

**ПРОФЕССИОНАЛЬНОЕ**

**ОБРАЗОВАНИЕ**

П. С. Катмаков, В. П. Гавриленко,  
А. В. Бушов, Е. И. Анисимова

Под общей редакцией  
П. С. Катмакова

# ГЕНЕТИКА

Учебник

П. С. Катмаков, В. П. Гавриленко,  
А. В. Бушов, Е. И. Анисимова

# ГЕНЕТИКА

УЧЕБНИК ДЛЯ ВУЗОВ

Под общей редакцией П. С. Катмакова

*Рекомендовано Учебно-методическим отделом высшего образования  
в качестве учебника для студентов высших учебных заведений,  
обучающихся по аграрным направлениям*

**Книга доступна на образовательной платформе «Юрайт» [urait.ru](http://urait.ru),  
а также в мобильном приложении «Юрайт.Библиотека»**

Москва • Юрайт • 2022

УДК 575(075.8)  
ББК 28.04я73  
К29

**Авторы:**

**Катмаков Петр Сергеевич** — профессор, доктор сельскохозяйственных наук, профессор Ульяновского государственного аграрного университета имени П. А. Столыпина;

**Гавриленко Владимир Петрович** — профессор, доктор сельскохозяйственных наук, профессор Ульяновского государственного аграрного университета имени П. А. Столыпина;

**Бушов Александр Владимирович** — профессор, доктор биологических наук, профессор Ульяновского государственного аграрного университета имени П. А. Столыпина;

**Анисимова Екатерина Ивановна** — доктор сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник ФГБУ «НИИСХ Юго-Востока».

**Катмаков, П. С.**

К29 Генетика : учебник для вузов / П. С. Катмаков, В. П. Гавриленко, А. В. Бушов, Е. И. Анисимова ; под общей редакцией П. С. Катмакова. — Москва : Издательство Юрайт, 2022. — 278 с. — (Высшее образование). — Текст : непосредственный.

ISBN 978-5-534-14484-0

Курс содержит материал для проведения практических занятий по генетике. В нем рассматриваются основные проблемы и разделы современной генетики в форме, способствующей овладению методами генетики на базе полной самостоятельной работы студентов. По всем разделам дан краткий теоретический обзор и предложены задания в большом числе их вариантов с использованием животных и растений разных видов. Широкий спектр биологических объектов и признаков, на примере которых составлены задания, их разнообразие, а также подробное изложение практических приемов и методов их решения дают возможность организовать самостоятельную работу каждого студента в группе.

Соответствует актуальным требованиям федерального государственного образовательного стандарта высшего образования.

Для подготовки бакалавров, обучающихся по направлениям «Технологии производства и переработки сельскохозяйственной продукции», «Зоотехния», «Водные биоресурсы и аквакультура».

УДК 575(075.8)  
ББК 28.04я73

*Все права защищены. Никакая часть данной книги не может быть воспроизведена в какой бы то ни было форме без письменного разрешения владельцев авторских прав.*

ISBN 978-5-534-14484-0

© Коллектив авторов, 2022  
© ООО «Издательство Юрайт», 2022

## Оглавление

Введение.....	7
<b>Тема 1. Цитологические основы наследственности .....</b>	<b>10</b>
1.1. Строение клетки и роль ее органоидов .....	10
<i>Контрольные вопросы</i> .....	18
1.2. Морфология хромосом и их идентификация .....	18
<i>Контрольные вопросы</i> .....	21
1.3. Митоз .....	22
<i>Контрольные вопросы</i> .....	24
1.4. Мейоз .....	25
<i>Контрольные вопросы</i> .....	28
1.5. Половое размножение.....	29
1.5.1. Гаметогенез .....	29
1.5.2. Оплодотворение .....	30
1.5.3. Нерегулярные типы полового размножения .....	31
<i>Контрольные вопросы</i> .....	31
<i>Задачи для самостоятельного решения</i> .....	32
<b>Тема 2. Закономерности наследования признаков</b> <b>при половом размножении.....</b>	<b>33</b>
2.1. Гибридологический метод изучения наследственности.....	34
2.2. Моногибридное скрещивание .....	36
2.3. Возвратное и анализирующее скрещивание.....	38
2.4. Правило чистоты гамет .....	39
2.5. Дигибридное и полигибридное скрещивание .....	39
2.6. Взаимодействие аллельных генов .....	43
2.6.1. Полное доминирование.....	43
2.6.2. Неполное доминирование .....	43
2.6.3. Промежуточное наследование .....	44
2.6.4. Кодоминирование.....	44
2.6.5. Сверхдоминирование .....	45
2.7. Взаимодействие неаллельных генов.....	46
2.7.1. Новообразование .....	46
2.7.2. Комплементарное взаимодействие генов .....	46
2.7.3. Криптомерия .....	49
2.7.4. Эпистатическое взаимодействие генов.....	50
2.7.5. Полимерия.....	51
2.7.6. Модифицирующее действие генов .....	54

2.8. Множественный аллелизм.....	56
2.9. Плейотропное действие генов.....	57
2.10. Летальное действие генов.....	59
2.11. Пенетрантность и экспрессивность.....	61
2.12. Генный баланс и генотипическая среда.....	62
2.13. Взаимодействие генотипа и среды.....	62
2.14. Решение и оформление генетических задач.....	64
2.14.1. Генетическая символика.....	64
2.14.2. Общие методические приемы решения задач.....	66
2.14.3. Оформление и решение задач по генетике.....	68
2.15. Решение типовых задач.....	71
2.15.1. Моногибридное скрещивание (наследование признаков при полном доминировании и разных формах взаимодействия аллельных генов).....	71
2.15.2. Определение генотипа родителей по фенотипу потомства.....	81
2.15.3. Дигибридное, полигибридное скрещивание и взаимодействие неаллельных генов.....	84
<i>Задания для самостоятельного решения.....</i>	99
Задания на моногибридное скрещивание.....	99
Задания на дигибридное и полигибридное скрещивание.....	103
Задания на взаимодействие неаллельных генов.....	108
<i>Контрольные вопросы.....</i>	113
<b>Тема 3. Хромосомная теория наследственности.....</b>	<b>115</b>
3.1. Сцепленное наследование.....	115
3.2. Неполное сцепление и кроссинговер.....	117
3.3. Генетические карты хромосом.....	120
3.4. Решение типовых задач.....	121
<i>Задания для самостоятельного решения.....</i>	128
<i>Контрольные вопросы.....</i>	131
<b>Тема 4. Генетика пола.....</b>	<b>132</b>
4.1. Механизм детерминации пола.....	134
4.2. Наследование признаков, сцепленных с полом.....	135
4.3. Проблема регулирования пола.....	140
4.4. Решение типовых задач.....	141
<i>Задания для самостоятельного решения.....</i>	145
<i>Контрольные вопросы.....</i>	148
<b>Тема 5. Молекулярные основы наследственности.....</b>	<b>149</b>
5.1. Строение дезоксирибонуклеиновой кислоты.....	149
5.2. Рибонуклеиновая кислота.....	151
5.3. Репликация ДНК.....	151
5.4. Биосинтез.....	152
5.5. Генетический код, его свойства.....	156
5.6. Регуляция генетического кода.....	157

5.7. Ген как единица наследственности .....	159
5.8. Моделирование синтеза ДНК, РНК, белка и генных мутаций .....	162
<i>Задания для самостоятельного решения</i> .....	168
<i>Контрольные вопросы</i> .....	171
<b>Тема 6. Наследуемость и повторяемость количественных признаков</b> .....	<b>173</b>
6.1. Коэффициент наследуемости, методы его вычисления .....	173
6.2. Использование коэффициента наследуемости для прогноза эффекта селекции .....	176
6.3. Коэффициент повторяемости, его использование для селекции животных .....	182
6.4. Решение типовых задач .....	184
<i>Задания для самостоятельного решения</i> .....	187
<i>Контрольные вопросы</i> .....	191
<b>Тема 7. Генетика популяций</b> .....	<b>193</b>
7.1. Закон Харди — Вайнберга .....	195
7.2. Генное равновесие и стабилизирующее скрещивание .....	198
7.3. Основные факторы, влияющие на генетическую структуру популяции .....	201
7.4. Определение наблюдаемых в популяции частот фенотипов, генотипов и аллелей .....	212
7.4.1. Определение частот фенотипов .....	212
7.4.2. Вычисление частот генотипов при фенотипическом проявлении гетерозиготности .....	213
7.4.3. Вычисление частот аллелей по данным о частотах генотипов .....	214
7.5. Равновесие генотипов в популяциях .....	216
7.6. Определение генетического сходства популяций .....	220
<i>Задания для самостоятельного решения</i> .....	222
<i>Контрольные вопросы</i> .....	226
<b>Тема 8. Инбридинг, инбредная депрессия, гетерозис</b> .....	<b>228</b>
8.1. Оценка степеней инбридинга по родословной .....	229
8.2. Вычисление коэффициента инбридинга .....	231
8.3. Вычисление коэффициента генетического сходства .....	235
8.4. Гетерозис .....	237
8.5. Решение типовых заданий .....	239
<i>Задания для самостоятельного решения</i> .....	242
<i>Контрольные вопросы</i> .....	246
<b>Тема 9. Иммуногенетический и биохимический полиморфизм белков</b> .....	<b>247</b>
9.1. Определение достоверности происхождения потомков .....	250
9.2. Выявление вероятных отцов потомков по генотипам групп крови .....	258

9.3. Уточнение отцовства потомков выбывших матерей .....	261
9.4. Реконструирование генотипа выбывшего отца на основе генотипов матерей и потомков.....	261
9.5. Использование групп крови при подборе животных.....	263
9.6. Использование иммуногенетических показателей при межпородном скрещивании скота.....	266
<i>Задачи для самостоятельного решения</i> .....	269
<i>Контрольные вопросы</i> .....	275
<b>Литература</b> .....	<b>276</b>
<b>Новые издания по дисциплине «Генетика» и смежным дисциплинам</b> .....	<b>278</b>

## Введение

*Генетика* — наука о наследственности и изменчивости организмов. Под термином *наследственность* понимают свойство родительских особей передавать свои признаки и особенности потомству. Этим термином определяют сходство родительских организмов и потомков, а также сходство родственных особей между собой. Преемственность между поколениями осуществляется путем полового или бесполого (вегетативного) размножения. При половом размножении возникновение нового поколения происходит в результате слияния материнской и отцовской половых клеток, несущих наследственную (генетическую) информацию. Специфический характер развития и формирования каждого органа, признака и свойства у конкретной особи детерминирована (определяется) соответствующей генетической информацией, закодированной (зашифрованной) в ее геноме. Элементарной единицей генетической информации является ген, контролирующий развитие одного или нескольких признаков и свойств. Функционирование каждого гена осуществляется в сложной единой системе всего генома особи, хотя наследование каждого признака носит строго индивидуальный, дискретный характер.

Изменчивость выражается в различных конкретных признаков или свойств у потомков по сравнению с родительскими или родственными особями одного поколения. Наследственность и изменчивость являются неотъемлемыми свойствами живой материи и ярким примером диалектического единства противоположностей. Каждый организм обладает одновременно свойством наследственности и изменчивости.

Изменчивость может быть наследственной и ненаследственной (модификационной). Последняя обуславливается нормой реакции генома на меняющиеся условия внешней среды, которые оказывают существенное влияние на органообразующие процессы, детерминируют реализацию потенциальной продуктивности животных.

Наследственная изменчивость обуславливается новыми комбинациями и рекомбинациями наследственных структур, изменениями числа хромосом в кариотипе данного организма, хромосомными абберациями или изменениями в структуре гена.

Как известно, в основе эволюции организмов, а также селекции лежат три взаимосвязанных фактора: наследственность, изменчи-

вость и отбор. Значение этих факторов для эволюции установил и научно обосновал еще Чарльз Дарвин (1859). В учении Ч. Дарвина были сформулированы лишь общие теоретические представления о факторах эволюции и селекции организмов, но во многих случаях не раскрыты их природа и механизмы действия. Это относится, в частности, и к явлению наследственности.

Генетика — теоретическая основа племенного дела. С ее помощью разрабатываются новые пути и методы селекции. Знание закономерностей наследственности и изменчивости способствует более быстрому созданию новых пород животных.

Генетика как наука одной из первых вошла в разряд точных биологических специальностей благодаря открытию дискретных единиц наследственности — генов и методу генетического, в первую очередь гибридологического анализа. В логике генетического анализа присутствует формализованный подход, позволяющий выдвигать рабочие гипотезы и проводить анализ эмпирических данных на основе изучения расщеплений по признакам в поколениях, взаимодействия аллелей и генов, а также позволяющий выявлять влияние мутагенных и модифицирующих факторов на характер проявления признаков. Генетика как стремительно развивающаяся наука включает довольно разнообразные разделы со сложной терминологией, генетической и математической номенклатурой, что представляет определенные трудности в ее изучении.

Данный курс предназначен для того, чтобы помочь студентам усвоить знания о материальных основах наследственности и изменчивости, способствовать развитию диалектического мышления, выработке самостоятельных навыков в проведении научного исследования и интерпретации генетических процессов, решению генетических задач различной степени трудности.

Решение задач развивает самостоятельное (творческое) абстрактное биологическое и генетическое мышление у студентов, способствует прочному усвоению и закреплению теоретического материала, полученного ими на лекциях, приобретению некоторых практических навыков, необходимых в селекционной работе; дает возможность преподавателям осуществлять эффективный контроль уровня усвоенных студентами знаний. В курсе дается минимум теоретического материала, необходимого для решения задач.

Трудность усвоения генетики состоит еще и в том, что помимо обширной и сложной терминологии ее понимание базируется на прочных знаниях цитологии и биохимии. Четкое знание строения и роли нуклеиновых кислот, строения хромосом, являющихся материальной основой наследственности, их поведения при митозе, мейозе и оплодотворении является к тому же необходимым для правильного понимания и осмысленного использования в практической работе закономерностей наследования признаков и свойств организмов.

Вместе с тем количество необходимых пособий, где были бы изложены методические приемы решения задач разных уровней сложности, является явно недостаточным. Имеющиеся пособия и сборники задач немногочисленны и, как правило, изданы небольшими тиражами. Поэтому они обычно являются недоступными не только для студентов, но и для преподавателей. Все вышеизложенное привело к необходимости разработки предлагаемого курса, который составлен на основе опыта многолетней работы авторов.

В курсе нашли освещение далеко не все вопросы, которые изучаются студентами на лабораторно-практических занятиях. Основное внимание в нем сконцентрировано на важнейших проблемах генетики, без знания которых сложно осваивать всю дисциплину.

Разработанные авторами темы и задачи по генетике содержат проблемные ситуации, они должны способствовать активизации творческой деятельности студентов, более глубокому освоению ими этой сложной дисциплины.

