  — 270 животных. Вычислите:

а) наблюдаемые частоты генотипов;

б) частоты аллелей;

г) ожидаемые частоты генотипов по формуле Гарди — Вайнберга.



**Задание 5.** В результате исследования популяций ярославского и швицкого скота на типы трансферрина получены следующие данные:

| Порода скота | Типы трансферрина |       |       |        |        |        |
|--------------|-------------------|-------|-------|--------|--------|--------|
|              | $TfA$             | $TfD$ | $TfE$ | $TfAD$ | $TfAE$ | $TfDE$ |
| Ярославская  | 96                | 168   | 3     | 218    | 17     | 25     |
| Швицкая      | 26                | 240   | 2     | 182    | 22     | 57     |

Вычислите по этим данным:

- наблюдаемые частоты генотипов;
- частоты аллелей;
- ожидаемые частоты генотипов по каждой из пород, используя формулу Бернштейна.

**Задание 6.** В результате исследования некоторых популяций скота Таджикистана получены следующие данные о частотах аллелей трансферринового локуса:

| Популяции скота      | Частоты аллелей трансферрина |       |       |
|----------------------|------------------------------|-------|-------|
|                      | $TfA$                        | $TfD$ | $TfE$ |
| Зебувидный скот      | 0,437                        | 0,468 | 0,095 |
| Швицкий              | 0,361                        | 0,639 | —     |
| Швицкий × зебувидный | 0,433                        | 0,493 | 0,074 |

Используя формулу Майала — Линдстрема, вычислите по этим данным:

- индекс сходства между популяциями зебувидного и швицкого скота;
- индекс сходства между популяциями зебувидного и швицезебувидного скота;
- индекс сходства между популяциями швицкого и швицезебувидного скота.

**Задание 7.** Используя данные по частотам эритроцитарных антигенов, приведенных в таблице 34 (стр. 205), вычислите индекс генетического сходства по формуле Майала — Линдстрема:

- для популяций черно-пестрого и голландского скота;



б) для популяций черно-пестрого скота и помесей черно-пестрого скота с голландским.

Сравните полученные Вами индексы сходства между собой.

### Тема 3. ВЫЧИСЛЕНИЕ КОЭФФИЦИЕНТОВ НАСЛЕДУЕМОСТИ И ПОВТОРЯЕМОСТИ ПРИЗНАКОВ

В селекции сельскохозяйственных животных показатели наследуемости и повторяемости признаков имеют большое значение. Следует, однако, различать наследуемость в широком и узком смысле слова. Наследуемость в широком смысле — это величина всего генетического разнообразия, обусловленного аддитивным (суммирующимся) действием наследственных факторов, а также доминированием и эпистазом. Наследуемость в узком смысле учитывает генетическое разнообразие, обусловленное только аддитивным действием генов. Различают показатели наследуемости, основанные: на измерении прямолинейной связи между родственниками, на дисперсионном анализе (вычисление наследуемости этим методом дано в теме: «Дисперсионный анализ») и на применении непараметрических методов измерения связи между родителями и детьми. При этом показатели наследуемости, вычисленные разными методами, неодинаковы.

При определении показателей наследуемости, основанных на методе прямолинейных корреляций, исходят из предположения, что популяция находится в генетическом равновесии. Широко используют три формулы:

$$h^2 = 2r_{м/д} \quad (7)$$

Коэффициент наследуемости  $h^2$  равен удвоенному коэффициенту фенотипической корреляции между признаками матерей и их дочерей ( $r_{м/д}$ ). Эту формулу применяют в тех случаях, когда различия в разнообразии признаков у родителей и потомков незначительны. При неодинаковой степени отбора среди родителей и детей показатели разнообразия признака резко различаются. Тогда целесообразно пользоваться формулой:

$$h^2 = 2R_{д/м} \quad (8)$$

Коэффициент наследуемости равен удвоенному коэффициенту регрессии ( $R$ ). Н. А. Плохинский отмечает,



что коэффициент наследуемости, определенный по коэффициенту прямолинейной регрессии, имеет то преимущество перед коэффициентом наследуемости, вычисленным по предыдущей формуле, что он не реагирует на изменения всех видов генетической информации, получаемой от родителей.

В случаях же, когда матери не учтены или неизвестны, а имеются только сведения об отцах, что довольно часто встречается в производственных условиях, коэффициент наследуемости определяется как учетверенный коэффициент корреляции между полусибсами ( $r_{п/с}$ ) по отцу по формуле:

$$h^2 = 4r_{п/с}. \quad (9)$$

Показатели наследуемости выражаются в долях единицы от 0 до 1 (либо в процентах).

Повторяемость признака основана не на сходстве между родственниками, а на постоянстве фенотипического разнообразия особей одной и той же группы и выражается степенью соответствия между несколькими оценками признака одних и тех же животных, проведенными в разном возрасте. Повторяемость признака измеряется при помощи коэффициента корреляции —  $r$  в долях единицы от 0 до 1. Морфологические и некоторые качественные признаки — масть, группы крови и некоторые другие — постоянны, и оценка, данная один раз, совпадает с оценкой, данной в другое время. Для таких признаков, как удои, яйценоскость, характерна повторяемость, в значительной степени зависящая от условий среды.

Коэффициент повторяемости рассматривается как верхний предел наследуемости.

Коэффициент наследуемости широко используется при прогнозировании эффективности селекции. Допустим, в племенное ядро отобрали коров, продуктивность которых выше продуктивности коров стада на 1000 кг. Требуется установить ожидаемую эффективность селекции.

Разница между средней величиной признака у коров, отобранной для селекции группы, и средней величиной признака в популяции, называемая селекционным дифференциалом ( $Sd$ ), равна:

$$Sd = \bar{X}_{\text{отобр. группа}} - \bar{X}_{\text{популяции}}.$$



Предположим, что наследуемость удоя в данном стаде —  $h^2=0,25$ . Тогда эффект селекции ( $SE$ ) будет равен:

$$SE = \frac{Sd \cdot h^2}{Gl}, \quad (10)$$

где  $Gl$  — интервал между поколениями (в годах).

Интервал между поколениями (скорость смены поколений) у крупного рогатого скота составляет 4—5 лет, у овец — 4—4½ года, у свиней — 2—2½ года; у кур — 1½ года; у лошадей — 10—13 лет.

В рассматриваемом выше случае вычисление селекционного эффекта по формуле 10 дает:

$$SE = \frac{1000 \cdot 0,25}{250} = \frac{250}{5} = 50 \text{ кг.}$$

Следовательно, принятый уровень отбора дает селекционный эффект за одно поколение, равный 50 кг.

При  $h^2$ , равном 0,35,

$$SE = \frac{1000 \cdot 0,35}{5} = \frac{350}{5} = 70 \text{ кг.}$$

Продуктивность потомства от коров отобранной группы будет равна:  $\bar{X}_{\text{потомства}} = \bar{X}_{\text{популяции}} + Sd \cdot h^2$ . Отсюда: в первом случае  $\bar{X}_{\text{потомства}} = 3000 + 250 = 3250$  кг, во втором —  $\bar{X}_{\text{потомства}} = 3000 + 350 = 3350$  кг.

### З а д а н и я

**Задание 1.** Определите коэффициент наследуемости жирномолочности по данным, приведенным на странице 65.

**Задание 2.** Вычислите коэффициент наследуемости настрига шерсти по приведенным ниже данным.

Настриги шерсти с матерей ( $x_1$ ) и дочерей ( $x_2$ )

| $x_1$ | $x_2$ | $x_1$ | $x_2$ | $x_1$ | $x_2$ | $x_1$ | $x_2$ | $x_1$ | $x_2$ |
|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 4,0   | 6,0   | 4,5   | 6,0   | 5,0   | 6,5   | 5,5   | 7,5   | 5,5   | 5,5   |
| 6,0   | 9,0   | 6,0   | 6,5   | 6,0   | 6,5   | 6,0   | 6,0   | 6,5   | 7,5   |
| 6,5   | 5,5   | 6,5   | 5,5   | 7,0   | 7,5   | 8,0   | 6,0   | 8,0   | 5,5   |



**Задание 3.** По данным, приведенным в таблице 35, определите коэффициент наследуемости высшего суточного удоя дочерей двух быков-производителей, полученных от одних и тех же матерей. Дайте сравнительную оценку генотипов быков.