В результате изучения курса студенты должны:

**знать**

- цитологические и молекулярные основы наследственности;
- морфологию хромосом;
- типы полового размножения;
- закономерности наследования признаков при половом размножении;
- хромосомную теорию наследственности;
- механизм детерминации пола;
- основные факторы, влияющие на генетическую структуру популяции;

**уметь**

- решать и оформлять генетические задачи;
- определять частоты фенотипов, генотипов и аллелей;
- вычислять коэффициенты инбридинга и генетического сходства;

**владеть**

- методами изучения наследственности;
- методами выявления вероятных отцов потомков;
- методами вычисления коэффициента наследуемости.

# Тема 1

## ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

### 1.1. Строение клетки и роль ее органоидов

Основной единицей живого является клетка. Она имеет все свойства живого, т. е. способна размножаться. Клетка имеет сложную биохимическую и структурную организацию, способна к самоудвоению и непрерывной самоустановке на наиболее выгодный режим работы в зависимости от меняющихся условий внешней среды.

Наука о клетке называется *цитологией* (от греч. *cytos* — клетка и *logos* — наука). Цитология относится к числу биологических наук, она изучает структуру (строение) и функции (жизнедеятельность) клетки.

История возникновения и развития цитологии неразрывно связана с изобретением микроскопа и совершенствованием техники микроскопических исследований. Английский естествоиспытатель Роберт Гук, рассматривая под микроскопом пробку, обнаружил, что она состоит из отдельных замкнутых ячеек. Он назвал их клетками. Это открытие, имевшее для биологии очень важное значение, Р. Гук в 1665 г. опубликовал в своей книге «Микрография».

Важным событием в развитии науки о клетке была изданная в 1672 г. книга Марчелло Мальпиги «Анатомия растений», где приводилось подробное описание микроскопических структур растений. В своих исследованиях он также убедился, что растения состоят из клеток, но называл их «мешочками».

Простейшие организмы, наблюдаемые под микроскопом, с большой точностью описал другой выдающийся ученый XVII в. — Антони ван Левенгук. Он называл этих простейших «микроскопическими животными», однако не отмечал их одноклеточного строения. В 1838—1839 гг. немецкие ученые ботаник Матиас Шлейден и зоолог Теодор Шванн, изучая строение тканей растений и животных, независимо друг от друга пришли к выводу, что все живые организмы состоят из клеток. В 1855 г. Рудольф Вирхов сформулировал тезис, согласно которому любая клетка происходит только от предшествующей клетки путем деления. Так была обоснована клеточная теория строения живых организмов.

Карл Бэр открыл яйцеклетку млекопитающих и установил, что все многоклеточные организмы начинают свое развитие из одной клетки и этой клеткой является зигота. Открытие К. Бэра показало, что клетка не только единица строения, но и единица развития всех живых организмов. Фридрих Энгельс назвал клеточную теорию одним из «трех великих открытий XIX в.», наряду с законом сохранения и превращения энергии и эволюционной теорией Ч. Дарвина.

Современная клеточная теория включает следующие положения:

— клетка — основная единица строения и развития всех живых организмов, наименьшая единица живого. Именно она является биологической единицей, с помощью которой происходит извлечение из внешней среды, превращение и использование организмом энергии и веществ. Непосредственно в клетке сохраняется и используется биологическая информация;

— клетки всех одноклеточных и многоклеточных организмов сходны (гомологичны) по своему строению, химическому составу, обмену веществ и основным проявлениям жизнедеятельности;

— размножение клеток происходит путем их деления, и каждая новая клетка образуется в результате деления исходной (материнской) клетки. Независимо от индивидуальных структурно-функциональных особенностей все клетки одинаковым образом хранят биологическую информацию: реплицируют генетический материал для передачи его ряду поколений; используют информацию для осуществления своих функций на основе синтеза белка; хранят и переносят энергию; превращают энергию в работу; регулируют обмен веществ;

— в сложных многоклеточных организмах клетки специализированы по выполняемой ими функции и образуют ткани; из тканей состоят органы, которые тесно связаны между собой и подчинены нервным и гуморальным системам регуляции;

— следующее положение клеточной теории соотносит клетку с многоклеточными организмами, для которых характерен принцип целостности и системной организации. Для системы свойственно наличие новых качеств благодаря взаимному влиянию и взаимодействию единиц, составляющих эту систему.

Структурно-функциональными единицами многоклеточных существ являются клетки. Вместе с тем многоклеточный организм характеризуется рядом особых свойств, которые нельзя свести к свойствам и качествам отдельных клеток.

*Размеры клеток* варьируют в широких пределах — 1—100 мкм. В то же время размер одноклеточных эукариотов (амебы) достигает 1—2 мм, а одноклеточной водоросли *ацетабулярии* — более 1 см. Яйца птиц, представляющие изначально также одну клетку (желток без белка и скорлупы), имеют диаметр от сантиметров до дециметра и более. Например, диаметр куриного яйца достигает

6 см, яйца страуса — 20—30 см. Длина нервной клетки, находящейся в спинном мозге человека, вместе с отростком, оканчивающимся в пальце руки, составляет 120—150 см. Длина клеток покрытосеменных растений колеблется от 100 до 1000 мкм. Паренхимные клетки плодов и клубней растений могут достигать 1 мм и более. Наибольшие размеры имеют клетки лубяных волокон. У льна и конопли длина волокна составляет 20—40 мм, а у хлопчатника — до 65 мм. Чаще всего клетки микроскопически мелкие, диаметром 20—50 мкм, и увидеть их можно только под микроскопом. Например, только в коре больших полушарий мозга человека содержится 14—15 млрд клеток, общее число клеток у человека превышает 200 млрд.

Вместе с тем среди макроорганизмов есть формы с неклеточным строением. Так, сифоновые водоросли не имеют клеточных перегородок, но в их цитоплазме находится много ядер. Размеры такой «одноклеточной» водоросли колеблются от сантиметра до нескольких метров (морская капуста — *ламинария*). Мышечные волокна животных — *миофибриллы* — многоядерные структуры, они также не имеют клеточных перегородок.

Форма растительных и животных клеток также отличается большим разнообразием. Особенно это видно у специализированных клеток многоклеточных организмов:

— клетки покровных тканей обычно удлинённые, плоские и плотно прилегают друг к другу;

— нервные клетки имеют длинные отростки, окончания которых примыкают к клеткам различных тканей;

— клетки лейкоцитов имеют амебообразную форму и т. д.

Все специализированные клетки возникают из неспециализированных.

*Химический состав клетки.* Все клетки животных и растительных организмов, а также микроорганизмов, сходны по химическому составу, что свидетельствует о единстве органического мира. Из 109 элементов периодической системы Менделеева в клетках обнаружено значительное их большинство. Особенно велико содержание в клетке четырех элементов — кислорода, углерода, водорода и азота. В сумме они составляют почти 98 % всего содержимого клетки (кислорода — 65—75 %; углерода — 15—18 %; водорода — 8—10 %; азота — 1,5—3,0 %). Следующую группу составляют 8 элементов, содержание которых в клетке исчисляется десятками и сотнями долями процента. Это сера, фосфор, хлор, калий, магний, натрий, кальций, железо. В сумме они составляют 1,9 %. Вода — 80 %.

Иногда специализированные клетки могут выступать в роли органов (стрекательные клетки полипов, амебовидные лейкоциты в крови животных). В организме аскариды отходы пищеварения де-

понируются в четырех видимых глазом клетках. У цитрусовых доли съедобной части плодов состоят из малых долек, которые являются гигантскими клетками, где накоплены питательные вещества.

Таким образом, в ряде случаев очевиден объективный и одно- временно относительный характер категорий — клетка, орган или особь. Будучи в одном отношении клеткой, данное образование в другом случае может быть органом и особью.

Для всех таких образований можно выделить общую черту. Она заключается в том, что независимо от степени сложности органической формы, основу ее существования составляет взаимодействие нуклеиновой кислоты и белков. В этом, перлодно, отражена история возникновения жизни, когда впервые появилось устойчивое единство первоначальной нуклеиновой кислоты и белка.

В зависимости от уровня клеточной организации различают два типа организмов — прокариоты и эукариоты.

*Прокариоты* — примитивно организованные одноклеточные организмы — вирусы, бактерии, сине-зеленые водоросли. Прокариотическим клеткам свойственны малые размеры (0,5—3,0 мкм в диаметре). Покрыты они *цитоплазматической мембраной*. Это тонкая пограничная структура, расположенная на поверхности клеток и внутриклеточных структур, играет роль активного барьера между цитоплазмой и внешней средой. Снаружи от мембраны расположена клеточная стенка. У прокариотических клеток нет морфологически выраженного ядра. Вместо клеточного ядра в этих клетках имеется зона, заполненная ДНК в виде кольцевой хромосомы, несущей наследственную информацию, называемая *нуклеоидом*. Он не содержит ядрышка, ядерной оболочки, не формирует митотического аппарата при делении клетки. В цитоплазме прокариот нет митохондрий, пластид, аппарата Гольджи. Бактерии могут содержать ДНК в форме плазмид.

*Плазмиды* — это находящиеся вне генома, очень короткие двойные спирали ДНК, замкнутые в кольцо (длиной от нескольких тысяч до 100 тыс. пар оснований) с одним или несколькими генами. Они реплицируются независимо от остального генетического материала и часто переходят от одной клетки в другую. Некоторые бактериальные плазмиды могут включаться в геном и снова отделяться от него.

*Эукариоты* — растения, животные, грибы и другие организмы, обладающие сложноорганизованным ядром. Клетка всех высших организмов имеет одинаковое строение, ее основными компонентами являются клеточная оболочка, ядро с ядрышком и цитоплазма. *Клеточная оболочка* состоит из двух слоев белка и липидного слоя между ними. На ее поверхности находятся *эктоэнзимы*, превращающие вещества, не способные проникать в плазму, в более доступную для этой цели форму. Под оболочкой наружный слой ци-

топлазмы оформлен в виде *цитоплазматической белковой мембраны* (плазмалеммы), которая играет важную роль в регулировании состава клеточного содержимого, так как через нее проникают все питательные вещества и продукты секреции.

Материал, находящийся внутри плазматической мембраны, но вне ядра, называется *цитоплазмой*. Она, кроме плазмалеммы, включает гиалоплазму, эндоплазматическую сеть, различные органоиды и включения. Органоидами клетки являются пластиды, митохондрии, аппарат Гольджи, рибосомы, лизосомы, центросома, вакуоли. Цитоплазма состоит на 85 % из воды и на 10 % из белков.

Гиалоплазма занимает большую часть клетки и образует внутреннюю полужидкую среду, в которой находятся все органоиды. Гиалоплазма обеспечивает их взаимодействие, движение, транспорт соответствующих веществ, необходимых для жизнедеятельности клетки и ее дифференциации.

*Эндоплазматическая сеть* представляет собой разветвленную систему канальцев и вакуолей, пронизывающих во всех направлениях гиалоплазму, отделенных от нее мембранами. Различают два типа эндоплазматической сети: *гранулярную*, к мембранам которой прикреплено множество рибосом, служащих местом синтеза белка, и *агранулярную*. Она связана со всеми органоидами клетки и является проводящей системой клетки. В каналах эндоплазматической сети происходит первоначальное накопление различных продуктов синтеза, а затем осуществляется их транспортировка в соответствующие органоиды либо непосредственно по системе канальцев, либо путем образования специфических пузырьков.

*Рибосомы* — мелкие тельца диаметром 20—40 нм. Они встречаются в мембранах эндоплазматической сети и в свободном состоянии в гиалоплазме, митохондриях и хлоропластах. Рибосомы состоят из двух субъединиц, имеющих разный коэффициент седиментации — 60 S и 40 S. Они могут соединяться в комплексы по 50—70 шт. Такие комплексы называют *полирибосомами* (*полисомами*). Основные химические компоненты рибосом — рибосомальная РНК (рРНК) и белок. В рибосомах содержится до 80—90 % всей РНК клетки. Рибосомы играют большую роль в реализации наследственной информации, так как именно они осуществляют синтез полипептидных цепей. Для функционирования рибосомы и осуществления синтеза белка обязательно должен присутствовать *гуанозин-5'-трифосфат* — ГТФ. Он не может быть заменен ни одним из других известных трифосфатов нуклеозидов — АТФ, УТФ, ЦТФ.

*Митохондрии* (*хондриосомы*) имеют вид гранул сферической, овальной, иногда палочковидной формы. Диаметр митондрий 0,5—1 мкм, длина до 7 мкм. Число их в одной клетке колеблется от нескольких сотен до 5 тыс. Обычно они сосредоточены в той части клетки, где обмен веществ наиболее интенсивен. Каждая мито-

хондрия ограничена двойной мембраной; внешний слой мембраны образует гладкую наружную поверхность, а от внутреннего слоя отходят многочисленные складки. Внутренние складки, называемые *кристами*, содержат ферменты, участвующие в системе переноса электронов, которая играет важнейшую роль в превращении энергии питательных веществ в биологически полезную энергию, необходимую для осуществления клеточных функций. Полужидкое внутреннее содержимое митохондрии — *матрикс* содержит ферменты, нуклеиновые кислоты, рибосомы.

Митохондрии являются энергетической базой клетки (генераторами и трансформаторами энергии, обеспечивающей все метаболические процессы в клетке), в них вырабатывается *аденозинтрифосфат* (АТФ), являющийся источником энергии, необходимой для жизнедеятельности клетки.

АТФ состоит из аденина, рибозы и трех фосфатных групп. В молекуле АТФ между кислородом и фосфором в результате фосфорилирования возникают химические связи, богатые энергией. АТФ представляет собой своеобразный биоаккумулятор энергии. При разрыве химических связей между фосфором и кислородом освобождается энергия и АТФ переходит в более устойчивое и менее богатое энергией соединение — *аденозиндифосфорную кислоту* (АДФ), а затем в *аденозинмонофосфат* (АМФ). В результате этой гидролитической реакции, связанной с отщеплением одной молекулы фосфорной кислоты, выделяется около 8000 кал/моль энергии.

АТФ — единый и универсальный источник энергии для всех внутриклеточных процессов. При этом энергия в форме АТФ генерируется в удобной «расфасовке». Образовавшаяся АТФ по каналам эндоплазматической сети направляется в те части клетки, где она в данный момент требуется. Энергия идет на разнообразную работу: *механическую* (мышечное сокращение); *химическую* (многочисленные процессы синтеза, в том числе и синтез белков, в процессе которого реализуется наследственная информация); *электрохимическую* (например, проведение нервного импульса) и *осмотическую* (процесс поступления или выведения веществ через мембраны).

Митохондрии содержат ДНК, РНК и рибосомы, поэтому им принадлежит определенная роль в наследовании признаков, детерминируемых цитоплазмой.

*Аппарат (комплекс) Гольджи* — компонент цитоплазмы, встречающийся почти во всех клетках, кроме зрелых спермиев и красных кровяных телец. Он располагается вблизи ядра и состоит из трех компонентов: системы уплощенных цистерн, крупных вакуолей и мелких пузырьков. В комплексе Гольджи осуществляется биохимическая модификация веществ: гликозилирование белков и липидов; гликозилирование и сборка протеогликанов; сортировка веществ для дальнейшего транспорта. Иногда комплекс Гольджи называют

углеводной фабрикой клетки. Он собирает и сохраняет вещества, синтезированные в клетке. Аппарат Гольджи способен накапливать в себе продукты, подлежащие удалению из клетки. Этими продуктами могут быть секреты, отходы жизнедеятельности клетки, вода, а также ядовитые вещества, попавшие в клетку извне.

Пластиды имеются во всех клетках зеленых растений. Известны три основных типа пластид: зеленые пластиды — *хлоропласты*; окрашенные, но не зеленые *хромопласты*; бесцветные — *лейкопласты* и *амилопласты*. Все они имеют общее происхождение, одни разновидности пластид могут превращаться в другие (например, при осеннем пожелтении листьев, позеленении клубней картофеля на свету). Размножаются почти все пластиды делением.

В лейкопластах углеводы и жиры подвергаются полимеризации и переходят в нерастворимые формы, которые откладываются в виде запасных питательных веществ (крахмал и др.). В хромопластах, окрашенных в желтый, красный или оранжевый цвет, накапливаются биологически важные вещества — *каротиноиды*. Хлоропласты являются органами первичного синтеза углеводов — фотосинтеза. В них под действием солнечной энергии из  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  осуществляется синтез органических веществ и прежде всего углеводов.

Число хлоропластов в клетках различных растений относительно постоянно. Так, у высших растений в одной клетке обычно содержится 20—40 хлоропластов. Хлоропласты — это округлые или овальные гранулы зеленого цвета диаметром 3—7 мкм, окруженные двойной плазматической мембраной. Они состоят из основного вещества, называемого *стромой* (*липопротеид*), в которой находятся граны, состоящие из пластинок дисковидной формы. Гранула содержит 40—60 гран. Одним из основных компонентов хлоропластов является пигмент *хлорофилл*. Другие пигменты — каротиноиды (*каротин*, *ксантофил*) маскируются хлорофиллом. Они обнаруживаются осенью, когда хлорофилл разрушается и листья приобретают различную окраску. Эти пигменты являются своеобразными светофильтрами, предохраняющими хлорофилл от разрушения на свету, участвуют в образовании светочувствительных соединений, обуславливающих фототропизм и др. Хлорофилл в клетках растений образуется на свету.

В хлоропластах локализованы все ферменты системы фотосинтеза и переноса электронов. В них содержатся белки, липиды, крахмал, хлорофилл, ксантофил, каротиноиды, нуклеиновые кислоты — ДНК и РНК. Пластиды играют активную роль в цитоплазматической наследственности.

*Лизосомы* представляют собой мелкие гранулы размером 0,4 мкм, окруженные липопротеидной мембраной. Внутри гранулы имеется большое количество гидролизующих ферментов, поэтому лизосомы принимают активное участие в гидролизе веществ, посту-

пающих в клетку. Ферменты лизосомы способны обеспечить лизис фосфорных эфиров, нуклеиновых кислот, белков, полисахаридов и др. За счет деятельности лизосом в клетке перевариваются и гибнущие органоиды. Кроме того, что лизосомы являются органоеллами живой клетки, содержащими переваривающие ферменты и играющими важную роль в процессах жизнедеятельности, они связаны и с различными патологиями. Если мембрана лизосомы нарушается, то высвободившиеся ферменты «съедают» клетку. Таким образом, лизосомы являются своеобразной пищеварительной системой клетки. В случае проникновения в клетку чужеродной ДНК (вируса) лизосомы выделяют в цитоплазму ферменты, расщепляющие ДНК, — *нуклеазы*, и тем самым выполняют защитную функцию.

*Вакуоли* — полости в цитоплазме, заполненные клеточным соком и отделенные от остальной цитоплазмы *вакуолярной мембраной*. Вакуоли весьма обычны в клетках растений и низших животных, но редко встречаются в клетках высших организмов. Клеточный сок — водный раствор органических и неорганических соединений.

*Центросома (клеточный центр)* встречается во всех способных к делению клетках животных и низших растений (мхов, папоротников, голосеменных). Она состоит из двух небольших телец — *центриолой*, которые играют важную роль в клеточном делении: в начале деления они отходят друг от друга, направляясь к противоположным полюсам клетки, и между ними образуется веретено деления (*ахроматиновое веретено*).

*Центриоль* имеет вид цилиндрического тельца диаметром 0,1—0,15 мкм и длиной 0,3—0,6 мкм. Цилиндрическое тельце центриоли образовано девятью трубочками, расположенными параллельно друг к другу. На трубочках центриоли находятся выросты — *самеллиты*.

*Ядро* является обязательным и важнейшим компонентом клетки. Ему принадлежит главная роль в сохранении, передаче и реализации наследственной информации. Ядро имеет сферическую или овальную форму и в недифференцированной клетке располагается в центральной части. Ядро окружено ядерной оболочкой (мембраной), содержит кариоплазму, ядрышко и хроматин.

*Ядерная оболочка* состоит из двух мембран, имеет поры, соединенные с эндоплазматической сетью, через которые проходят метаболиты и другие вещества. На внешней поверхности наружной мембраны находятся рибосомы. В ядре содержится 1—2 и более ядрышек. Они не имеют оболочки и основную массу их составляют РНК (3—5 %), белки (80—85 %), преимущественно связанные с РНК фосфопротеиды, ДНК. В процессе клеточного деления ядрышко исчезает, а затем вновь появляется. Ядрышко принадлежит важная роль в жизнедеятельности клетки: в нем синтезируется рибосомная РНК.

Кариоплазма — ядерный сок, жидкая фракция, вытекающая из ядра при проколе микропипеткой. В ней содержатся РНК, белки и другие соединения, являющиеся продуктами жизнедеятельности ядрышка и хроматина.

Хроматин представляет собой более плотные структуры ядра, способные окрашиваться основными красителями. В зависимости от состояния, степени спирализации и конденсации хромосомных микрофибрилл хроматин в интерфазном ядре представлен в виде хроматиновых нитей, хромоцентров или непрерывного слоя на внутренней поверхности ядерной оболочки.

Хромосомные микрофибриллы состоят из ДНК и гистоновых белков, образуют молекулы дезоксирибонуклеопротеидов. В соответствии с генетической информацией они управляют процессом синтеза белка в клетке.

Таким образом, ядро и цитоплазма образуют единую взаимосвязанную систему, обеспечивающую жизнедеятельность клетки, сохранение и реализацию наследственной информации.

### Контрольные вопросы

1. В чем различие прокариотических и эукариотических клеток?
2. Какие основные органоиды клетки вы знаете?
3. Расскажите о строении рибосом и митохондрий.
4. Какие строение и функции ядра?
5. Расскажите о строении и функции аппарата Гольджи, эндоплазматической сети.
6. Расскажите о строении и функции цитоплазмы, ядрышка, клеточной оболочки, ядерной оболочки.
7. Расскажите о строении и функции хлоропласта, вакуоли, лизосомы, центриола, цитроскелета.
8. Какой органоид цитоплазмы выполняет фагоцитарную функцию?
9. Какому компоненту клетки принадлежит ведущая роль в сохранении, передаче и реализации наследственной информации?
10. Какой органоид растительной клетки осуществляет фотосинтез?
11. Какой органоид цитоплазмы является источником энергии в клетке?
12. Какая органелла цитоплазмы осуществляет синтез полипептидной цепи (первичной структуры белковой молекулы)?
13. Какие органоиды цитоплазмы содержат ДНК?
14. Какие структуры хлоропластов содержат хлорофилл?

### 1.2. Морфология хромосом и их идентификация

*Хромосомы* представляют собой нитевидные нуклеопротеидные структуры, способные к саморепродукции и сохранению своих морфологических особенностей на протяжении ряда поколений. Они удваиваются в результате идентичной репродукции перед каждым

клеточным делением, а затем распределяются поровну между дочерними клетками. Хромосомы состоят из хроматина, который содержит ДНК (40 %), негистоновые хромосомные белки (20 %) и небольшое количество РНК. Им принадлежит ведущая роль в сохранении, передаче и реализации наследственной информации.

*Гистоны* — это хромосомные основные белки с высоким содержанием аминокислот аргинина и лизина. Существуют пять видов гистонов:  $H_1$ ,  $H_2A$ ,  $H_2B$ ,  $H_3$  и  $H_4$ . Гистоны прочно соединяются с молекулами ДНК, чем препятствуют считыванию заключенной в ней биологической информации. В этом состоит их регуляторная роль. Кроме того, эти белки выполняют структурную функцию, обеспечивая пространственную организацию ДНК в хромосомах.

Негистоновые хромосомные белки — не основные, главным образом кислотные белки. Число их фракций превышает 100. Среди них ферменты синтеза и процессинга РНК, репликации и репарации ДНК.

Гистон и ДНК объединены в структуру, называемую *хроматиновой нитью*, которая представляет собой двойную спираль ДНК, окружающую гистоновый стержень; она построена из повторяющихся единиц (*нуклеосом*), в каждую из которых входит примерно 200 пар оснований ДНК и по две молекулы каждого из четырех гистонов ( $H_2A$ ,  $H_2B$ ,  $H_3$  и  $H_4$ ). Полагают, что эти гистоновые молекулы образуют сферическую единицу. Каким образом двойная спираль ДНК располагается вокруг гистонов, пока неясно.

По способности окрашиваться ядерными красителями хроматиновые нити подразделяют на две группы: *гетерохроматиновые* и *эухроматиновые*. Первые окрашиваются более интенсивно, а последние окрашиваются слабее. *Гетерохроматин* представляет собой плотно упакованный дезоксирибонуклеопротеид (ДНП), содержащий в основном зарепрессированные, т. е. генетически инертные участки ДНК. *Эухроматин* — это менее конденсированные участки ДНК с активно работающими генами.

Морфологическое строение хромосом наиболее четко выражено в стадии метафазы. В этот период хромосома состоит из двух нитей — *хроматид*, интенсивно окрашивающихся основными красителями.

В определении формы хромосом большое значение имеет положение ее обязательного структурного элемента — первичной перетяжки, в районе которой расположена *центромера* (*кинетохор*). Центромера делит хромосому на две части, называемые плечами хромосом. Хромосому с расположенной посередине центромерой называют *метацентрической*, при этом плечи хромосомы одинаковой величины; если центромера смещена в сторону от центра, то хромосому называют *субметацентрической*, при смещении центромеры на значительное расстояние от центра — *acroцентрической*, если центромера расположена на самом конце хромосомы — *телоцентрической*. Такие хромосомы имеют только одно плечо. Участок плеча, расположенный

ближе к центромере, называется *проксимальным*, а отдаленный — *дистальным*. Отношение длины большого плеча к длине меньшего называют *плечевым индексом* и по нему определяют морфологию хромосомы. Метacentрические хромосомы имеют плечевой индекс 1—1,9; субметacentрические — 2—4,9; акроцентрические — 5 и более, телоцентрические — больше 8.

При описании хромосом короткое плечо обозначают буквой *p*, а длинное — буквой *q*.

Кроме местоположения центромеры, морфологическое строение хромосомы определяет *вторичная (акинетическая) перетяжка*. Сегмент хромосомы, отделенный вторичной перетяжкой, называется *спутником (сателлитом)*, а хромосомы, имеющие его, — *спутничными*.

В районе вторичной перетяжки (хроматиновой нити спутника) образуется ядрышко. Такие хромосомы называют *ядрышкообразующими* или SAT-хромосомами. Свободный концевой участок каждого плеча хромосомы называется *теломерным*. Он имеет своеобразное структурное строение, благодаря которому концевые участки хромосом неспособны соединяться с другими хромосомами и их фрагментами.

Объективным критерием для отнесения хромосом к той или иной группе служит *центромерный индекс* — отношение длины короткого плеча к длине хромосомы в процентах. К акроцентрическим хромосомам принято относить хромосомы с центромерным индексом менее 12,5 %, к субметacentрическим — в интервале от 12,6 до 37 %, к метacentрическим — от 37,1 до 50 %.

Помимо перечисленных характеристик, при кариотипировании важен еще один показатель — *относительная длина хромосомы*, которую устанавливают в процентах от суммарной длины всех хромосом кариотипа или от длины гаплоидного набора, включающего X-хромосому. Он необходим для построения кариограммы и идиограммы. *Кариограмма* — фотографии хромосом индивидуума, систематизированные по группам в зависимости от морфологического строения. *Идиограмма* — графическое изображение хромосом с учетом их морфологических деталей: длины, расположения центромеры, вторичных перетяжек, наличия спутников и т. д.

Число хромосом в ядрах клеток всех особей одного вида постоянно и представляет собой один из его признаков. Все клетки любого организма происходят от зиготы — клетки, образующейся в результате слияния двух гамет (половых клеток, имеющих одинарный (гаплоидный) набор хромосом —  $n$ ). Зигота содержит двойной (диплоидный) набор хромосом ( $2n$ ). Одинарный набор хромосом называют *геномом*.

Набор хромосом соматической клетки, свойственный тому или иному виду животных или растений, называют *кариотипом*. Кари-

отип характеризуется определенным числом хромосом, размером и формой каждой хромосомы. Соматическая клетка каждого вида содержит определенное число хромосом (табл. 1.1).

Таблица 1.1

Число хромосом у человека и некоторых видов животных (в соматических клетках)

Вид	Число хромосом	Вид	Число хромосом
Человек	46	Норка	30—32
Зебу	60	Нутрия	42
Буйвол	56	Соболь	38
Крупный рогатый скот	60	Лисица	38—40
Як	60	Песец	48—50
Лошадь домашняя	64	Курица	78
Верблюд	74	Индейка	82
Осел	62	Утка домашняя	80
Овца	54	Пчела	16; 32
Свинья	38	Гусь	82
Собака	78	Цесарка	74
Кошка	38	Перепел	78
Кролик	44	Фазан	82
Бобр	48	Голубь	80
Дроздофила	8	Коза	60

Подсчет числа хромосом в клетках позволяет установить ploидность (гаплоидное, диплоидное, триплоидное, тетраплоидное), наличие добавочных хромосом (полисомия), отсутствие одной или нескольких хромосом (гетероплоидия), что имеет большое значение в генетических исследованиях.

В кариотипе одной диплоидной соматической клетки ( $2n$ ) каждая хромосома имеет подобную себе по размеру и морфологии. Такие хромосомы называются *гомологичными*. Среди всех хромосом кариотипа различают *аутосомы* — пары хромосом, одинаковые для мужских и женских особей и одну пару хромосом — *половые*, различающиеся у мужских и женских особей.

### Контрольные вопросы

1. Что означает термин «кариотип»?
2. Какой набор хромосом имеет каждая соматическая клетка?
3. Назовите типы хромосом с учетом расположения центromеры.