Т а б л и ц а 35

Высшие суточные удои матерей  $x_1$  и дочерей быков Вулкана ( $x_2$ ) и Нарцисса ( $x_3$ )

| $x_1$ | $x_2$ | $x_3$ | $x_1$ | $x_2$ | $x_3$ | $x_1$ | $x_2$ | $x_3$ |
|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 10,0  | 17,3  | 12,3  | 16,7  | 17,9  | 15,0  | 22,5  | 19,0  | 15,8  |
| 20,3  | 21,4  | 21,8  | 23,0  | 12,0  | 21,0  | 17,0  | 12,9  | 13,2  |
| 16,1  | 18,0  | 16,0  | 23,5  | 12,9  | 12,3  | 18,0  | 21,3  | 22,4  |
| 15,8  | 22,4  | 23,5  | 20,7  | 13,2  | 13,2  | 17,4  | 19,3  | 17,0  |
| 14,8  | 17,0  | 19,1  | 16,2  | 16,2  | 15,3  | 29,0  | 14,0  | 21,0  |
| 18,3  | 16,0  | 23,0  | 17,5  | 16,2  | 17,3  | 22,5  | 29,0  | 18,5  |
| 24,1  | 14,0  | 23,8  | 17,9  | 16,0  | 16,1  | 19,9  | 17,1  | 19,5  |
| 13,0  | 15,0  | 21,1  | 21,8  | 19,3  | 29,0  | 17,0  | 16,0  | 15,0  |
| 19,3  | 17,0  | 18,7  | 17,1  | 18,0  | 19,9  | 15,3  | 19,0  | 21,2  |
| 19,0  | 15,3  | 19,6  | 17,2  | 16,1  | 16,0  | 12,9  | 14,0  | 17,0  |

**Задание 4.** Определите эффект селекции по стаду кур, если известно, что в селекционную группу отбирали птицу весом 2,0 кг с яйценоскостью 200 яиц в год. Средний вес кур по стаду 1,8 кг;  $\sigma=0,2$  кг. Средняя яйценоскость птицы по стаду 170 яиц;  $\sigma=20$  яиц. Коэффициент наследуемости живого веса кур 0,35, их яйценоскости — 0,22.

**Задание 5.** Вычислите коэффициент повторяемости содержания жира в молоке коров за смежные лактации (I—II, II—III и т. д.) и за лактации I и III, I и IV, I и V, I и VI по данным таблицы 36.

Т а б л и ц а 36

Показатели содержания жира в молоке коров за различные лактации

| № коров | Содержание жира в молоке за лактацию |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
|---------|--------------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
|         | I                                    | II   | III  | IV   | V    | VI   | VII  | VIII | IX   | X    |
| 10      | 3,80                                 | 3,90 | 3,90 | 3,83 | 3,89 | 3,80 | 3,90 | 3,92 | 3,93 | 3,94 |
| 11      | 4,00                                 | 4,20 | 4,30 | 4,31 | 4,30 | 4,40 | 4,40 | 4,40 | 4,40 | 4,40 |
| 12      | 3,90                                 | 4,05 | 3,98 | 4,05 | 4,01 | 4,00 | 4,00 | 3,94 | 4,00 | 4,20 |



| № коров | Содержание жира в молоке за лактацию |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
|---------|--------------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
|         | I                                    | II   | III  | IV   | V    | VI   | VII  | VIII | IX   | X    |
| 13      | 4,20                                 | 4,10 | 4,15 | 4,20 | 4,21 | 4,23 | 4,24 | 4,30 | 4,40 | 4,40 |
| 14      | 4,00                                 | 4,00 | 4,00 | 4,12 | 4,09 | 4,12 | 4,14 | 4,20 | 4,20 | 4,20 |
| 15      | 3,90                                 | 4,00 | 4,00 | 3,95 | 3,98 | 4,00 | 4,00 | 3,98 | 4,00 | 4,00 |
| 16      | 3,87                                 | 3,89 | 3,90 | 3,91 | 3,93 | 3,90 | 3,90 | 3,88 | 3,87 | 3,90 |
| 17      | 4,00                                 | 4,00 | 4,03 | 4,01 | 4,04 | 4,08 | 4,08 | 4,10 | 4,00 | 4,00 |
| 18      | 3,90                                 | 3,89 | 3,90 | 3,92 | 3,95 | 3,98 | 4,00 | 4,00 | 4,01 | 4,02 |
| 19      | 4,00                                 | 4,00 | 4,00 | 4,08 | 4,00 | 4,00 | 4,03 | 4,04 | 4,10 | 4,10 |
| 20      | 3,90                                 | 4,00 | 4,01 | 4,00 | 4,03 | 3,97 | 3,98 | 4,01 | 3,96 | 4,02 |
| 21      | 4,30                                 | 4,30 | 4,26 | 4,20 | 4,21 | 4,20 | 4,30 | 4,31 | 4,40 | 4,40 |
| 22      | 3,89                                 | 3,90 | 3,90 | 3,89 | 3,88 | 3,90 | 3,91 | 3,90 | 3,95 | 3,95 |
| 23      | 4,00                                 | 4,10 | 3,91 | 3,92 | 3,91 | 4,01 | 4,01 | 3,96 | 3,97 | 4,00 |

### Контрольные вопросы

1. Что такое популяция? Чем отличаются «идеальные» (панмиктические) популяции от популяций сельскохозяйственных животных?
2. Как вычисляют частоты фенотипов в популяции?
3. Как вычисляют частоты генотипов при фенотипическом проявлении гетерозиготности?
4. Как вычисляют частоты аллелей?
5. В чем заключается закон Гарди — Вайнберга? К каким популяциям он применим? Какие признаки особей в популяциях сельскохозяйственных животных удовлетворительно описываются формулой Гарди — Вайнберга?
6. Что выражает формула Бернштейна и в каких случаях она применяется?
7. Как вычисляют ожидаемые частоты генотипов с помощью формул Гарди — Вайнберга и Бернштейна?
8. Что отражается индексом генетического сходства популяций (формула Майала — Линдстрема)? Как вычисляют индекс сходства?
9. Как вычисляют коэффициент наследуемости?



# ПРИЛОЖЕНИЕ

Т а б л и ц а 1

Стандартные значения критерия  $t$  для малых выборок  
(по Стьюденту)

| Число<br>степеней<br>свободы $\nu$ | Вероятности ( $p$ ) |      |       |       |       |
|------------------------------------|---------------------|------|-------|-------|-------|
|                                    | 0,50                | 0,95 | 0,98  | 0,99  | 0,999 |
| 1                                  | 6,31                | 12,7 | 31,82 | 63,66 | —     |
| 2                                  | 2,92                | 4,30 | 6,97  | 9,93  | 31,60 |
| 3                                  | 2,35                | 3,18 | 4,54  | 5,84  | 12,94 |
| 4                                  | 2,13                | 2,78 | 3,75  | 4,60  | 8,61  |
| 5                                  | 2,02                | 2,57 | 3,37  | 4,03  | 6,86  |
| 6                                  | 1,94                | 2,45 | 3,14  | 3,71  | 5,96  |
| 7                                  | 1,90                | 2,37 | 3,00  | 3,50  | 5,41  |
| 8                                  | 1,86                | 2,31 | 2,90  | 3,36  | 5,04  |
| 9                                  | 1,83                | 2,26 | 2,82  | 3,25  | 4,78  |
| 10                                 | 1,81                | 2,23 | 2,76  | 3,17  | 4,59  |
| 11                                 | 1,80                | 2,20 | 2,72  | 3,11  | 4,44  |
| 12                                 | 1,78                | 2,18 | 2,68  | 3,06  | 4,32  |
| 13                                 | 1,77                | 2,16 | 2,65  | 3,01  | 4,22  |
| 14                                 | 1,76                | 2,15 | 2,62  | 2,98  | 4,14  |
| 15                                 | 1,75                | 2,13 | 2,60  | 2,95  | 4,07  |
| 16                                 | 1,75                | 2,12 | 2,58  | 2,92  | 4,02  |
| 17                                 | 1,74                | 2,11 | 2,57  | 2,90  | 3,97  |
| 18                                 | 1,73                | 2,10 | 2,55  | 2,88  | 3,92  |
| 19                                 | 1,73                | 2,09 | 2,54  | 2,86  | 3,88  |
| 20                                 | 1,73                | 2,09 | 2,53  | 2,85  | 3,85  |
| 21                                 | 1,72                | 2,08 | 2,52  | 2,83  | 3,82  |
| 22                                 | 1,72                | 2,07 | 2,51  | 2,82  | 3,79  |
| 23                                 | 1,71                | 2,07 | 2,50  | 2,81  | 3,77  |
| 24                                 | 1,71                | 2,06 | 2,49  | 2,80  | 3,75  |
| 25                                 | 1,71                | 2,06 | 2,49  | 2,79  | 3,73  |
| 26                                 | 1,71                | 2,06 | 2,48  | 2,78  | 3,71  |
| 27                                 | 1,70                | 2,05 | 2,47  | 2,77  | 3,69  |
| 28                                 | 1,70                | 2,05 | 2,47  | 2,76  | 3,67  |
| 29                                 | 1,70                | 2,05 | 2,46  | 2,76  | 3,66  |
| 30                                 | 1,70                | 2,04 | 2,46  | 2,75  | 3,65  |
| $\infty$                           | 1,64                | 1,96 | 2,33  | 2,58  | 3,29  |

Т а б л и ц а 2

Стандартные значения критерия согласия хи-квадрат

| Вероятность ( $p$ )                                          |                            | 0,05 | 0,01  | 0,001 |
|--------------------------------------------------------------|----------------------------|------|-------|-------|
| Значения $\chi^2$<br>при 1—4<br>степенях<br>свободы<br>$\nu$ | 1 степень свободы; $\nu=1$ | 3,84 | 6,63  | 10,83 |
|                                                              | 2 степени свободы; $\nu=2$ | 5,99 | 9,21  | 13,82 |
|                                                              | 3 степени свободы; $\nu=3$ | 7,81 | 11,34 | 16,27 |
|                                                              | 4 степени свободы; $\nu=4$ | 9,49 | 13,28 | 18,47 |







Таблица 4

## Квадраты чисел

| n  | 0     | 1     | 2     | 3     | 4     | 5     | 6     | 7     | 8     | 9     |
|----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 0  | 0     | 1     | 4     | 9     | 16    | 25    | 36    | 49    | 64    | 81    |
| 1  | 100   | 121   | 144   | 169   | 196   | 225   | 256   | 289   | 324   | 361   |
| 2  | 400   | 441   | 484   | 529   | 576   | 625   | 676   | 729   | 784   | 841   |
| 3  | 900   | 961   | 1024  | 1089  | 1156  | 1225  | 1296  | 1369  | 1444  | 1521  |
| 4  | 1600  | 1681  | 1764  | 1849  | 1936  | 2025  | 2116  | 2209  | 2304  | 2401  |
| 5  | 2500  | 2601  | 2704  | 2809  | 2916  | 3025  | 3136  | 3249  | 3364  | 3481  |
| 6  | 3600  | 3721  | 3844  | 3969  | 4096  | 4225  | 4356  | 4489  | 4624  | 4761  |
| 7  | 4900  | 5041  | 5184  | 5329  | 5476  | 5625  | 5776  | 5929  | 6084  | 6241  |
| 8  | 6400  | 6561  | 6724  | 6889  | 7056  | 7225  | 7396  | 7569  | 7744  | 7921  |
| 9  | 8100  | 8281  | 8464  | 8649  | 8836  | 9025  | 9216  | 9409  | 9604  | 9801  |
| 10 | 10000 | 10201 | 10404 | 10609 | 10816 | 11025 | 11236 | 11449 | 11664 | 11881 |
| 11 | 12100 | 12321 | 12544 | 12769 | 12996 | 13225 | 13456 | 13689 | 13924 | 14161 |
| 12 | 14400 | 14641 | 14884 | 15129 | 15376 | 15625 | 15876 | 16129 | 16384 | 16641 |
| 13 | 16900 | 17161 | 17424 | 17689 | 17956 | 18225 | 18496 | 18769 | 19044 | 19321 |
| 14 | 19600 | 19881 | 20164 | 20449 | 20736 | 21025 | 21316 | 21609 | 21904 | 22201 |
| 15 | 22500 | 22801 | 23104 | 23409 | 23716 | 24025 | 24336 | 24649 | 24964 | 25281 |
| 16 | 25600 | 25921 | 26244 | 26569 | 26896 | 27225 | 27556 | 27889 | 28224 | 28561 |
| 17 | 28900 | 29241 | 29584 | 29929 | 30276 | 30625 | 30976 | 31329 | 31684 | 32041 |
| 18 | 32400 | 32761 | 33124 | 33489 | 33856 | 34225 | 34596 | 34969 | 35344 | 35721 |
| 19 | 36100 | 36481 | 36864 | 37249 | 37636 | 38025 | 38416 | 38809 | 39204 | 39601 |
| 20 | 40000 | 40401 | 40804 | 41209 | 41616 | 42025 | 42436 | 42849 | 43264 | 43681 |
| 21 | 44100 | 44521 | 44944 | 45369 | 45796 | 46225 | 46656 | 47089 | 47524 | 47961 |
| 22 | 48400 | 48841 | 49284 | 49729 | 50176 | 50625 | 51076 | 51529 | 51984 | 52441 |
| 23 | 52900 | 53361 | 53824 | 54289 | 54756 | 55225 | 55696 | 56169 | 56644 | 57121 |
| 24 | 57600 | 58081 | 58564 | 59049 | 59536 | 60025 | 60516 | 61009 | 61504 | 62001 |