4. Как называется хромосома, имеющая вторичную перетяжку?
5. Как называется хромосома, имеющая спутника?
6. Сколько хроматид имеется в каждой хромосоме?
7. Какие белки входят в состав хромосомы?
8. Сколько типов гистонов имеется в клетке?
9. Что понимают под идиограммой, каково ее назначение?
10. В чем разница между хроматидами и хромосомами?
11. По способности окрашивания ядерными красителями на какие группы подразделяют хроматиновые нити?
12. Что представляет собой хроматиновая нить?
13. Что такое центромерный индекс?
14. Что означают термины: гамета, центромера, зигота, centrosома?
15. Что понимают под кариограммой?
16. Сколько пар гомологичных хромосом содержится в соматической клетке быка, хряка, барана?
17. Сколько пар гомологичных хромосом содержится в кариотипе свиньи, овцы, козы, лошади, кролика?
18. Сколько хромосом содержится в соматической клетке курицы, утки, индейки, цесарки?
19. В чем заключается идентификация хромосом? Какие требования должны быть учтены при этом?

### 1.3. Митоз

Наследственная информация передается в процессе деления клеток. Существуют 2 типа деления соматических клеток: *амитоз* и *митоз*. Амитоз характеризуется перетяжкой ядра с последующим делением цитоплазмы. В результате происходит случайное распределение хромосом между дочерними клетками.

В онтогенезе многоклеточного организма универсальным способом деления соматических клеток является митоз. В результате митотического деления все вновь образующиеся клетки имеют одинаковый кариотип и генетическую информацию, закодированную в молекулах ДНК. Митоз — не прямое деление клетки, состоит из деления ядра (*кариокinesis*) и деления цитоплазмы (*цитокinesis*).

Промежуток времени между окончанием одного клеточного деления и окончанием последующего называют *митотическим циклом*, который подразделяют на *митоз* и *интерфазу*. Интерфазой называют состояние клетки между двумя делениями. В этой фазе в клетке протекают сложные метаболические процессы: клетка растет, функционирует, в ней осуществляется синтез веществ, необходимых для деления. В интерфазе различают три периода:  $G_1$  — *пресинтетический*,  $S$  — *период синтеза*,  $G_2$  — *постсинтетический*. В период  $G_1$  в клетке накапливаются богатые энергией вещества, нуклеотиды, аминокислоты, ферменты, необходимые для удвоения генетического материала клетки. В период  $S$  в клетке происходит удвоение генетического материала путем репликации (самоудвое-

ния) молекулы ДНК. В период  $G_2$  начинается спирализация молекул ДНК, синтез белков, входящих в состав хромосом, ферментов и энергетических веществ, необходимых для нормального течения митоза, а также синтез белков, идущих на построение митотического аппарата клетки (митотического веретена). По окончании интерфазы наступает митоз — непрерывное деление ядра.

В процессе митоза различают четыре последовательно идущие фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу.

**Профаза.** В начале профазы клетки сохраняют тот же вид, что и в интерфазе, только ядро заметно увеличивается в размерах и в нем проявляются хромосомы, имеющие вид длинных тонких хроматиновых нитей. В поздней профазе усиливается спирализация хроматиновых нитей, в результате чего они приобретают форму, присущую хромосомам данного вида, становятся более плотными и короткими. В этой фазе можно увидеть, что каждая хромосома состоит из двух хроматид, спирально скрученных и соединенных центромерой. В это время центросома делится на дочерние центриоли, которые расходятся к противоположным полюсам клетки. Между центриолями формируются нити веретена, каждая из которых представляет собой пучок микротрубочек, образованных макромолекулами фибриллярных белков. Различают два типа нитей: *тянущие нити веретена*, прикрепляющиеся в метафазе к центромерам хромосом и связывающие их с полюсами клетки, и *опорные*, соединяющие полюса клетки.

В конце профазы в каждой хромосоме четко проявляется центромера (кинетохор), вначале — в виде небольшой перетяжки, а затем — в виде светлоокрашенного участка. В это время происходит фрагментация ядерной оболочки и исчезновение ядрышка. Кариоплазма и цитоплазма смешиваются. После разрушения ядерной оболочки каждая хромосома прикрепляется к нитям веретена с помощью своей центромеры.

**Метафаза.** Началом метафазы принято считать период, когда ядерная оболочка полностью фрагментировалась и хромосомы приближаются к экватору клетки. В метафазе хромосомы располагаются в одной плоскости на экваторе клетки, образуя метафазную (экваториальную) пластинку. Центромера каждой хромосомы, скрепляющая обе хроматиды, располагается строго в плоскости экватора клетки, а плечи хромосом бывают вытянутыми параллельно нитям веретена. В метафазе хорошо выявляется форма и строение каждой хромосомы, заканчивается формирование митотического аппарата и осуществляется прикрепление тянущих нитей к центромерам. В конце метафазы происходит одновременное деление центромер всех хромосом данной клетки.

**Анафаза.** Сразу же после деления центромер хроматиды отделяются одна от другой и расходятся к противоположным полюсам

нии) молекулы ДНК. В период  $G_2$  начинается спирализация молекул ДНК, синтез белков, входящих в состав хромосом, ферментов и энергетических веществ, необходимых для нормального течения митоза, а также синтез белков, идущих на построение митотического аппарата клетки (митотического веретена). По окончании интерфазы наступает митоз — непрямоe деление ядра.

В процессе митоза различают четыре последовательно идущие фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу.

**Профаза.** В начале профазы клетки сохраняют тот же вид, что и в интерфазе, только ядро заметно увеличивается в размерах и в нем проявляются хромосомы, имеющие вид длинных тонких хроматиновых нитей. В поздней профазе усиливается спирализация хроматиновых нитей, в результате чего они приобретают форму, присущую хромосомам данного вида, становятся более плотными и короткими. В этой фазе можно увидеть, что каждая хромосома состоит из двух хроматид, спирально скрученных и соединенных центромерой. В это время центросома делится на дочерние центриоли, которые расходятся к противоположным полюсам клетки. Между центриолями формируются нити веретена, каждая из которых представляет собой пучок микротрубочек, образованных макромолекулами фибриллярных белков. Различают два типа нитей: *тянущие нити веретена*, прикрепляющиеся в метафазе к центромерам хромосом и связывающие их с полюсами клетки, и *опорные*, соединяющие полюса клетки.

В конце профазы в каждой хромосоме четко проявляется центромера (кинетохор), вначале — в виде небольшой перетяжки, а затем — в виде светлоокрашенного участка. В это время происходит фрагментация ядерной оболочки и исчезновение ядрышка. Кариоплазма и цитоплазма смешиваются. После разрушения ядерной оболочки каждая хромосома прикрепляется к нитям веретена с помощью своей центромеры.

**Метафаза.** Началом метафазы принято считать период, когда ядерная оболочка полностью фрагментировалась и хромосомы приближаются к экватору клетки. В метафазе хромосомы располагаются в одной плоскости на экваторе клетки, образуя метафазную (экваториальную) пластинку. Центромера каждой хромосомы, скрепляющая обе хроматиды, располагается строго в плоскости экватора клетки, а плечи хромосом бывают вытянутыми параллельно нитям веретена. В метафазе хорошо выявляется форма и строение каждой хромосомы, заканчивается формирование митотического аппарата и осуществляется прикрепление тянущих нитей к центромерам. В конце метафазы происходит одновременное деление центромер всех хромосом данной клетки.

**Анафаза.** Сразу же после деления центромер хроматиды отделяются одна от другой и расходятся к противоположным полюсам

клетки. В анафазе хроматиды называют сестринскими (дочерними) хромосомами. Движение сестринских хромосом происходит при взаимодействии двух процессов: сокращения тянущих и удлинения опорных нитей митотического веретена. Заканчивается анафаза, когда сестринские хромосомы достигнут полюсов клетки.

**Телофаза.** В начале телофазы заканчивается движение сестринских хромосом, и они концентрируются на полюсах клетки в виде компактных образований. Хромосомы деспирализуются, приобретают вид тонких нитей, утрачивают видимую индивидуальность. Образуется ядро, окруженное оболочкой, восстанавливается ядрышко, закладывается клеточная оболочка. На этом заканчивается деление ядра, называемое *кариокинезом*. Одновременно с формированием дочерних ядер в телофазе происходит разделение всего содержимого исходной материнской клетки и образование двух новых дочерних клеток. Процесс формирования двух новых дочерних клеток называется *цитокинезом*.

Таким образом, в процессе митоза происходит равномерное распределение хромосом между двумя дочерними ядрами так, что в многоклеточном организме все клетки имеют одинаковый набор хромосом. Следовательно, дочерние клетки, возникающие в результате митоза, содержат ту же наследственную информацию, что и исходная материнская клетка.

### Контрольные вопросы

1. Укажите стадии митотического цикла. Какие стадии митоза вы знаете?
2. Если в клетке видны хромосомы, а ядерной оболочки и ядрышка нет, какая это стадия митоза?
3. На какой стадии митоза видно веретено деления, а все хромосомы находятся в одной плоскости?
4. Опишите функцию веретена при митозе.
5. На какой стадии клеточного цикла происходит репликация ДНК?
6. Каково значение митоза?
7. Чем отличаются аутосомы от половых хромосом?
8. Сколько хромосом имеется у лошади в стадии  $G_1$ ?
9. На какой стадии митоза исчезает ядрышко?
10. Сколько хроматид имеется у коровы в стадии  $G_2$ ?
11. На какой стадии митоза хромосомы поступают в цитоплазму?
12. В клеточном цикле какая стадия имеет наибольшую продолжительность?
13. Сколько хромосом имеется у домашней свиньи в стадии  $G_2$ ?
14. Сколько клеток образуется в стадии телофазы?
15. На какой стадии клеточного цикла происходит удвоение ДНК и репликация хромосом?
16. В какой период клеточного цикла происходят стадии  $G_1$ ,  $G_2$  и  $S$ ?
17. Отделено ли ядро от цитоплазмы в профазе?
18. В какой стадии митоза хромосомы становятся хорошо видимыми?

19. В чем состоит генетическое значение митоза?
20. К противоположным полюсам клетки движутся хроматиды. Какую стадию клеточного цикла вы наблюдаете?
21. В какой стадии митоза происходит конъюгация гомологичных хромосом?
22. В какой фазе митоза гомологичные хромосомы укорачиваются и утолщаются?
23. В какой фазе заканчивается формирование ахроматинового митотического веретена клетки?
24. В какой фазе митоза происходит фрагментация (разрушение) ядерной оболочки?
25. Какой период интерфазы называется пресинтетическим?
26. В какой фазе митоза наиболее интенсивно идет процесс спирализации хромосом?
27. Какой период митотического цикла называется постсинтетическим?
28. В какой фазе митоза происходит деспирализация хромосом?
29. Какая фаза митоза называется профазой, метафазой, анафазой, телофазой?
30. Какая фаза митоза начинается после деления центромер?
31. Сколько хромосом имеется у юр в метафазе?

## 1.4. Мейоз

*Мейоз* — сложное деление, которое происходит только у высших организмов, размножающихся половым путем, и связано с процессом развития и образования половых клеток (гаметогенезом). В процессе мейоза число хромосом в клетке редуцируется (уменьшается вдвое), становится гаплоидным. Диплоидное число хромосом восстанавливается при слиянии двух гаплоидных половых клеток (гамет) — отцовской и материнской.

В мейозе совершается ряд процессов, имеющих важное значение в наследовании признаков:

- 1) редукция — уменьшение вдвое числа хромосом в клетках;
- 2) конъюгация гомологичных хромосом в клетках;
- 3) кроссинговер;
- 4) случайное расхождение хромосом в дочерние клетки.

Мейоз состоит из двух последовательных делений (рис. 1.1). Первое деление, в результате которого образуются ядра с гаплоидным набором хромосом, называется *редукционным*; второе деление называется *эквационным* и протекает по типу митоза. В каждом мейотическом делении различают профазу, метафазу, анафазу и телофазу, которые наблюдаются и в митозе. Фазы первого деления мейоза (редукционное) принято обозначать цифрой I, второго (эквационное) — II.

*Профаза I* — фаза мейоза, во время которой происходят сложные структурные преобразования хромосомного материала. Она состо-

ит из ряда последовательных стадий: *лептонемы*, *зигонемы*, *пахинемы*, *диплонемы* и *диакинеза*.

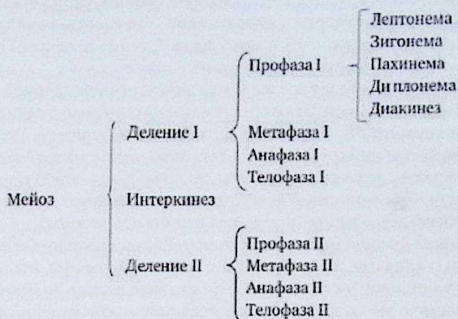


Рис. 1.1. Фазы мейоза

На стадии *лептонемы* (тонких нитей) хромосомы имеют вид длинных тонких нитей, которые ориентируются друг к другу. Отдельные нити хромосомы называются *моновалентами*. Каждая хромосома состоит из двух хроматид.

В *зигонеме* (парных нитей) происходит конъюгация, или *сиnapсис* (соединение попарно), гомологичных хромосом. В результате конъюгации образуются *биваленты* (комплексы из соединенных попарно гомологичных хромосом), число которых соответствует гаплоидному набору хромосом. Каждый бивалент состоит из четырех хроматид.

На стадии *пахинемы* (толстых нитей) размеры ядра и ядрышка увеличиваются, происходит спирализация хромосом, в результате чего гомологичные хромосомы утолщаются и укорачиваются. Соединение гомологов становится столь тесным, что уже трудно различить две отдельные хромосомы. В этой стадии происходит *кроссинговер* (перекрест хромосом). *Кроссинговером* называется обмен участками между хроматидами гомологичных хромосом. Каждая из четырех хроматид имеет одинаковую вероятность кроссинговера, поэтому он может происходить между двумя, тремя и четырьмя хроматидами, затрагивая один (одинарный кроссинговер), два и более участка хроматид.

В *диплонеме* хромосомы, соединенные в биваленты, начинают отгалкиваться одна от другой, вначале — в центромерном участке, затем — по всей длине, оставаясь соединенными только в плоскости перекреста. Места, где хромосомы остаются соединенными,

называют *хиазмами*. Хиазмы являются структурным выражением генетического кроссинговера.

На стадии *диакинеза* хромосомы еще больше укорачиваются и утолщаются в результате спирализации. Биваленты гомологичных хромосом отходят к периферии ядра. В конце профазы I ядерная оболочка фрагментируется, ядрышко исчезает.

*Метафаза I* начинается с момента исчезновения ядерной оболочки. Биваленты располагаются в экваториальной плоскости клетки, заканчивается формирование митотического веретена. Центромеры хромосом прикрепляются к тянущим нитям митотического веретена, но не делятся. Хромосомы связаны между собой в точках перекреста. При переходе к анафазе I хиазмы исчезают, каждая *тетрада* распадается на две *диады* (две парные хромосомы).