| n  | 0       | 1       | 2       | 3       | 4       | 5       | 6       | 7       | 8       | 9       |
|----|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| 25 | 62 500  | 63 001  | 63 504  | 64 009  | 64 516  | 65 025  | 65 536  | 66 049  | 66 564  | 67 081  |
| 26 | 67 600  | 68 121  | 68 644  | 69 169  | 69 696  | 70 225  | 70 756  | 71 289  | 71 824  | 72 361  |
| 27 | 72 900  | 73 441  | 73 984  | 74 529  | 75 076  | 75 625  | 76 176  | 76 729  | 77 284  | 77 841  |
| 28 | 78 400  | 78 961  | 79 524  | 80 089  | 80 656  | 81 225  | 81 796  | 82 369  | 82 944  | 83 521  |
| 29 | 84 100  | 84 681  | 85 264  | 85 849  | 86 436  | 87 025  | 87 616  | 88 209  | 88 804  | 89 401  |
| 30 | 90 000  | 90 601  | 91 204  | 91 809  | 92 416  | 93 025  | 93 636  | 94 249  | 94 864  | 95 481  |
| 31 | 96 100  | 96 721  | 97 344  | 97 969  | 98 596  | 99 225  | 99 856  | 100 489 | 101 124 | 101 761 |
| 32 | 102 400 | 103 041 | 103 684 | 104 329 | 104 976 | 105 625 | 106 276 | 106 929 | 107 584 | 108 241 |
| 33 | 108 900 | 109 561 | 110 224 | 110 889 | 111 556 | 112 225 | 112 896 | 113 569 | 114 244 | 114 921 |
| 34 | 115 600 | 116 281 | 116 964 | 117 649 | 118 336 | 119 025 | 119 716 | 120 409 | 121 104 | 121 801 |
| 35 | 122 500 | 123 201 | 123 904 | 124 609 | 125 316 | 126 025 | 126 736 | 127 449 | 128 164 | 128 881 |
| 36 | 129 600 | 130 321 | 131 044 | 131 769 | 132 496 | 133 225 | 133 956 | 134 689 | 135 424 | 136 161 |
| 37 | 136 900 | 137 641 | 138 384 | 139 129 | 139 876 | 140 625 | 141 376 | 142 129 | 142 884 | 143 641 |
| 38 | 144 400 | 145 161 | 145 924 | 146 689 | 147 456 | 148 225 | 148 996 | 149 769 | 150 544 | 151 321 |
| 39 | 152 100 | 152 881 | 153 664 | 154 449 | 155 236 | 156 025 | 156 816 | 157 609 | 158 404 | 159 201 |
| 40 | 160 000 | 160 801 | 161 604 | 162 409 | 163 216 | 164 025 | 164 836 | 165 649 | 166 464 | 167 281 |
| 41 | 168 100 | 168 921 | 169 744 | 170 569 | 171 396 | 172 225 | 173 056 | 173 889 | 174 724 | 175 561 |
| 42 | 176 400 | 177 241 | 178 084 | 178 929 | 179 776 | 180 625 | 181 476 | 182 329 | 183 184 | 184 041 |
| 43 | 184 900 | 185 761 | 186 624 | 187 489 | 188 356 | 189 225 | 190 096 | 190 969 | 191 844 | 192 721 |
| 44 | 193 600 | 194 481 | 195 364 | 196 249 | 197 136 | 198 025 | 198 916 | 199 809 | 200 704 | 201 601 |
| 45 | 202 500 | 203 401 | 204 304 | 205 209 | 206 116 | 207 025 | 207 936 | 208 849 | 209 764 | 210 681 |
| 46 | 211 600 | 212 521 | 213 444 | 214 369 | 215 296 | 216 225 | 217 156 | 218 089 | 219 024 | 219 961 |
| 47 | 220 900 | 221 841 | 222 784 | 223 729 | 224 676 | 225 625 | 226 576 | 227 529 | 228 484 | 229 441 |
| 48 | 230 400 | 231 361 | 232 324 | 233 289 | 234 256 | 235 225 | 236 196 | 237 169 | 238 144 | 239 121 |
| 49 | 240 100 | 241 081 | 242 064 | 243 049 | 244 036 | 245 025 | 246 016 | 247 009 | 248 004 | 249 001 |
| 50 | 250 000 | 251 001 | 252 004 | 253 009 | 254 016 | 255 025 | 256 036 | 257 049 | 258 064 | 259 081 |



|    |         |         |         |         |         |         |         |         |         |         |
|----|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| 51 | 260 100 | 261 121 | 262 144 | 263 169 | 264 196 | 265 225 | 266 256 | 267 289 | 268 324 | 269 361 |
| 52 | 270 400 | 271 441 | 272 484 | 273 529 | 274 576 | 275 625 | 276 676 | 277 729 | 278 784 | 279 841 |
| 53 | 280 900 | 281 961 | 283 024 | 284 089 | 285 156 | 286 225 | 287 296 | 288 369 | 289 444 | 290 521 |
| 54 | 291 600 | 292 681 | 293 764 | 294 849 | 295 936 | 297 025 | 298 116 | 299 209 | 300 304 | 301 401 |
| 55 | 302 500 | 303 601 | 304 704 | 305 809 | 306 916 | 308 025 | 309 136 | 310 249 | 311 364 | 312 481 |
| 56 | 313 600 | 314 721 | 315 844 | 316 969 | 318 096 | 319 225 | 320 356 | 321 489 | 322 624 | 323 761 |
| 57 | 324 900 | 326 041 | 327 184 | 328 329 | 329 476 | 330 625 | 331 776 | 332 929 | 334 084 | 335 241 |
| 58 | 336 400 | 337 561 | 338 724 | 339 889 | 341 056 | 342 225 | 343 396 | 344 569 | 345 744 | 346 921 |
| 59 | 348 100 | 349 281 | 350 464 | 351 649 | 352 836 | 354 025 | 355 216 | 356 409 | 357 604 | 358 801 |
| 60 | 360 000 | 361 201 | 362 404 | 363 609 | 364 816 | 366 025 | 367 236 | 368 449 | 369 664 | 370 881 |
| 61 | 372 100 | 373 321 | 374 544 | 375 769 | 376 996 | 378 225 | 379 456 | 380 689 | 381 924 | 383 161 |
| 62 | 384 400 | 385 641 | 386 884 | 388 129 | 389 376 | 390 625 | 391 876 | 393 129 | 394 384 | 395 641 |
| 63 | 396 900 | 398 161 | 399 424 | 400 689 | 401 956 | 403 225 | 404 496 | 405 769 | 407 044 | 408 321 |
| 64 | 409 600 | 410 881 | 412 164 | 413 449 | 414 736 | 416 025 | 417 316 | 418 609 | 419 904 | 421 201 |
| 65 | 422 500 | 423 801 | 425 104 | 426 409 | 427 716 | 429 025 | 430 336 | 431 649 | 432 964 | 434 281 |
| 66 | 435 600 | 436 921 | 438 244 | 439 569 | 440 896 | 442 225 | 443 556 | 444 889 | 446 224 | 447 561 |
| 67 | 448 900 | 450 241 | 451 584 | 452 929 | 454 276 | 455 625 | 456 976 | 458 329 | 459 684 | 461 041 |
| 68 | 462 400 | 463 761 | 465 124 | 466 489 | 467 856 | 469 225 | 470 596 | 471 969 | 473 344 | 474 721 |
| 69 | 476 100 | 477 481 | 478 864 | 480 249 | 481 636 | 483 025 | 484 416 | 485 809 | 487 204 | 488 601 |
| 70 | 490 000 | 491 401 | 492 804 | 494 209 | 495 616 | 497 025 | 498 436 | 499 849 | 501 264 | 502 681 |
| 71 | 504 100 | 505 521 | 506 944 | 508 369 | 509 796 | 511 225 | 512 656 | 514 089 | 515 524 | 516 961 |
| 72 | 518 400 | 519 841 | 521 284 | 522 729 | 524 176 | 525 625 | 527 076 | 528 529 | 529 984 | 531 441 |
| 73 | 532 900 | 534 361 | 535 824 | 537 289 | 538 756 | 540 225 | 541 696 | 543 169 | 544 644 | 546 121 |
| 74 | 547 600 | 549 081 | 550 564 | 552 049 | 553 536 | 555 025 | 556 516 | 558 009 | 559 504 | 561 001 |
| 75 | 562 500 | 564 001 | 565 504 | 567 009 | 568 516 | 570 025 | 571 536 | 573 049 | 574 564 | 576 081 |
| 76 | 577 600 | 579 121 | 580 644 | 582 169 | 583 696 | 585 225 | 586 756 | 588 289 | 589 824 | 591 361 |
| 77 | 592 900 | 594 441 | 595 984 | 597 529 | 599 076 | 600 625 | 602 176 | 603 729 | 605 284 | 606 841 |
| 78 | 608 400 | 609 961 | 611 524 | 613 089 | 614 656 | 616 225 | 617 796 | 619 369 | 620 944 | 622 521 |
| 79 | 624 100 | 625 681 | 627 264 | 628 849 | 630 436 | 632 025 | 633 616 | 635 209 | 636 804 | 638 401 |
| 80 | 640 000 | 641 601 | 643 204 | 644 809 | 646 416 | 648 025 | 649 636 | 651 249 | 652 864 | 654 481 |
| 81 | 656 100 | 657 721 | 659 344 | 660 969 | 662 596 | 664 225 | 665 856 | 667 489 | 669 124 | 670 761 |
| 82 | 672 400 | 674 041 | 675 684 | 677 329 | 678 976 | 680 625 | 682 276 | 683 929 | 685 584 | 687 241 |



| n  | 0       | 1       | 2       | 3       | 4       | 5       | 6       | 7       | 8       | 9       |
|----|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| 83 | 688 900 | 690 561 | 692 224 | 693 889 | 695 556 | 697 225 | 698 896 | 700 569 | 702 244 | 703 921 |
| 84 | 705 600 | 707 281 | 708 964 | 710 649 | 712 336 | 714 025 | 715 716 | 717 409 | 719 104 | 720 801 |
| 85 | 722 500 | 724 201 | 725 904 | 727 609 | 729 316 | 731 025 | 732 736 | 734 449 | 736 164 | 737 881 |
| 86 | 739 600 | 741 321 | 743 044 | 744 769 | 746 496 | 748 225 | 749 956 | 751 689 | 753 424 | 755 161 |
| 87 | 756 900 | 758 641 | 760 384 | 762 129 | 763 876 | 765 625 | 767 376 | 769 129 | 770 884 | 772 641 |
| 88 | 774 400 | 776 161 | 777 924 | 779 689 | 781 456 | 783 225 | 784 996 | 786 769 | 788 544 | 790 321 |
| 89 | 792 100 | 793 881 | 795 664 | 797 449 | 799 236 | 801 025 | 802 816 | 804 609 | 806 404 | 808 201 |
| 90 | 810 000 | 811 801 | 813 604 | 815 409 | 817 216 | 819 025 | 820 836 | 822 649 | 824 464 | 826 281 |
| 91 | 828 100 | 829 921 | 831 744 | 833 569 | 835 396 | 837 225 | 839 056 | 840 889 | 842 724 | 844 561 |
| 92 | 846 400 | 848 241 | 850 084 | 851 929 | 853 776 | 855 625 | 857 476 | 859 329 | 861 184 | 863 041 |
| 93 | 864 900 | 866 761 | 868 624 | 870 489 | 872 356 | 874 225 | 876 096 | 877 969 | 879 844 | 881 721 |
| 94 | 883 600 | 885 481 | 887 364 | 889 249 | 891 136 | 893 025 | 894 916 | 896 809 | 898 704 | 900 601 |
| 95 | 902 500 | 904 401 | 906 304 | 908 209 | 910 116 | 912 025 | 913 936 | 915 849 | 917 764 | 919 681 |
| 96 | 921 600 | 923 521 | 925 444 | 927 369 | 929 296 | 931 225 | 933 156 | 935 089 | 937 024 | 938 961 |
| 97 | 940 900 | 942 841 | 944 784 | 946 729 | 948 676 | 950 625 | 952 576 | 954 529 | 956 484 | 958 441 |
| 98 | 960 400 | 962 361 | 964 324 | 966 289 | 968 256 | 970 225 | 972 196 | 974 169 | 976 144 | 978 121 |
| 99 | 980 100 | 982 081 | 984 064 | 986 049 | 988 036 | 990 025 | 992 016 | 994 009 | 996 004 | 998 001 |



Таблица 5

## Квадратные корни чисел

| n  | 0      | 1      | 2      | 3      | 4      | 5      | 6      | 7      | 8      | 9      |
|----|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| 0  | 0      | 1,000  | 1,414  | 1,732  | 2,000  | 2,236  | 2,450  | 2,646  | 2,828  | 3,000  |
| 1  | 3,162  | 3,317  | 3,464  | 3,606  | 3,742  | 3,873  | 4,000  | 4,123  | 4,243  | 4,359  |
| 2  | 4,472  | 4,583  | 4,690  | 4,796  | 4,899  | 5,000  | 5,099  | 5,196  | 5,292  | 5,385  |
| 3  | 5,477  | 5,568  | 5,657  | 5,745  | 5,831  | 5,916  | 6,000  | 6,083  | 6,164  | 6,245  |
| 4  | 6,325  | 6,403  | 6,481  | 6,557  | 6,633  | 6,708  | 6,782  | 6,856  | 6,928  | 7,000  |
| 5  | 7,071  | 7,141  | 7,211  | 7,280  | 7,348  | 7,416  | 7,483  | 7,550  | 7,616  | 7,681  |
| 6  | 7,746  | 7,810  | 7,874  | 7,937  | 8,000  | 8,062  | 8,124  | 8,185  | 8,246  | 8,307  |
| 7  | 8,367  | 8,426  | 8,485  | 8,544  | 8,602  | 8,660  | 8,718  | 8,775  | 8,832  | 8,888  |
| 8  | 8,944  | 9,000  | 9,055  | 9,110  | 9,165  | 9,220  | 9,274  | 9,327  | 9,381  | 9,434  |
| 9  | 9,487  | 9,539  | 9,592  | 9,644  | 9,695  | 9,747  | 9,798  | 9,849  | 9,900  | 9,950  |
| 10 | 10,000 | 10,050 | 10,100 | 10,149 | 10,198 | 10,247 | 10,296 | 10,344 | 10,392 | 10,440 |
| 11 | 10,488 | 10,536 | 10,583 | 10,630 | 10,677 | 10,724 | 10,770 | 10,817 | 10,863 | 10,909 |
| 12 | 10,954 | 11,000 | 11,045 | 11,091 | 11,136 | 11,180 | 11,225 | 11,269 | 11,314 | 11,358 |
| 13 | 11,402 | 11,446 | 11,489 | 11,533 | 11,576 | 11,619 | 11,662 | 11,705 | 11,747 | 11,790 |
| 14 | 11,832 | 11,874 | 11,916 | 11,958 | 12,000 | 12,042 | 12,083 | 12,124 | 12,166 | 12,207 |
| 15 | 12,247 | 12,288 | 12,329 | 12,369 | 12,410 | 12,450 | 12,490 | 12,530 | 12,570 | 12,610 |
| 16 | 12,649 | 12,689 | 12,728 | 12,767 | 12,806 | 12,845 | 12,884 | 12,923 | 12,961 | 13,000 |
| 17 | 13,038 | 13,077 | 13,115 | 13,153 | 13,191 | 13,229 | 13,266 | 13,304 | 13,342 | 13,379 |
| 18 | 13,416 | 13,454 | 13,491 | 13,528 | 13,565 | 13,601 | 13,638 | 13,675 | 13,711 | 13,748 |
| 19 | 13,784 | 13,820 | 13,856 | 13,892 | 13,928 | 13,964 | 14,000 | 14,036 | 14,071 | 14,107 |
| 20 | 14,142 | 14,177 | 14,213 | 14,248 | 14,283 | 14,318 | 14,353 | 14,388 | 14,422 | 14,457 |
| 21 | 14,491 | 14,526 | 14,560 | 14,595 | 14,629 | 14,663 | 14,697 | 14,731 | 14,765 | 14,799 |
| 22 | 14,832 | 14,866 | 14,900 | 14,933 | 14,967 | 15,000 | 15,033 | 15,067 | 15,100 | 15,133 |
| 23 | 15,166 | 15,199 | 15,232 | 15,264 | 15,297 | 15,330 | 15,362 | 15,395 | 15,427 | 15,460 |
| 24 | 15,492 | 15,524 | 15,556 | 15,589 | 15,621 | 15,653 | 15,684 | 15,716 | 15,748 | 15,780 |