В *анафазе I* редукционного деления мейоза к противоположным полюсам расходятся не хроматиды, а целые хромосомы, ранее попарно соединившиеся в профазе мейоза (биваленты). Таким образом, именно в анафазе происходит редукция — сокращение числа хромосом. В результате кроссинговера гомологичные хромосомы не всегда бывают идентичными исходным хромосомам, вступившим в мейоз. Расхождение каждой пары гомологичных хромосом происходит независимо от других пар и носит случайный характер.

В *телофазе I* расхождение хромосом заканчивается, на противоположных полюсах клетки образуются гаплоидные ядра, а количество хромосом в дочерних ядрах вдвое меньше, чем в исходной материнской клетке. Нити веретена исчезают, формируется оболочка.

Итак, в результате редукционного деления, в отличие от митоза, происходит уменьшение числа хромосом вдвое, образуется гаплоидное (одинарное) число хромосом.

*Интеркинез* — кратковременная фаза между первым и вторым делениями мейоза. Хромосомы не деспирализуются, репликации ДНК не происходит, так как каждая хромосома уже удвоена и состоит из двух хроматид.

Эквационное (уравнительное) деление проходит по типу митоза.

*Профаза II* характеризуется исчезновением ядрышка, ядерной оболочки и образованием веретена. В ядрах клеток четко проявляются хромосомы, каждая из которых состоит из двух хроматид, соединенных центромерой.

В *метафазе II* заканчивается формирование веретена. Гаплоидные хромосомы, состоящие из двух хроматид, выстраиваются центромерами в плоскости экватора. К центромерам хромосом прикрепляются тянущие нити веретена.

В *анафазе II* центромеры делятся, хроматиды расходятся к противоположным полюсам клетки, и каждая хроматида становится хромосомой.

называют *хиазмами*. Хиазмы являются структурным выражением генетического кроссинговера.

На стадии *диакинеза* хромосомы еще больше укорачиваются и утолщаются в результате спирализации. Биваленты гомологичных хромосом отходят к периферии ядра. В конце профазы I ядерная оболочка фрагментируется, ядрышко исчезает.

*Метафаза I* начинается с момента исчезновения ядерной оболочки. Биваленты располагаются в экваториальной плоскости клетки, заканчивается формирование митотического веретена. Центромеры хромосом прикрепляются к тянущим нитям митотического веретена, но не делится. Хромосомы связаны между собой в точках перекреста. При переходе к анафазе I хиазмы исчезают, каждая *тетрада* распадается на две *диады* (две парные хромосомы).

В *анафазе I* редукционного деления мейоза к противоположным полюсам расходятся не хроматиды, а целые хромосомы, ранее попарно соединившиеся в профазе мейоза (биваленты). Таким образом, именно в анафазе происходит редукция — сокращение числа хромосом. В результате кроссинговера гомологичные хромосомы не всегда бывают идентичными исходным хромосомам, вступившим в мейоз. Расхождение каждой пары гомологичных хромосом происходит независимо от других пар и носит случайный характер.

В *телофазе I* расхождение хромосом заканчивается, на противоположных полюсах клетки образуются гаплоидные ядра, а количество хромосом в дочерних ядрах вдвое меньше, чем в исходной материнской клетке. Нити веретена исчезают, формируется оболочка.

Итак, в результате редукционного деления, в отличие от митоза, происходит уменьшение числа хромосом вдвое, образуется гаплоидное (одинарное) число хромосом.

*Интеркинез* — кратковременная фаза между первым и вторым делениями мейоза. Хромосомы не деспирализуются, репликация ДНК не происходит, так как каждая хромосома уже удвоена и состоит из двух хроматид.

Эквационное (уравнительное) деление проходит по типу митоза.

*Профаза II* характеризуется исчезновением ядрышка, ядерной оболочки и образованием веретена. В ядрах клеток четко проявляются хромосомы, каждая из которых состоит из двух хроматид, соединенных центромерой.

В *метафазе II* заканчивается формирование веретена. Гаплоидные хромосомы, состоящие из двух хроматид, выстраиваются центромерами в плоскости экватора. К центромерам хромосом прикрепляются тянущие нити веретена.

В *анафазе II* центромеры делятся, хроматиды расходятся к противоположным полюсам клетки, и каждая хроматида становится хромосомой.

В телофазе завершается расхождение хромосом, формируются ядро и клеточная оболочка.

### Контрольные вопросы

1. В чем заключается основная функция мейоза? В чем отличие мейоза от митоза?
2. Из четырех стадий мейоза I какая стадия является наиболее сложной?
3. Объясните, почему при митозе число хромосом сохраняется, а при мейозе уменьшается ровно вдвое?
4. Какова плоидность клеток, возникших в результате мейоза?
5. Сколько хромосом может быть в клетках собаки в телофазе I?
6. На какой стадии мейоза биваленты выстраиваются на экваториальной пластинке?
7. Что значит эквационное деление? На какой стадии мейоза оно происходит?
8. Что понимают под редукционным делением, в первое или второе деление мейоза оно происходит?
9. Сколько хромосом имеется в дочерних клетках овцы после окончания первого деления мейоза?
10. Происходит ли синтез новой ДНК в промежутке между первым и вторым делением мейоза?
11. Какой набор хромосом может быть в клетках свиньи в профазе мейоза I?
12. На какой стадии мейоза II происходит расхождение хромосом к полюсам?
13. Когда происходит разделение центромер в мейозе?
14. Сколько сестринских хроматид имеется в клетке человека в метафазе I?
15. На какой стадии профазы I хромосомы имеют вид четкой тетрады?
16. Сколько хромосом в половой клетке лошади?
17. Почему клетки, возникшие в результате мейоза, генетически неодинаковы?
18. Что означает цитокинез?
19. Сколько хромосом может быть в клетке кошки в телофазе I и телофазе II?
20. На какой стадии мейоза появляются хиазмы?
21. Что понимают под названием «гомологичные хромосомы»?
22. На какой стадии профазы может быть нарушено сцепление генов в хромосоме и произойдет кроссинговер?
23. Сколько сестринских хроматид может быть в профазе мейоза II у крупного рогатого скота?
24. Происходит ли деление центромер в мейозе?
25. На какой стадии клеточного цикла происходит удвоение хромосом?
26. На какой стадии профазы I происходит конъюгация хромосом?
27. Какая фаза мейоза называется диакинезом?
28. В какой фазе мейоза образуются биваленты?
29. Сколько хроматид входит в один бивалент?
30. Какая фаза мейоза называется интеркинезом?
31. Что такое биваленты, хиазмы?

## 1.5. Половое размножение

### 1.5.1. Гаметогенез

Половые клетки (гаметы) у животных образуются в особых органах — *гонадах* (половых железах): яйца — в яичнике, спермии — в семеннике. Диплоидные клетки, из которых развиваются гаметы, называются *оогониями* и *сперматогониями*.

У животных первичные женские и мужские половые клетки — *гонии* образуются в период эмбрионального развития из зародышевых клеток путем многократных митозов. Затем образование женских и мужских половых клеток приобретает свои особенности.

*Оогенез* — образование женских половых клеток. Гонии превращаются в *оогонии*, которые проходят фазы *размножения, роста и созревания*. В результате размножения оогоний путем митоза образуется огромное количество клеток (*ооцитов*). Ооциты растут и превращаются в крупные клетки, которые называются *ооцитами I порядка* (*ооцит I*). Затем одно за другим происходят два деления созревания: сначала *редукционное*, затем *эквационное*. Ооцит I порядка с диплоидным набором хромосом в результате первого деления созревания образует две неравноценные клетки с гаплоидным набором хромосом: одна крупная с запасом питательных веществ — *ооцит II порядка* (*ооцит II*), другая маленькая, называемая *редукционным* (*направительным или первым полярным*) *тельцем*. Ооцит II порядка вступает во второе деление созревания — эквационное и образует две неравномерные клетки с гаплоидным набором хромосом: крупную (ооиду) и маленькую (второе направительное тельце). Первое направительное тельце можетделиться и дать две новые маленькие клетки с гаплоидным набором хромосом. Три направительных тельца рассасываются, а оотида превращается в зрелую яйцеклетку.

При оогенезе из первичного ооцита образуется одна зрелая яйцеклетка с гаплоидным набором хромосом. Благодаря направительным тельцам созревающая яйцеклетка избавляется от лишних хромосом, а неравномерное деление цитоплазмы обеспечивает жизнеспособность яйцеклетки после оплодотворения. После оплодотворения яйцеклетки мейоз завершается. В результате оплодотворения происходит объединение двух гаплоидных хромосом: материнской и отцовской. Зигота (оплодотворенная яйцеклетка) имеет диплоидный набор хромосом.

*Сперматогенез* — образование мужских половых клеток. *Сперматогонии* в период эмбрионального развития и до полного созревания проходят стадии размножения и роста. У сельскохозяйственных животных сперматогенез происходит после достижения половой зрелости круглый год. После наступления половой зрелости часть сперматогониев в результате роста превращаются в спер-

матоциты I порядка. Такой сперматоцит с диплоидным набором хромосом вступает в стадию созревания путем первого мейотического деления — редукционного, в результате которого образуются два сперматоцита II порядка с гаплоидным (одинарным) набором хромосом. Эти сперматоциты вступают во второе деление созревания — эквационное, в результате которого образуются сперматиды — незрелые мужские половые клетки с гаплоидным набором хромосом. Из сперматидов формируются зрелые мужские половые клетки — сперматозоиды.

При сперматогенезе, в отличие от оогенеза, из одного сперматогония с диплоидным набором хромосом образуются четыре сперматозоида с гаплоидным набором хромосом.

### 1.5.2. Оплодотворение

Оплодотворением называют побуждение яйца к развитию путем объединения в нем ядер мужских и женских половых клеток (пронуклеусов). Оплодотворение у млекопитающих происходит сразу после прохождения яйцеклеткой стадии созревания. У млекопитающих яйцеклетка в этот период покрыта слоем фолликулярных клеток. Первая фаза начинается с того, что сперматозоиды прикрепляются к любой точке поверхности яйцеклетки и выделяют фермент гиалуронидазу, освобождающий яйцеклетку от фолликулярных клеток. Эта фаза называется фазой активизации яйца. Во второй фазе в яйцо проникает один сперматозоид, иногда несколько (моноспермия и полиспермия).

Оплодотворение — процесс видоспецифичный, т. е. яйцеклетки оплодотворяются, как правило, сперматозоидами своего вида и редко — другого. Причины этого, по-видимому, заключаются в химическом родстве мужских и женских половых клеток одного вида. Здесь проявляется избирательность оплодотворения.

По-видимому, в оплодотворении принимает участие несколько химических веществ, обеспечивающих проникновение в яйцо спермия своего вида и препятствующих проникновению чужеродных. Яйцо вырабатывает фертилизин — белковое вещество, взаимодействующее с антифертилизином — веществом, находящимся на поверхности спермия. Фертилизин, возможно, служит фактором, привлекающим спермий данного вида; однако после того, как эти два вещества вступили во взаимодействие, спермий оказывается прочно прикрепленным к мембране яйца, а затем втягивается внутрь. При этом в оболочке, покрывающей снаружи яйцеклетку, происходит изменения, после чего она становится непроницаемой для других спермиев.

В яйцо проникают только ядро и одна из центриолей спермия. Ядро сливается с женским пронуклеусом, центриоль делится и начинается формирование веретена первого деления. Таким образом, спермий, проникая в яйцо, выполняет ряд функций:

- 1) стимулирует яйцо к развитию;
- 2) передает гаплоидный набор хромосом в качестве отцовского генетического вклада во вновь формирующуюся зиготу;
- 3) вносит в яйцо центриоль, участвующую в механизме клеточного деления.

### 1.5.3. Нерегулярные типы полового размножения

Известно несколько типов нерегулярного размножения: партеногенез, гиногенез и андрогенез.

*Партеногенез* — это развитие зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки, т. е. за счет ядра яйцеклетки. У потомства проявляется материнский тип наследования с полным проявлением материнского генотипа. Встречается в природе у пчел, ос, пресмыкающихся, земноводных, птиц. У последних выводятся только самцы. Можно вызывать партеногенез и искусственно. Партеногенез может быть *соматическим* и *генеративным*. Особи, полученные при соматическом партеногенезе, диплоидные. При генеративном партеногенезе особи гаплоидные, маложизнеспособные. Однако в настоящее время гаплоидию используют для получения абсолютно гомозиготных диплоидных организмов.

*Гиногенез* — вид партеногенеза, обеспечивающий развитие только самок. Гиногенез возникает при активации яйцеклетки спермиями другого вида, однако в оплодотворении яйцеклетки они не участвуют. При гиногенезе сохраняется материнская наследственность. Встречается в природе у рыб, земноводных, пресмыкающихся. Особи, полученные в результате гиногенеза, могут быть диплоидными и гаплоидными. Последние представляют определенный интерес в биотехнологии.

*Андрогенез* — получение только мужских особей за счет развития яйцеклетки с участием только ядерных материалов спермиев. Женское ядро при этом инактивируется. Андрогенез в природе не встречается, его вызывают искусственно, в частности у тутового шелкопряда.

### Контрольные вопросы

1. В чем разница между сперматогенезом и оогенезом?
2. Сколько ооцитов I порядка участвовало в образовании 200 яйцеклеток?
3. Сколько яйцеклеток образуется у млекопитающих из 800 ооцитов I порядка в процессе оогенеза?
4. Сколько сперматозитов I порядка участвовало в образовании 1000 зрелых сперматозоидов?
5. Сколько сперматозоидов образуется у млекопитающих из 1000 сперматозитов II порядка?
6. Сколько хромосом содержится в яйцеклетке козы?
7. Сколько хромосом содержится в зиготе коровы?

8. Сколько хромосом содержит спермий жеребца?
9. Что называется оплодотворением?
10. Как происходит оплодотворение? Является ли оно избирательным?
11. Диплоидный набор хромосом овцы 54. Сколько хромосом содержится в сперматогонии, сперматиде и сперматоците I порядка?
12. Диплоидный набор кролика 44. Сколько хромосом содержится в оогонии, ооците, овоците I порядка?
13. Сколько направительных телец образуется в результате мейотического деления одного овоцита I порядка?
14. Какой набор хромосом содержат гаметы и соматические клетки крупного рогатого скота?
15. Что называется партеногенезом, гиногенезом и андрогенезом?