| n  | 0      | 1      | 2      | 3      | 4      | 5      | 6      | 7      | 8      | 9      |
|----|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| 25 | 15,811 | 15,843 | 15,875 | 15,906 | 15,937 | 15,969 | 16,000 | 16,031 | 16,062 | 16,094 |
| 26 | 16,125 | 16,155 | 16,186 | 16,217 | 16,248 | 16,279 | 16,310 | 16,340 | 16,371 | 16,401 |
| 27 | 16,432 | 16,462 | 16,492 | 16,523 | 16,553 | 16,583 | 16,613 | 16,643 | 16,673 | 16,703 |
| 28 | 16,733 | 16,763 | 16,793 | 16,823 | 16,852 | 16,882 | 16,912 | 16,941 | 16,971 | 17,000 |
| 29 | 17,030 | 17,059 | 17,088 | 17,117 | 17,146 | 17,176 | 17,205 | 17,234 | 17,263 | 17,292 |
| 30 | 17,321 | 17,349 | 17,378 | 17,407 | 17,436 | 17,464 | 17,493 | 17,521 | 17,550 | 17,578 |
| 31 | 17,607 | 17,635 | 17,664 | 17,692 | 17,720 | 17,748 | 17,776 | 17,805 | 17,833 | 17,861 |
| 32 | 17,888 | 17,917 | 17,944 | 17,972 | 18,000 | 18,028 | 18,056 | 18,083 | 18,111 | 18,138 |
| 33 | 18,166 | 18,193 | 18,221 | 18,248 | 18,276 | 18,303 | 18,330 | 18,358 | 18,385 | 18,412 |
| 34 | 18,439 | 18,466 | 18,493 | 18,520 | 18,547 | 18,574 | 18,601 | 18,628 | 18,655 | 18,682 |
| 35 | 18,708 | 18,735 | 18,762 | 18,788 | 18,815 | 18,841 | 18,868 | 18,894 | 18,921 | 18,947 |
| 36 | 18,974 | 19,000 | 19,026 | 19,053 | 19,079 | 19,105 | 19,131 | 19,157 | 19,183 | 19,209 |
| 37 | 19,235 | 19,261 | 19,287 | 19,313 | 19,339 | 19,365 | 19,391 | 19,417 | 19,442 | 19,468 |
| 38 | 19,494 | 19,519 | 19,545 | 19,570 | 19,596 | 19,621 | 19,647 | 19,672 | 19,698 | 19,723 |
| 39 | 19,748 | 19,774 | 19,799 | 19,824 | 19,849 | 19,875 | 19,900 | 19,925 | 19,950 | 19,975 |
| 40 | 20,000 | 20,025 | 20,050 | 20,075 | 20,100 | 20,125 | 20,149 | 20,174 | 20,199 | 20,224 |
| 41 | 20,249 | 20,273 | 20,298 | 20,322 | 20,347 | 20,372 | 20,396 | 20,421 | 20,445 | 20,470 |
| 42 | 20,494 | 20,518 | 20,543 | 20,567 | 20,591 | 20,616 | 20,640 | 20,664 | 20,688 | 20,712 |
| 43 | 20,736 | 20,761 | 20,785 | 20,809 | 20,833 | 20,857 | 20,881 | 20,905 | 20,928 | 20,952 |
| 44 | 20,976 | 21,000 | 21,024 | 21,048 | 21,071 | 21,095 | 21,119 | 21,142 | 21,166 | 21,190 |
| 45 | 21,213 | 21,237 | 21,260 | 21,284 | 21,307 | 21,331 | 21,354 | 21,378 | 21,401 | 21,424 |
| 46 | 21,448 | 21,471 | 21,494 | 21,517 | 21,541 | 21,564 | 21,587 | 21,610 | 21,633 | 21,656 |
| 47 | 21,680 | 21,703 | 21,726 | 21,749 | 21,772 | 21,795 | 21,817 | 21,840 | 21,863 | 21,886 |
| 48 | 21,909 | 21,932 | 21,955 | 21,977 | 22,000 | 22,023 | 22,045 | 22,068 | 22,091 | 22,113 |
| 49 | 22,136 | 22,159 | 22,181 | 22,204 | 22,226 | 22,249 | 22,271 | 22,294 | 22,316 | 22,338 |
| 50 | 22,361 | 22,383 | 22,405 | 22,428 | 22,450 | 22,472 | 22,494 | 22,517 | 22,539 | 22,561 |



|    |        |        |        |        |        |        |        |        |        |        |
|----|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| 51 | 22,583 | 22,605 | 22,627 | 22,650 | 22,672 | 22,694 | 22,716 | 22,738 | 22,760 | 22,782 |
| 52 | 22,804 | 22,825 | 22,847 | 22,869 | 22,891 | 22,913 | 22,935 | 22,957 | 22,978 | 23,000 |
| 53 | 23,022 | 23,043 | 23,065 | 23,087 | 23,108 | 23,130 | 23,152 | 23,173 | 23,195 | 23,216 |
| 54 | 23,238 | 23,259 | 23,281 | 23,302 | 23,324 | 23,345 | 23,367 | 23,388 | 23,409 | 23,431 |
| 55 | 23,452 | 23,473 | 23,495 | 23,516 | 23,537 | 23,558 | 23,580 | 23,601 | 23,622 | 23,643 |
| 56 | 23,664 | 23,685 | 23,707 | 23,728 | 23,749 | 23,770 | 23,791 | 23,812 | 23,833 | 23,854 |
| 57 | 23,875 | 23,896 | 23,917 | 23,937 | 23,958 | 23,979 | 24,000 | 24,021 | 24,042 | 24,062 |
| 58 | 24,083 | 24,104 | 24,125 | 24,145 | 24,166 | 24,187 | 24,207 | 24,228 | 24,249 | 24,269 |
| 59 | 24,290 | 24,311 | 24,331 | 24,352 | 24,372 | 24,393 | 24,413 | 24,434 | 24,454 | 24,475 |
| 60 | 24,495 | 24,515 | 24,536 | 24,556 | 24,576 | 24,597 | 24,617 | 24,637 | 24,658 | 24,678 |
| 61 | 24,698 | 24,718 | 24,739 | 24,759 | 24,779 | 24,799 | 24,819 | 24,840 | 24,860 | 24,880 |
| 62 | 24,900 | 24,920 | 24,940 | 24,960 | 24,980 | 25,000 | 25,020 | 25,040 | 25,060 | 25,080 |
| 63 | 25,100 | 25,120 | 25,140 | 25,160 | 25,179 | 25,199 | 25,219 | 25,329 | 25,259 | 25,278 |
| 64 | 25,298 | 25,318 | 25,338 | 25,357 | 25,377 | 25,397 | 25,417 | 25,436 | 25,456 | 25,476 |
| 65 | 25,495 | 25,515 | 25,534 | 25,554 | 25,573 | 25,593 | 25,613 | 25,632 | 25,652 | 25,671 |
| 66 | 25,691 | 25,710 | 25,729 | 25,749 | 25,768 | 25,788 | 25,807 | 25,826 | 25,846 | 25,865 |
| 67 | 25,884 | 25,904 | 25,923 | 25,942 | 25,962 | 25,981 | 26,000 | 26,019 | 26,038 | 26,058 |
| 68 | 26,077 | 26,096 | 26,115 | 26,134 | 26,153 | 26,173 | 26,192 | 26,211 | 26,230 | 26,249 |
| 69 | 26,268 | 26,287 | 26,306 | 26,325 | 26,344 | 26,363 | 26,382 | 26,401 | 26,420 | 26,439 |
| 70 | 26,458 | 26,476 | 26,495 | 26,514 | 26,533 | 26,552 | 26,571 | 26,590 | 26,608 | 26,627 |
| 71 | 26,646 | 26,665 | 26,683 | 26,702 | 26,721 | 26,740 | 26,758 | 26,777 | 26,796 | 26,814 |
| 72 | 26,833 | 26,851 | 26,870 | 26,889 | 26,907 | 26,926 | 26,944 | 26,963 | 26,982 | 27,000 |
| 73 | 27,019 | 27,037 | 27,056 | 27,074 | 27,092 | 27,111 | 27,129 | 27,148 | 27,166 | 27,185 |
| 74 | 27,203 | 27,221 | 27,240 | 27,258 | 27,276 | 27,295 | 27,313 | 27,331 | 27,350 | 27,368 |
| 75 | 27,386 | 27,404 | 27,423 | 27,441 | 27,459 | 27,477 | 27,496 | 27,514 | 27,532 | 27,550 |
| 76 | 27,568 | 27,586 | 27,604 | 27,623 | 27,641 | 27,659 | 27,677 | 27,695 | 27,713 | 27,731 |
| 77 | 27,749 | 27,767 | 27,785 | 27,803 | 27,821 | 27,839 | 27,857 | 27,875 | 27,893 | 27,911 |
| 78 | 27,929 | 27,946 | 27,964 | 27,982 | 28,000 | 28,018 | 28,036 | 28,054 | 28,071 | 28,089 |
| 79 | 28,107 | 28,125 | 28,143 | 28,160 | 28,178 | 28,196 | 28,214 | 28,231 | 28,249 | 28,267 |
| 80 | 28,284 | 28,302 | 28,320 | 28,337 | 28,355 | 28,373 | 28,390 | 28,408 | 28,425 | 28,443 |
| 81 | 28,461 | 28,478 | 28,496 | 28,513 | 28,531 | 28,548 | 28,566 | 28,583 | 28,601 | 28,618 |
| 82 | 28,636 | 28,653 | 28,671 | 28,688 | 28,705 | 28,723 | 28,740 | 28,758 | 28,775 | 28,792 |



| n  | 0      | I      | 2      | 3      | 4      | 5      | 6      | 7      | 8      | 9      |
|----|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| 83 | 28,810 | 28,827 | 28,844 | 28,862 | 28,879 | 28,896 | 28,914 | 28,931 | 28,948 | 28,966 |
| 84 | 28,983 | 29,000 | 29,017 | 29,035 | 29,052 | 29,069 | 29,086 | 29,103 | 29,120 | 29,138 |
| 85 | 29,155 | 29,172 | 29,189 | 29,206 | 29,223 | 29,240 | 29,258 | 29,275 | 29,292 | 29,309 |
| 86 | 29,326 | 29,343 | 29,360 | 29,377 | 29,394 | 29,411 | 29,428 | 29,445 | 29,462 | 29,479 |
| 87 | 29,496 | 29,513 | 29,530 | 29,547 | 29,564 | 29,580 | 29,597 | 29,614 | 29,631 | 29,648 |
| 88 | 29,665 | 29,682 | 29,699 | 29,715 | 29,732 | 29,749 | 29,766 | 29,783 | 29,799 | 29,816 |
| 89 | 29,833 | 29,850 | 29,866 | 29,883 | 29,900 | 29,917 | 29,933 | 29,950 | 29,967 | 29,983 |
| 90 | 30,000 | 30,017 | 30,033 | 30,050 | 30,067 | 30,083 | 30,100 | 30,116 | 30,133 | 30,150 |
| 91 | 30,166 | 30,183 | 30,199 | 30,216 | 30,232 | 30,249 | 30,266 | 30,282 | 30,299 | 30,315 |
| 92 | 30,332 | 30,348 | 30,365 | 30,381 | 30,397 | 30,414 | 30,430 | 30,447 | 30,463 | 30,480 |
| 93 | 30,496 | 30,512 | 30,529 | 30,545 | 30,561 | 30,578 | 30,594 | 30,611 | 30,627 | 30,643 |
| 94 | 30,659 | 30,676 | 30,692 | 30,708 | 30,725 | 30,741 | 30,757 | 30,773 | 30,790 | 30,806 |
| 95 | 30,822 | 30,838 | 30,855 | 30,871 | 30,887 | 30,903 | 30,919 | 30,935 | 30,952 | 30,968 |
| 96 | 30,984 | 31,000 | 31,016 | 31,032 | 31,048 | 31,064 | 31,081 | 31,097 | 31,113 | 31,129 |
| 97 | 31,145 | 31,161 | 31,177 | 31,193 | 31,209 | 31,225 | 31,241 | 31,257 | 31,273 | 31,289 |
| 98 | 31,305 | 31,321 | 31,337 | 31,353 | 31,369 | 31,385 | 31,401 | 31,417 | 31,433 | 31,448 |
| 99 | 31,464 | 31,480 | 31,496 | 31,512 | 31,528 | 31,544 | 31,560 | 31,575 | 31,591 | 31,607 |



# Содержание

|                                                                                                 |           |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| Предисловие . . . . .                                                                           | 3         |
| <b>Раздел I. БИОМЕТРИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ В ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ . . . . .</b>                   | <b>4</b>  |
| Основные понятия и символика . . . . .                                                          | 4         |
| <i>Тема 1. Составление вариационных рядов и их графическое изображение . . . . .</i>            | <i>7</i>  |
| <i>Тема 2. Вычисление средней арифметической . . . . .</i>                                      | <i>14</i> |
| Вычисление средней арифметической прямым способом (в малых выборках) . . . . .                  | 14        |
| Вычисление средней арифметической в больших выборках . . . . .                                  | 15        |
| Вычисление средней взвешенной . . . . .                                                         | 18        |
| <i>Тема 3. Показатели разнообразия признака в совокупностях . . . . .</i>                       | <i>20</i> |
| Вычисление среднего квадратического отклонения в малых выборках . . . . .                       | 20        |
| Вычисление среднего квадратического отклонения в больших выборках . . . . .                     | 22        |
| Определение показателя разнообразия для альтернативных признаков . . . . .                      | 24        |
| Вычисление коэффициента вариации . . . . .                                                      | 26        |
| Вычисление нормированного отклонения . . . . .                                                  | 27        |
| <i>Тема 4. Измерение связи между признаками . . . . .</i>                                       | <i>30</i> |
| Вычисление коэффициента фенотипической корреляции в малых выборках . . . . .                    | 31        |
| Вычисление коэффициента фенотипической корреляции в больших выборках . . . . .                  | 34        |
| Вычисление коэффициента прямолинейной регрессии . . . . .                                       | 41        |
| Вычисление коэффициента генетической корреляции . . . . .                                       | 42        |
| <i>Тема 5. Ошибки репрезентативности. Оценка достоверности выборочных показателей . . . . .</i> | <i>44</i> |
| Вычисление доверительных границ для средней арифметической генеральной совокупности . . . . .   | 46        |
| Вычисление достоверности разности между двумя средними арифметическими . . . . .                | 49        |
| Вычисление критерия соответствия . . . . .                                                      | 53        |
| <i>Тема 6. Дисперсионный анализ . . . . .</i>                                                   | <i>60</i> |
| <b>Раздел II. ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ . . . . .</b>              | <b>73</b> |
| Цитологические основы наследственности . . . . .                                                | 73        |
| <i>Тема 1. Строение хромосом и хромосомные наборы . . . . .</i>                                 | <i>73</i> |
| Хромосомный набор соматических клеток дрозофилы . . . . .                                       | 73        |
| Хромосомный набор свиньи . . . . .                                                              | 75        |



|                                                                                                                       |            |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| Хромосомный набор крупного рогатого скота . . . . .                                                                   | 78         |
| Хромосомный набор кур . . . . .                                                                                       | 80         |
| Изучение строения хромосом на препаратах гигантских хромосом . . . . .                                                | 81         |
| Изучение полового хроматина в ядрах клеток эпителия ротовой полости . . . . .                                         | 83         |
| <b>Тема 2. Митоз и мейоз . . . . .</b>                                                                                | <b>84</b>  |
| Митоз в клетках корешков растений . . . . .                                                                           | 84         |
| Митоз в клетках эпителия роговицы свиньи . . . . .                                                                    | 86         |
| Митоз в клетках селезенки телят . . . . .                                                                             | 87         |
| Изучение фаз и стадий мейоза по схемам . . . . .                                                                      | 87         |
| Изучение стадии профазы мейоза на препаратах яичников кролика . . . . .                                               | 90         |
| Биохимические основы наследственности . . . . .                                                                       | 91         |
| <b>Тема 3. Строение и биосинтез молекул ДНК и РНК . . . . .</b>                                                       | <b>92</b>  |
| Графическое моделирование строения нуклеиновых кислот. Комплементарность азотистых оснований в молекуле ДНК . . . . . | 92         |
| Графическое моделирование авторепродукции ДНК . . . . .                                                               | 95         |
| Графическое моделирование матричного синтеза информационной РНК (И-РНК) . . . . .                                     | 97         |
| <b>Тема 4. Генный контроль биосинтеза белка . . . . .</b>                                                             | <b>100</b> |
| Моделирование первичной структуры белков . . . . .                                                                    | 100        |
| Графическое моделирование роли И-РНК как матрицы для синтеза белка . . . . .                                          | 101        |
| Генный контроль биосинтеза белков. Графическое моделирование . . . . .                                                | 104        |
| Моделирование изменения генетической информации при мутации гена . . . . .                                            | 105        |
| <b>Раздел III. ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ ПРИ ПОЛОВОМ РАЗМНОЖЕНИИ . . . . .</b>                            | <b>109</b> |
| Генетическая символика . . . . .                                                                                      | 109        |
| <b>Тема 1. Моногибридное скрещивание . . . . .</b>                                                                    | <b>110</b> |
| Образование гамет при моногибридном скрещивании . . . . .                                                             | 110        |
| Наследование признаков при полном доминировании . . . . .                                                             | 111        |
| Наследование признаков при разных формах взаимодействия аллельных генов . . . . .                                     | 116        |
| Множественные аллели . . . . .                                                                                        | 120        |
| Плейотропное действие гена . . . . .                                                                                  | 122        |
| Анализирующее скрещивание. Определение генотипа родителей по фенотипу потомства . . . . .                             | 124        |
| <b>Тема 2. Дигибридное и полигибридное скрещивание . . . . .</b>                                                      | <b>128</b> |
| Образование гамет при дигибридном и полигибридном скрещивании . . . . .                                               | 128        |
| Дигибридное скрещивание . . . . .                                                                                     | 130        |
| Полигибридное скрещивание . . . . .                                                                                   | 135        |
| <b>Тема 3. Взаимодействие неаллельных генов . . . . .</b>                                                             | <b>137</b> |