### Задания для самостоятельного решения

1. Используя для работы препараты метафазных пластинок различных растительных и животных объектов под световым микроскопом, найдите разные типы хромосом, первичную и вторичную перетяжку, спутничные хромосомы и зарисовать их.
2. Используя данные препараты кончиков корня зерновых культур и метафазные пластинки любых организмов, изучите деление клетки — митоз. Найдите все стадии митоза и зарисовать.
3. Рассмотрите на готовых или временных препаратах клетку, находящуюся в интерфазе, профазе, анафазе и телофазе. Зарисуйте ее.
4. Изучите гаметогенез и мейоз путем просмотра учебного фильма (или диафильма) и путем демонстрации таблиц. Нарисуйте схемы гаметогенеза и мейоза, отметив поведение гомологичных хромосом цветными карандашами.
5. Рассмотрите препарат из культуры лейкоцитов крупного рогатого скота, рассмотрите делящиеся клетки на стадии метафазы и метафазную пластинку, подсчитайте число хромосом, обнаружьте половые хромосомы, зарисуйте половые хромосомы и по две пары самых крупных и самых мелких аутосом, чтобы показать различия в их размерах.
6. Опишите строение и функции аппарата Гольджи, цитоплазмы, рибосомы, ядрышка; укажите один из органоидов цитоплазмы, содержащий ДНК.
7. Опишите строение и функции: эндоплазматической сети; клеточной оболочки; хроматина; митохондрий; какой органоид растительной клетки осуществляет фотосинтез?
8. Опишите строение и функции: ядра; лизосомы; ядерной оболочки; пластыди. Какой органоид цитоплазмы является источником энергии в клетке?
9. Опишите строение и функции: вакуоли; центросомы; хлоропласта; гиалоплазмы. Какая органелла цитоплазмы осуществляет синтез полипептидной цепи (первичной структуры белковой молекулы)?
10. Какой органоид цитоплазмы осуществляет синтез АТФ? Какому компоненту клетки принадлежит ведущая роль в сохранении, передаче и реализации наследственной информации? Какой органоид цитоплазмы выполняет фагоцитарную функцию? Укажите одну из органелл цитоплазмы, содержащую ДНК.

## Тема 2

# ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ ПРИ ПОЛОВОМ РАЗМНОЖЕНИИ

Различают два вида размножения — *вегетативное* и *половое*. Первое наблюдается, наряду с половым, у растений и у некоторых низших животных (губок, гидр, червей и др.). У животных вегетативное размножение существенно связано с регенерацией. Размножение высших животных происходит исключительно половым путем.

Преимущество полового размножения состоит в том, что в результате объединения гамет наследственность потомка обогащается сразу по ряду генов, так как действие генов матери сочетается с действием генов отца. Таким образом, генетическое значение полового размножения заключается в объединении генных комплексов родителей в единую генетическую систему потомка и в сочетании родительских генов, т. е. в генетической рекомбинации. Это позволяет вести отбор особей с наилучшими в данной среде существования генными комбинациями и более широко их распространять.

Начало строгому, методически выдержанному изучению наследования признаков было положено работой основателя научной генетики Грегора Менделя. Следует отметить, что он знал работу Ч. Дарвина о происхождении видов и связывал задачу своего исследования с проблемой эволюции.

Г. Мендель (1822—1884) не был первым исследователем, изучавшим распределение признаков в поколениях особей, полученных от скрещивания наследственно разных форм. У Г. Менделя были выдающиеся предшественники, занимавшиеся гибридизацией, такие как И. Кельрейтер, О. Сажре, Ш. Ноден и другие, работы которых были ему хорошо известны. Этим ученым было известно явление *доминирования* — преобладание в потомстве признаков одного из родителей. Они наблюдали также разнообразие признаков в следующем поколении, что Г. Мендель впоследствии назвал расщеплением. Ими также было отмечено явление независимого наследования разных признаков гибридов, то, что Г. Мендель обобщил в своем третьем, главном правиле наследования.

Однако ни один из указанных ученых не сумел правильно оценить результаты собственных исследований. Г. Мендель же совер-

шил открытие законов наследования признаков у растительных гибридов и тем самым дал основу для развития научной генетики.

## 2.1. Гибридологический метод изучения наследственности

Знание закономерностей наследования признаков при половом размножении имеет большое значение в селекции. Без них невозможно сознательно проводить отбор и подбор животных, выбирать породы для скрещивания. Они дают возможность предугадывать качество потомства и даже устанавливать отцов получаемого приплода, если в записях о его происхождении не содержится таких сведений, например, по группам крови у крупного рогатого скота. Эти закономерности уже широко используются в пушном звероводстве, кролиководстве, каракулеводстве для получения мехов более красивых и ценных расцветок.

Изучение наследования тех или иных признаков проводится путем гибридологического анализа, т. е. скрещивания различающихся по соответствующим признакам животных или растений и изучения затем их потомства. Гибридологический анализ впервые разработал Г. Мендель, установивший с его помощью основные закономерности наследования признаков, получившие в дальнейшем название «правила Менделя».

Чтобы установить, как передаются по наследству индивидуальные признаки у живых организмов, он начал экспериментировать с горохом *Pisum sativum*. Опыты были начаты в 1854 г. В 1856 г. на заседании общества естествоиспытателей в г. Брно Г. Мендель дважды выступил с докладом о результатах проведенных опытов, и в 1866 г. в трудах этого общества была напечатана его работа «Опыты над растительными гибридами». Работа Г. Менделя была непонята его современниками и прошла незамеченной.

Вторично обнаружили и подтвердили закономерности, установленные Г. Менделем, ботаники Г. де Фриз из Голландии, К. Корренс из Германии и Э. Чермак из Австрии. В 1900 г. на основании проведенных опытов они почти одновременно пришли к законам, установленным Менделем 35 лет назад. Переоткрытие закономерностей наследования Менделя дало огромный толчок к изучению наследственности и изменчивости, рождению новой биологической дисциплины — генетики. Термин «генетика» был предложен У. Бэтсоном в 1907 г.

К основным особенностям гибридологического метода изучения наследственности относятся следующие.

1. Использование в качестве исходных форм для скрещивания особей, отличающихся друг от друга сравнительно небольшим числом (одной, двумя или тремя парами) контрастных признаков,

стойко передающихся по наследству (т. е. особой чистопородных или чистосортных), и тщательный учет характера наследования каждого из этих признаков. Скрещивание родительских особей, различающихся по одной паре альтернативных признаков, называется моногибридным, двумя — дигибридным, тремя — тригибридным, многими признаками — полигибридным.

2. Точный количественный учет признаков в ряде поколений, идущих по отдельным признакам в ряде поколений.

3. Индивидуальный анализ потомства в ряду поколений.

4. Недопустимость влияния чужеродного гена ала на родительские особи и гибриды, т. е. выбраивания родительские особи должны быть генетически чистыми.

5. Сохранение способности к размножению у гибридов потомков.

6. Буквенное обозначение наследственных задатков (генов) различных признаков (например,  $A$  — ген доминантного признака,  $a$  — ген рецессивного признака).

При гибридологическом анализе используют реципрокное скрещивание. Реципрокным называют два скрещивания, в одном из которых доминантным признаком отличается отцовская форма, в другом — материнская; например, в первом скрещивании отец черной масти, мать — белой, во втором, наоборот, мать черной масти, отец — белой.

Гибридов первого поколения Мендель скрещивал с растениями родительских сортов. Скрещивание гибрида  $F_1$  с родительской формой, гомозиготной по соответствующей паре аллелей, называется *возвратным скрещиванием* или *беккроссом*, а полученное в результате потомство обозначают  $F_2$ . Возвратное скрещивание гибрида  $F_1$  с родительской формой, гомозиготной по рецессивному аллелю ( $aa$ ), называется *анализирующим*, а гибридное потомство обозначают  $F_3$ . Анализирующее скрещивание позволяет выявить генотипическую структуру гибрида, т. е. установить, является ли он гомозиготным или гетерозиготным по изучаемому признаку.

Для выявления и правильного понимания законов наследственности нужно было не только установить факт наследования отдельных признаков в поколениях, но и правильно понять, что именно передается детям от родителей.

В настоящее время точно установлено, что потомство получает от родителей не признаки, а только материальные задатки, которые в благоприятных условиях приведут к формированию всех признаков и свойств организма. Эти наследственные задатки называются наследственными факторами (генами) и расположены в хромосомах. Термин «ген» впервые был введен в 1909 г. датским

ученым В. Иогансенем. Он также ввел понятия «генотип» и «фенотип». В современном представлении *гены* — это участки молекулы ДНК, которые очень устойчивы и передаются в неизменном виде от родителей к детям в течение ряда поколений. *Генотип* — это совокупность взаимодействующих генов данного организма. *Фенотип* — совокупность всех признаков и свойств организма, развивающихся под влиянием генотипа и среды обитания.

## 2.2. Моногибридное скрещивание

Г. Мендель начал изучение закономерностей наследования со скрещивания сортов гороха, отличающихся друг от друга только одной парой контрастных (альтернативных) признаков. Такое скрещивание, где анализируется наследование только одного признака, называется *моногибридным*. В своих исследованиях Г. Мендель использовал 22 сорта гороха, отличающихся друг от друга по семи контрастным признакам: цвету семян (желтый или зеленый), форме семян (гладкая или морщинистая), окраске цветков (белая или пурпурная), длине стебля (высокая или низкая) и т. д.

Скрещивая растения, различающиеся между собой по одной паре взаимоисключающих (альтернативных) признаков, Г. Мендель обнаружил, что гибриды первого поколения  $F_1$  проявляют только один признак из альтернативной пары. Так, при скрещивании сорта гороха, имеющего желтые семена, с сортом, имеющим зеленые семена, все гибридные семена были желтыми, вне зависимости от того, какой сорт использовали в качестве материнского. При скрещивании высоких растений с низкорослыми в первом поколении все растения были высокорослыми и т. д. На основании этих опытов Г. Мендель пришел к заключению, что при скрещивании сортов, различающихся по одной паре признаков, у гибридов первого поколения  $F_1$  всегда проявляется признак только одного из родителей. Такие признаки Г. Мендель назвал *доминантными* (от лат. *Dominantis* — господствующий), а признаки, которые у гибридов первого поколения не проявлялись, — *рецессивными* (от лат. *Recessus* — отступление).

Наблюдаемое явление Г. Мендель определил как правило доминирования, которое впоследствии стали называть *первым законом Менделя*, или *законом единообразия гибридов первого поколения* (рис. 2.1).

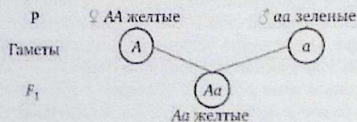


Рис. 2.1. Наследование окраски семян гороха

При моногибридном скрещивании гомозиготных особей, различающихся контрастными признаками, все потомство в первом поколении единообразно как по фенотипу, так и по генотипу и несет доминантный признак одного из родителей.

При скрещивании гибридов ( $Aa$ ) первого поколения между собой во втором  $F_2$  поколении Г. Мендель получал особей не только с доминантными, но и с рецессивными признаками и всегда в соотношении: 3 : 1 по фенотипу (3 доминантных, 1 рецессивный). В полученном таким образом втором поколении от скрещивания гибридных растений с желтыми семенами встречались как желтые, так и зеленые горошины в соотношении 3 : 1 (рис. 2.2). Такие же результаты были получены и для других пар признаков.

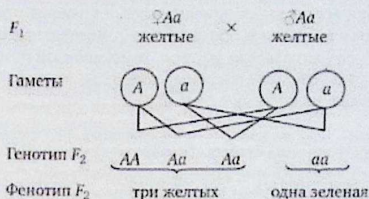


Рис. 2.2. Моногибридное скрещивание

На основании проведенных опытов Г. Мендель сформулировал второе правило, или закон расщепления признаков у гибридов второго поколения: при моногибридном скрещивании гетерозиготных особей первого поколения между собой во втором поколении происходит расщепление по фенотипу в соотношении 3 : 1, а по генотипу — 1 : 2 : 1.

Для удобства обработки данных Г. Мендель применил буквенное обозначение наследственных факторов: для доминантного признака —  $A$ , для рецессивного —  $a$ . Наследственно чистые доминантные особи получили обозначение  $AA$ , а чистые рецессивные особи —  $aa$ . Альтернативные наследственные факторы стали называть аллелями. Аллели можно охарактеризовать как различные (контрастные) формы одного гена, возникающие в результате мутации гена. В дальнейшем организмы, имеющие пару одинаковых аллелей ( $AA$  или  $aa$ ), полученных от матери и отца, стали называть гомозиготными, а особей, имеющих разные гены аллельной пары ( $Aa$ ) — гетерозиготными. Так, при скрещивании гороха, имеющего желтую окраску семян, родительские особи гомозиготны по гену  $A$ , т. е. имеют генотип  $AA$ . Гибриды первого поколения по фенотипу и генотипу одинаковы, т. е. желтые и гетерозиготные —  $Aa$ . Во втором поколении получено расщепление: по фенотипу — 3 желтых :

1 зеленый, а по генотипу —  $1AA + 2Aa + 1aa$ . Следовательно, растения с желтыми семенами могут быть как гомозиготными, так и гетерозиготными и поэтому будут образовывать гаметы одного или двух типов ( $A$  или  $A$  и  $a$ ).

### 2.3. Возвратное и анализирующее скрещивание

Изучая наследование признаков у гороха, Мендель скрещивал гибридов первого поколения  $F_1$  с представителями исходных родительских сортов. Скрещивание гибридов первого поколения с родительской формой, гомозиготной по соответствующей паре аллелей, называется *возвратным скрещиванием*, или *беккроссом*. Потомство, полученное при возвратном скрещивании, называют поколением возвратного скрещивания и обозначают  $F_b$ . Возвратное скрещивание гибрида  $F_1$  с родительской формой, гомозиготной по доминантному аллелю ( $AA$ ), в  $F_b$  дает растения, имеющие генотипы  $AA$  и  $Aa$ , фенотипически не различимые (рис. 2.3).

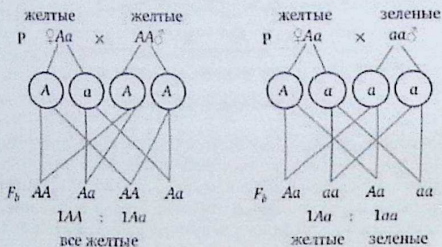


Рис. 2.3. Возвратное скрещивание

Возвратное скрещивание гибридов  $F_1$  с родительской формой, гомозиготной по рецессивному аллелю ( $aa$ ), в  $F_b$  дает растения, имеющие генотипы  $Aa$  и  $aa$ ; в  $F_b$  наблюдается фенотипическое расщепление:  $1/2$  растений с доминантными признаками,  $1/2$  — с рецессивными, т. е. расщепление по генотипу соответствует расщеплению по фенотипу. Возвратное скрещивание гибридов первого поколения с родительской формой, гомозиготной по рецессивному аллелю ( $aa$ ), называется *анализирующим*, и гибридное потомство обычно обозначают  $F_a$ . Анализирующее скрещивание позволяет выявить генотипическую структуру гибрида, т. е. установить, является ли он гомозиготным или гетерозиготным по изучаемому признаку. На основе анализа скрещиваний Мендель пришел к выводу о том, что рецессивные задатки не исчезают в гетерозиготном ор-

ганизме, а остаются неизменными и вновь проявляются в последующих поколениях.