|                                                                                                                                   |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>Раздел IV. НАСЛЕДОВАНИЕ ПОЛА И ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ</b>                                                         | 145 |
| <b>Тема 1. Пол как наследственный признак. Наследование признаков, сцепленных с полом</b>                                         | 145 |
| Символика                                                                                                                         | 145 |
| Образование гамет при наследовании признаков, сцепленных с полом                                                                  | 146 |
| Наследование признаков, сцепленных с полом                                                                                        | 149 |
| <b>Тема 2. Сцепление генов</b>                                                                                                    | 153 |
| Символика                                                                                                                         | 153 |
| Образование гамет при сцеплении генов                                                                                             | 154 |
| Определение отношения числа некроссоверных гамет к числу кроссоверных по данным о локализации генов в хромосоме                   | 157 |
| Определение расстояния между генами в хромосоме по результатам анализирующего скрещивания. Составление генетических карт хромосом | 160 |
| <b>Тема 3. Дрозофила как объект для экспериментального изучения закономерностей генетики</b>                                      | 166 |
| Ознакомление с мутациями у дрозофилы                                                                                              | 168 |
| Постановка опыта по моногибридному скрещиванию                                                                                    | 169 |
| Постановка опыта по сцепленному с полом наследованию признаков                                                                    | 171 |
| Постановка опыта скрещивания при сцеплении аутосомных генов                                                                       | 171 |
| <b>Раздел V. ИММУНОГЕНЕТИКА</b>                                                                                                   | 172 |
| <b>Тема 1. Наследование групп крови у животных</b>                                                                                | 173 |
| <b>Тема 2. Ознакомление с методиками определения групп крови и полиморфизма белков</b>                                            | 181 |
| Приготовление суспензии эритроцитов для определения групп крови                                                                   | 181 |
| Определение групп крови методом прямой агглютинации                                                                               | 183 |
| Определение групп крови методом непрямой агглютинации, по Кумбсу (проба Кумбса)                                                   | 184 |
| Определение групп крови с помощью реакции гемолиза                                                                                | 185 |
| Ознакомление с электрофорезом как методом изучения полиморфизма белков                                                            | 185 |
| <b>Раздел VI. УЧЕНИЕ О ПОПУЛЯЦИЯХ. ПОПУЛЯЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА</b>                                                                     | 192 |
| <b>Тема 1. Вычисление наблюдаемых в популяции частот фенотипов, генотипов и аллелей</b>                                           | 192 |
| Вычисление частот фенотипов                                                                                                       | 192 |
| Вычисление частот генотипов при фенотипическом проявлении гетерозиготности                                                        | 194 |
| Вычисление частот аллелей по данным о частотах генотипов                                                                          | 196 |
|                                                                                                                                   | 223 |



|                                                                                                |     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Тема 2. Закон Гарди — Вайнберга, формулы Бернштейна и Майала — Линдстрема . . . . .            | 198 |
| Закон Гарди — Вайнберга. Равновесие генотипов в популяциях . . . . .                           | 198 |
| Вычисление ожидаемых частот генотипов при трехаллельной системе (формула Бернштейна) . . . . . | 202 |
| Сравнение сходства генетической структуры популяций . . . . .                                  | 202 |
| Тема 3. Вычисление коэффициентов наследуемости и повторяемости признаков . . . . .             | 206 |
| Приложение . . . . .                                                                           | 211 |

Платон Борисович Гофман-Кадошников,  
Серафима Халимовна Ларцева

# РУКОВОДСТВО К ПРАКТИЧЕСКИМ ЗАНЯТИЯМ ПО ГЕНЕТИКЕ

Редактор А. И. Заварский  
Художественный редактор Л. М. Воронцова  
Технические редакторы А. Л. Янчова, Н. В. Суржева  
Корректор В. М. Русинова

Сдано в набор 22/VII 1974 г. Подписано к печати 5/XI 1974 г.  
Формат 84×108<sup>1</sup>/<sub>32</sub>. Бумага тип. № 2. Усл. печ. л. 11,76. Уч.-изд. л. 12,28.  
Изд. № 116. Тираж 16 000 экз. Заказ № 2429. Цена 57 коп.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Колос», 103716, ГСП  
Москва, К-31, ул. Дзержинского, д. 1/19.

Тип. изд-ва «Коммунар», г. Тула, ул. Ф. Энгельса, 150.



ЗАМЕЧЕННЫЕ ОПЕЧАТКИ

| Страница          | Строка                           | Напечатано                                                                                                                                      | Следует читать                                                                                                                                                             |
|-------------------|----------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 68                | 11-я снизу                       | $\sigma_w^2 = \frac{S_w}{v_w} MS_w = 52,9.$                                                                                                     | $\sigma_w^2 = \frac{S_w}{v_w} MS_w = 52,9.$                                                                                                                                |
| 68                | 5-я снизу                        | $MS_S = \frac{S_S}{v_S} = \frac{334}{5} = 66,8,$                                                                                                | $MS_S = \frac{S_S}{v_S} = \frac{334}{5} = 66,8,$                                                                                                                           |
| 68                | 11-я и 12-я снизу                | $\sigma_S^2 = \frac{MS_S - MS_w}{N_0},$                                                                                                         | $\sigma_S^2 = \frac{MS_S - MS_w}{N_0},$                                                                                                                                    |
| 69                | 3-я сверху                       | $N_0 = \frac{N - \frac{\sum n^2}{\sum n}}{v_S}.$                                                                                                | $N_0 = \frac{N - \frac{\sum n^2}{\sum n}}{v_S}.$                                                                                                                           |
| 69                | 6-я сверху                       | $\left. \begin{array}{l} \text{ГУЦ} \\ \text{ГУА} \\ \text{ГУГ} \end{array} \right\} \begin{array}{l} \text{валин} \\ \text{(вал)} \end{array}$ | $\left. \begin{array}{l} \text{ГУ} \\ \text{ГУУ} \\ \text{ГУЦ} \\ \text{ГУА} \\ \text{ГУГ} \end{array} \right\} \begin{array}{l} \text{валин} \\ \text{(вал)} \end{array}$ |
| 102<br>(табл. 22) | 1—2-я графы, четыре строки снизу | $Tf/Tf^D$ и $Tf_D/Tf_E.$                                                                                                                        | $Tf^A/Tf^D$ и $Tf^D/Tf^E.$                                                                                                                                                 |
| 122               | 20-я сверху                      |                                                                                                                                                 |                                                                                                                                                                            |



57 коп.