## 2.4. Правило чистоты гамет

Проводя возвратные скрещивания растений, гетерозиготных по одной, двум или трем парам факторов (генов), с рецессивной гомозиготной формой, имеющей соответствующее число генов, Г. Мендель установил, что потомство как бы повторяет состав гамет гетерозиготного гибрида первого поколения. При этом ни в одном из скрещиваний не наблюдалось появления форм, промежуточных по признакам, присущим родителям и особям первого поколения, а всегда потомство характеризовалось четко выраженными доминантными или рецессивными признаками. Отсюда Г. Мендель пришел к выводу, что наследственные факторы в гетерозиготе не смешиваются друг с другом, а передаются в гаметы в «чистом», не измененном под влиянием другого гена виде, что получило название *правило чистоты гамет*.

Закон расщепления можно объяснить правилом чистоты гамет, согласно которому явление расщепления основано на наследовании дискретных единиц — доминантных и рецессивных задатков, не смешивающихся в гетерозиготном организме и расходящихся «чистыми» при образовании гамет.

Существует цитологическое обоснование правила чистоты гамет. За каждый признак отпекают два аллельных гена. При образовании гибридов (гетерозиготных особей) аллельные гены не смешиваются, а остаются в неизменном виде, гибриды  $Aa$  в результате мейоза образуют два типа гамет. В каждую гамету попадает одна из пары гомологичных хромосом с доминантным аллельным геном  $A$  или с рецессивным аллельным геном  $a$ , т. е. гаметы чисты от влияния другого аллельного гена. При оплодотворении мужские и женские гаметы, несущие доминантные и рецессивные аллели, свободно комбинируются. При этом восстанавливается гомологичность хромосом и аллельность генов. В результате взаимодействия генов и оплодотворения проявляется рецессивный признак (зеленый цвет горошин), ген которого в гибридном организме не выявляет своего действия, т. е. рецессивные задатки не исчезают в гетерозиготном организме, а остаются неизменными и вновь проявляются в последующих поколениях.

## 2.5. Дигибридное и полигибридное скрещивание

Третий закон Менделя — закон *независимого наследования признаков, или независимого комбинирования аллельных генов*, был

сформулирован им на основании изучения потомства от дигибридных скрещиваний. Дигибридным называют скрещивание особей, различающихся по двум парам альтернативных признаков. Если анализируется скрещивание, где родители отличаются большим количеством признаков, такое скрещивание называют полигибридным. При скрещивании сорта гороха, имевшего желтые гладкие семена ( $AABB$ ), с сортом, имевшим зеленые морщинистые семена ( $aabb$ ), гибриды первого поколения имели желтые гладкие семена ( $AaBb$ ), так как гладкая поверхность доминирует над морщинистой, а желтая окраска — над зеленой. При скрещивании между собой полученных дигетерозигот с гладкими желтыми семенами ( $AaBb$ ) во втором поколении  $F_2$  Г. Мендель обнаружил четыре типа семян в соотношении: 9 желтых гладких, 3 желтых морщинистых, 3 зеленых гладких и 1 зеленый морщинистый. Наряду с исходными фенотипами (гладкие желтые и зеленые морщинистые) появились две новые комбинации фенотипа: желтые морщинистые и зеленые гладкие семена.

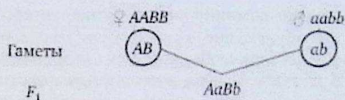
У дигетерозиготной особи  $AaBb$  при образовании половых клеток факторы  $A$  и  $B$  распределяются между собой совершенно независимо друг от друга и дают различные сочетания с одинаковой частотой. Поэтому среди половых клеток, образуемых гибридами  $F_1$ , одна половина заключает фактор  $A$ , а другая —  $a$ . Также обстоит дело и с факторами  $B$  и  $b$ . Каждая половая клетка содержит только по одному представителю от пары факторов  $Aa$  и по одному представителю от пары факторов  $Bb$ , поэтому возможны только четыре сочетания —  $AB$ ,  $Ab$ ,  $aB$ ,  $ab$ . Это в равной степени относится как к женским половым клеткам, так и к мужским.

При слиянии гамет возможно появление 16 комбинаций. Сочетания гамет с различными генотипами происходят совершенно случайно, поэтому образование зигот у гибридов при дигибридных скрещиваниях можно выразить следующим образом:

$$(AB + Ab + aB + ab) \times (AB + Ab + aB + ab).$$

После раскрытия скобок и объединения зигот эта формула приобретает следующий вид:  $9AB : 3Ab : 3aB : 1ab$ , который полностью соответствует эмпирически найденному соотношению: 9 желтых гладких  $AB$ , 3 желтых морщинистых  $Ab$ , 3 зеленых гладких  $aB$  и 1 зеленый морщинистый  $ab$ .

Если предположить, что факторы  $A$  и  $B$  расположены в разных негомологичных хромосомах (независимое распределение наследственных факторов имеет место только при этом условии), то, пользуясь современной терминологией, весь процесс расщепления можно описать с помощью решетки Пеннета, которая названа так в честь генетика Реджинальда Пеннета (рис. 2.4).



♀ \ ♂	(AB)	(Ab)	(aB)	(ab)
(AB)	AABB ж.г.	AABb ж.г.	AaBB ж.г.	AaBb ж.г.
(Ab)	AABb ж.г.	Aabb ж.м.	AaBb ж.г.	Aabb ж.м.
(aB)	AaBB ж.г.	AaBb ж.г.	aaBB з.г.	aaBb з.г.
(ab)	AaBb ж.г.	Aabb ж.м.	AaBb з.г.	aabb з.м.
9 A*B* — ж.г.; 3 aaB* — з.г.; 3 A*bb — ж.м.; 1 aabb — з.м.				

**Рис. 24. Дигибридное скрещивание:**

ж.г. — желтые гладкие; ж.м. — желтые морщинистые;  
з.г. — зеленые гладкие; з.м. — зеленые морщинистые;

Так как после мейоза число хромосом уменьшается вдвое, то гаметы доминантного родителя имеют генотип AB, а гаметы рецессивного — генотип ab. Соединение гамет дает зиготу F<sub>1</sub> с генотипом AaBb.

Во время мейоза у гибридов отцовские и материнские хромосомы расходятся в дочерние клетки совершенно независимо друг от друга, поэтому гаплоидные половые клетки с равной вероятностью могут содержать как две хромосомы одного из родителей (AB или ab), так и по одной хромосоме от каждого из них (Ab или aB).

Мужские и женские гаметы этих четырех групп соединяются между собой совершенно свободно, с равной вероятностью образуя зиготы, возникающие в результате сочетания мужских и женских гамет с любым сочетанием генотипов: AB, Ab, aB и ab. Решетка Пеннета дает представление о свободном сочетании гамет и генотипов зигот, возникающих в результате сочетания этих гамет. Зиготы, находящиеся внутри решетки, образуют комбинационный ряд, состоящий из девяти членов, которые отличаются друг от друга по генотипу. Частоту встречаемости этих девяти членов можно записать следующим образом:

$$1AABB + 1AAbb + 1aaBB + 1aabb + 2AABb + \\ + 2aaBb + 2AaBB + 2Aabb + 4AaBb.$$

При условии полного доминирования члены, гетерозиготные по определенному фактору, внешне неотличимы от членов, гомозиготных по доминантному фактору, и объединяются с ними в одну фенотипическую группу. В данном случае выделены четыре фенотипические группы:  $AB$  — желтые гладкие,  $Ab$  — желтые морщинистые,  $aB$  — зеленые гладкие,  $ab$  — зеленые морщинистые. После подсчета и объединения в группы фенотипически сходных зигот получается соотношение  $9AB : 3Ab : 3aB : 1ab$ , подобное соотношению, полученному Г. Менделем.

Формула сложности расщепления представляет собой комбинационный ряд из двух моногибридных расщеплений по форме и цвету семян. Если мы подсчитаем число гладких и морщинистых горошин, а также число желтых и зеленых, то получим соотношения 12 желтых : 4 зеленых (3 : 1) и 12 гладких : 4 морщинистых (3 : 1). Мендель показал, что дигибридное скрещивание — это комбинация двух моногибридных скрещиваний.

Таким образом был выведен закон о независимом комбинировании признаков, который гласит: наследственные признаки передаются поколению независимо друг от друга, сочетаясь во всех возможных комбинациях. Но это происходит только в том случае, если гены, отвечающие за данные признаки, находятся в различных (негомологичных) хромосомах.

В наиболее общей форме алгебраическое выражение расщепления при полигибридных скрещиваниях может быть представлено следующим образом:

$$P: AABbCC \times aabbcc$$

$$F_1: AaBbCc$$

$$F_2: (A + a)^2 \cdot (B + b)^2 \cdot (C + c)^2$$

Данные экспериментов позволили Менделю предсказывать поведение гибридов, различающихся любым количеством признаков. Число всевозможных комбинаций гамет, генотипов и фенотипов при условии, что гены, обуславливающие развитие пар контрастных признаков, находятся в различных парах хромосом, можно определить по табл. 2.1.

Таблица 2.1

Количество фенотипов и генотипов в  $F_2$  при скрещивании родителей, отличающихся разным числом пар признаков (при полном доминировании)

Число пар признаков	Число гамет, образующихся в $F_2$	Число возможных комбинаций гамет	Число классов в $F_2$		Пропорция полных рецессивов в $F_2$
			по фенотипу	по генотипу	
1	$2^1 = 2$	$4^1 = 4$	$2^1 = 2$	$3^1 = 3$	1/4
2	$2^2 = 4$	$4^2 = 16$	$2^2 = 4$	$3^2 = 9$	1/16

Число пар признаков	Число гамет, образующихся в $F_2$	Число возможных комбинаций гамет	Число классов в $F_2$		Пропорция полных рецессивов в $F_2$
			по фенотипу	по генотипу	
3	$2^3 = 8$	$4^3 = 64$	$2^3 = 8$	$3^3 = 27$	1/64
4	$2^4 = 16$	$4^4 = 256$	$2^4 = 16$	$3^4 = 81$	1/256
$n$	$2^n$	$4^n$	$2^n$	$3^n$	1/4 <sup>n</sup>

Эти цифры дают представление о потенциальных возможностях комбинационной изменчивости в популяциях.

## 2.6. Взаимодействие аллельных генов

Развитие того или иного признака всегда обусловлено взаимодействием генов. Взаимодействие генов может происходить, находясь в одной аллельной паре или в разных парах.

Взаимодействие аллельных генов может происходить по типу полного доминирования; неполного доминирования; промежуточного наследования; кодоминирования; сверхдоминирования.

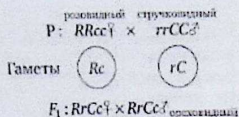
### 2.6.1. Полное доминирование

При таком взаимодействии генов действие одного (доминантного) полностью подавляет действие другого (рецессивного). Например, желтый цвет горошин доминирует над зеленым. Доминантный ген А кодирует активную форму фермента, поэтому обеспечивает формирование нормального признака. Рецессивный аллель появляется в результате мутации доминантного гена, т. е. является рецессивным геном. Он не может кодировать активный фермент, поэтому проявляется другой признак, отличный от доминантного.

При полном доминировании гетерозиготы не отличаются от гомозигот. Их генотип можно определить только с помощью анализирующих скрещиваний (рис. 2.5).

### 2.6.2. Неполное доминирование

В случаях, когда в первом поколении в большем количестве проявляется быть выражен признак одного родителя, а в меньшем количестве — признака другого, говорят о неполном доминировании. Так, при скрещивании коров с белыми пятнами на туловище, белым брюхом и пегими ногами (пегих) с быками, у которых окрас тела сплошной, голубой, и красным потомство, имеющее белые пятна лишь на брюхе, голове, ногах, иногда на туловище, т. е. сплошной окрас неполно доминирует над пегим.



♀ \ ♂	Фенотип и генотип			
	RC	Rc	rC	rc
RC	RRCC Ореховидная	RRCc Ореховидная	RrCC Ореховидная	RrCc Ореховидная
Rc	RRCc Ореховидная	RRcc Розовидная	RrCc Ореховидная	Rrcc Розовидная
rC	RrCC Ореховидная	RrCc Ореховидная	rrCC Стручковидная	rrCc Стручковидная
rc	RrCc Ореховидная	Rrcc Ореховидная	rrCc Стручковидная	rrcc Простая

Рис. 2.6. Наследование формы гребня у кур при новообразовании в F<sub>2</sub>

При этом в F<sub>2</sub> может быть следующее расщепление гибридов по данному признаку: 9 : 7; 9 : 3 : 4; 9 : 3 : 3 : 1 или 9 : 6 : 1 в зависимости от того, имеет ли комплементарный ген собственное фенотипическое проявление. Каждый из доминантных генов может проявлять свое действие самостоятельно, если другой неаллельный ген находится в рецессивном состоянии.

Расщепление F<sub>2</sub> в соотношении 9 : 7 может быть в том случае, если комплементарный ген не имеет собственного фенотипического проявления. Впервые это явление было открыто Уильямом Бэтсоном и Реджинальдом Пеннетом (1906) при изучении наследования окраски цветков у горошка душистого. Так, при скрещивании растений душистого горошка с белыми цветками в F<sub>1</sub> появились растения с красными цветками, а в F<sub>2</sub> наблюдалось расщепление на два фенотипических класса в соотношении 9 : 7. Сумма единиц в полученном расщеплении составляет 16 = 9 + 7, что свидетельствует о дигенном различии скрещиваемых форм. Значит, фенотипически сходные формы у душистого горошка имели разные генотипы. Обозначим белую окраску первого растения геном А, а второго — геном В.

У гибридов F<sub>1</sub> красные цветки образовались за счет взаимодействия генов А и В. Результаты самоопыления гибридов F<sub>2</sub> представлены на решетке (рис. 2.7).

При данном скрещивании образуются только два фенотипа: красные цветки и белые. Причем красная окраска цветков может быть только тогда, когда в генотипе имеются два неаллельных гена

*A* и *B*, они дополняют друг друга. Если в генотипе присутствует только один ген — либо *A*, либо *B*, то красная окраска не проявится и цветки будут белые. Итак, при комплементарном взаимодействии расщепление в  $F_2$  — 9 : 7.

$$\begin{array}{c}
 \text{белые} \quad \quad \text{белые} \\
 P: AAbb \hat{\times} aaBB \text{♂} \\
 \text{Гаметы} \quad \left( Ab \right) \quad \quad \left( aB \right) \\
 F_1: AaBb \hat{\times} AaBb \text{♂} \text{красные}
 \end{array}$$

♀ \ ♂	Фенотип и генотип			
	<i>AB</i>	<i>Ab</i>	<i>aB</i>	<i>ab</i>
<i>AB</i>	<i>AABB</i> Красная	<i>AABb</i> Красная	<i>AaBB</i> Красная	<i>AaBb</i> Красная
<i>Ab</i>	<i>AABb</i> Красная	<i>AAbb</i> Белая	<i>AaBb</i> Красная	<i>Aabb</i> Белая
<i>aB</i>	<i>AaBB</i> Красная	<i>AaBb</i> Красная	<i>aaBB</i> Белая	<i>aaBb</i> Белая
<i>ab</i>	<i>AaBb</i> Красная	<i>Aabb</i> Белая	<i>aaBb</i> Белая	<i>aabb</i> Белая

Рис. 2.7. Наследование окраски цветков в  $F_2$  при комплементарном взаимодействии генов

Результаты комплементарного взаимодействия генов легко спутать с результатами анализирующего скрещивания, 9 : 7 близко подходит к расщеплению 1 : 1. Для проверки следует провести анализирующее скрещивание — гибрид скрестить с рецессивом:

$$\begin{array}{c}
 \text{♀ } AaBb \quad \quad \quad \times \quad \quad \quad \text{♂ } aabb \\
 \text{Гаметы} \quad \left( AB \right) \left( Ab \right) \left( aB \right) \left( ab \right) \quad \quad \quad \left( ab \right) \\
 \text{Гибриды } F_2: \quad AaBb \text{ Красные;} \\
 \quad \quad \quad Aabb \text{ Белые;} \\
 \quad \quad \quad aaBb \text{ Белые;}
 \end{array}$$

Расщепление в  $F_2$  будет 1 : 3, но не 1 : 1. Значит, здесь имеет место комплементарное взаимодействие.

Расщепление 9 : 3 : 4 наблюдается в том случае, если доминантный ген, обуславливающий признак, проявляет себя по-разному в присутствии доминантного и рецессивного аллелей комплементарного гена. Например, у ржи при скрещивании гомозиготных белозерных растений с желтозерными гибриды имеют зеленую окраску зерновок, а в  $F_2$  наблюдается расщепление в соотношении:

9 зеленых : 3 желтых : 4 белых. В этом случае зеленая окраска зерновок детерминируется сочетанием доминантных аллелей  $A-B$ , желтая — одним доминантным аллелем  $A$ , а белозерные растения имеют генотипы  $aaB$ - и  $aabb$ , что свидетельствует о том, что доминантный аллель  $B$  не имеет собственного фенотипического проявления.

Расщепление  $9 : 3 : 3 : 1$  может наблюдаться, если каждый из комплементарных генов имеет собственное фенотипическое проявление. Например, у томата при скрещивании растений, имеющих желтую окраску плодов (генотип  $rrTT$ ) с сортом, имеющим оранжевую окраску плодов (генотип  $RRtt$ ), гибриды  $F_1$  имеют красную окраску плодов. В  $F_2$  наблюдается расщепление растений в соотношении:  $9/16$  красноплодных ( $R-T$ ),  $3/16$  оранжеплодных ( $R-tt$ ),  $3/16$  желтоплодных ( $rrT$ -),  $1/16$  с желто-оранжевыми плодами  $rrtt$ .

Расщепление  $9 : 6 : 1$  наблюдается в том случае, если комплементарные гены, каждый в отдельности, обуславливают одинаковое проявление признака, а при совместном сочетании в генотипе в доминантном и рецессивном состояниях детерминируют новое его фенотипическое проявление. По такому типу комплементарного взаимодействия генов наследуется форма плодов у тыквы. Растения могут иметь сферическую, дисковидную и удлиненную форму плодов. При скрещивании двух гомозиготных сортов, имеющих сферическую форму плодов, в  $F_1$  получают растения с дисковидными плодами, а в  $F_2$  наблюдается расщепление:  $9/16$  растений (генотип  $A-B$ -) формируют плоды дисковидной формы, 6 растений (генотип  $A-bb$  и  $aab$ -) — сферической, а  $1/16$  растений (генотип  $aabb$ ) — удлиненной формы.

Комплементарное взаимодействие по своей природе очень сходно с новообразованием, поэтому многие исследователи эти два типа взаимодействия относят к одному — комплементарности.

Комплементарное взаимодействие генов имеет большое значение для селекции и эволюции, так как обеспечивает появление новых признаков.

### 2.7.3. Криптомерия

Известны рецессивные гены, отрицательно влияющие на способность организма синтезировать определенное вещество. В данном случае гены, влияющие на дальнейшее развитие признака, находятся в скрытом состоянии и на фенотип организма не влияют. Примером этого явления служит альбинизм, при котором организм неспособен образовывать пигмент даже в радужной оболочке глаз, в результате чего другие гены, модифицирующие развитие пигмента, остаются в скрытом (криптомерном) состоянии. Криптомерия (двойной рецессивный эпистаз) возникает в тех случаях, когда рецессивный ген скрывает действие доминантного аллеля.

Так, при скрещивании белых мышей с черными в первом поколении наблюдалось появление особей с дикой окраской «агути», обычно наследуемой как доминантный признак. Во втором поколении появились три фенотипа в соотношении: 9 агути, 3 черных и 4 белых (рис. 2.8).

$$P: \overset{\text{черный}}{CCaa}^{\text{♂}} \times \overset{\text{альбинос}}{ccAA}^{\text{♀}}$$

$$F_1: CcAa^{\text{♂}} \times CcAa^{\text{♀}}$$

♀ \ ♂	CA	Ca	cA	ca
CA	CCAA Агути	CCAa Агути	CcAA Агути	CcAa Агути
Ca	CCaA Агути	CCaa Черная	CcAa Агути	Ccaa Черная
cA	CcAA Агути	CcAa Агути	ccAA Альбинос	ccAa Альбинос
ca	CcAa Агути	Ccaa Черная	ccAa Альбинос	ccaa Альбинос

Рис. 2.8. Наследование окраски при скрещивании черных и белых мышей (криптомерия)

Такое наследование окраски объясняется присутствием двух пар генов: гена *C*, вызывающего развитие пигмента, и его аллеля *c*, приводящего к альбинизму; гена *A*, обуславливающего неравномерное распределение пигмента по волосу, характерное для окраски «агути», и его аллеля *a*, вызывающего равномерное распределение пигмента, наблюдаемое у черных мышей.

#### 2.7.4. Эпистатическое взаимодействие генов

Тип взаимодействия неаллельных генов, при котором один доминантный ген подавляет действие другого неаллельного гена, называется *доминантным эпистазом*. Ген, который блокирует действие другого гена, называется *эпистатичным* (*ингибитором*, *супрессором*), а ген, действие которого подавлено, — *гипостатичным*. Явление доминантного эпистаза установлено при изучении наследования масти у лошадей и окраски пера у кур.

У лошадей вороная масть определяется доминантным геном *B*, рыжая — *b*. Ген *C* обуславливает серую масть и является эпистатичным к генам *B* и *b*. Рecessивный ген *c* не влияет на проявление масти у лошадей.

При наследовании серой масти в потомстве второго поколения наблюдается расщепление в соотношении: 12 серых, 3 вороных и 1 рыжая лошадь (рис. 2.9).

$$P: \overset{\text{рыжий}}{c c b b} \bar{\eta} \times \overset{\text{серый}}{C C B B} \bar{\delta}$$

$$F_1: C c B b \bar{\eta} \times C c B b \bar{\delta}_{\text{серый}}$$

C <sub>1</sub> \ C <sub>2</sub>	Фенотип и генотип			
	CB	Cb	cB	cb
CB	CCBB Серый	CCBb Серый	CcBB Серый	CcBb Серый
Cb	CCBb Серый	CCbb Серый	CcBb Серый	Ccbb Серый
cB	CcBB Серый	CcBb Серый	ccBB Вороной	ccBb Вороной
cb	CcBb Серый	Ccbb Серый	ccBb Вороной	ccbb Рыжий

Рис. 2.9. Наследование серой окраски у лошадей при взаимодействии двух пар генов (эпистаз и гипостаз). Эпистатирует серая масть

При эпистатическом действии генов в  $F_2$  может наблюдаться расщепление в соотношении: 13 : 3; 9 : 7 или 9 : 3 : 4. Так, если гипостатичный аллель имеет тот же фенотипичный эффект, что и доминантный эпистатичный ген, то в  $F_2$  расщепление гибридов будет в соотношении 13 : 3. Такое расщепление проявляется при скрещивании двух пород кур: белый леггорн и белый плимутрок.

Окраска белого леггорна определяется геном *C*, который отвечает за черное оперение. Ген *I* подавляет действие гена *C* и у леггорна окраска оперения белая, отсюда генотип *CCII*. Генотип белого плимутрока — *ccii*. Имеем:

$$P: \overset{\text{белые}}{C C I I} \bar{\eta} \times \overset{\text{белые}}{c c i i} \bar{\delta}$$

$$F_1: C c I i \bar{\eta} \times C c I i \bar{\delta}_{\text{белые}}$$

В  $F_2$  появляются два фенотипических класса — 13 белых и 3 черных. Здесь имеет место дигибридное скрещивание. Гены супрессоры изменили обычное соотношение: 9 : 3 : 3 : 1 (рис. 2.10). Черная окраска проявляется при отсутствии гена подавителя.

Наследование некоторых признаков может быть обусловлено так называемым рецессивным эпистазом, когда развитие признака подавляется рецессивным аллелем эпистатичного гена. В этом случае расщепление в  $F_2$  соответствует 9 : 7 или 9 : 3 : 4.

### 2.7.5. Полимерия

*Полимерией* называют такой тип взаимодействия генов, при котором на один признак действует несколько пар неаллельных генов. По полимерному (полигенному) типу наследуются большинство количественных признаков и некоторые качественные.

♂ \ ♀	Фенотип и генотип			
	<i>CI</i>	<i>Ci</i>	<i>ci</i>	<i>ci</i>
<i>CI</i>	<i>CCII</i> Белая	<i>CCi</i> Белая	<i>CcII</i> Белая	<i>Cci</i> Белая
<i>Ci</i>	<i>CCII</i> Белая	<i>CCii</i> Черная	<i>CcII</i> Белая	<i>Ccii</i> Черная
<i>ci</i>	<i>CcII</i> Белая	<i>Ccii</i> Белая	<i>ccII</i> Белая	<i>ccii</i> Белая
<i>ci</i>	<i>CcII</i> Белая	<i>Ccii</i> Черная	<i>ccII</i> Белая	<i>ccii</i> Белая

Рис. 2.10. Наследование окраски пера у кур (эпистаз)

Кумулятивная (аддитивная) полимерия. Впервые этот тип взаимодействия установил Герман Нильсон-Эле при изучении наследования окраски чешуи овса и окраски эндосперма зерен пшеницы. Так, при скрещивании растений пшеницы, имеющих красный эндосперм зерна, с растением с белым эндоспермом в  $F_1$  все растения имели розовую окраску, а в  $F_2$  наблюдалось расщепление 15 растений по разной степени окраски и одно белое (рис. 2.11). При учете трех признаков расщепление в  $F_2$  равнялось 63 : 1.

$$PP: \overset{\text{темно-красная}}{R_1R_1R_2R_2} \times \overset{\text{белая}}{r_1r_1r_2r_2}$$

$$F_1: R_1r_1R_2r_2 \times R_1r_1R_2r_2$$

♂ \ ♀	Фенотип и генотип			
	$R_1R_2$	$R_1r_2$	$r_1R_2$	$r_1r_2$
$R_1R_2$	$R_1R_1R_2R_2$ Темно-красная	$R_1R_1R_2r_2$ Красная	$R_1r_1R_2R_2$ Красная	$R_1r_1R_2r_2$ Розовая
$R_1r_2$	$R_1R_1R_2r_2$ Красная	$R_1R_1r_2r_2$ Розовая	$R_1r_1R_2r_2$ Розовая	$R_1r_1r_2r_2$ Светло-красная
$r_1R_2$	$R_1r_1R_2R_2$ Красная	$R_1r_1R_2r_2$ Розовая	$r_1r_1R_2R_2$ Розовая	$r_1r_1R_2r_2$ Светло-красная
$r_1r_2$	$R_1r_1R_2r_2$ Розовая	$R_1r_1r_2r_2$ Светло-красная	$r_1r_1R_2r_2$ Светло-красная	$r_1r_1r_2r_2$ Белая

Рис. 2.11. Наследование окраски эндосперма у зерна пшеницы в  $F_2$  (полимерия)

Было отмечено, что интенсивность пигментации усиливалась с увеличением числа генов, влияющих на развитие пигмента. В дан-

ном случае происходит накопление действия генов, усиливающих развитие признака, когда действие их как бы суммируется. Такое действие генов называют *аддитивным* (суммирующим), а сами гены, усиливающие развитие признака, — *аддитивными*. Следовательно, при аддитивном действии генов величина признака зависит от числа генов, влияющих на усиление его развития.

У гибридов  $F_1$  имеются лишь два неаллельных доминантных гена и окраска розовая. Гибрид  $F_1$  дает четыре типа гамет:  $R_1R_2 > R_1r_2 > r_1R_2 > r_1r_2$  (см. рис. 2.11). При самоопылении между собой появилось потомство  $F_2$ .

Итого в  $F_2$  получено 15 окрашенных зерен и 1 белое. Окрашенные зерна имеют разную степень яркости:  $R_1R_1R_2R_2$  — темно-красная окраска,  $R_1R_1R_2r_2$  — красная,  $R_1r_1R_2R_2$  — розовая,  $R_1r_1R_2r_2$  — светло-красная. Расщепление по фенотипу сложное — 1 : 4 : 6 : 4 : 1.

*Некумулятивная (неаддитивная) полимерия*. При этом типе полимерии для реализации генотипа не имеет значения число доминантных генов. Разные гены как бы дублируют действия друг друга, и одной доминантной аллели любого из взаимодействующих генов достаточно для проявления изучаемой фенотипической характеристики. Как и при кумулятивной полимерии, здесь проявляется в  $F_2$  расщепление 15 : 1 при учете двух признаков.

Так, при скрещивании растения пастушьей сумки с треугольной формой стручка ( $A_1A_1A_2A_2$ ) с растением, имеющим округлую форму ( $a_1a_1a_2a_2$ ), в  $F_1$  все растения имели треугольную форму стручка ( $A_1a_1A_2a_2$ ), а в  $F_2$  — 15 с треугольным и 1 с округлым стручком (рис. 2.12).

♂ \ ♀	Фенотип и генотип			
	$A_1A_1$	$A_1a_2$	$a_1A_2$	$a_1a_2$
$A_1A_1$	$A_1A_1A_2A_2$ Треугольная	$A_1A_1A_2a_2$ Треугольная	$A_1a_1A_2A_2$ Треугольная	$A_1a_1A_2a_2$ Треугольная
$A_1a_2$	$A_1A_1A_2a_2$ Треугольная	$A_1A_1a_2a_2$ Треугольная	$A_1a_1A_2a_2$ Треугольная	$A_1a_1a_2a_2$ Треугольная
$a_1A_2$	$A_1a_1A_2A_2$ Треугольная	$A_1a_1A_2a_2$ Треугольная	$a_1a_1A_2A_2$ Треугольная	$a_1a_1A_2a_2$ Треугольная
$a_1a_2$	$A_1a_1A_2a_2$ Треугольная	$A_1a_1a_2a_2$ Треугольная	$a_1a_1A_2a_2$ Треугольная	$a_1a_1a_2a_2$ Округлая

Рис. 2.12. Наследование формы стручка у пастушьей сумки (тип некумулятивной полимерии) в  $F_2$

Полимерный тип взаимодействия генов имеет большое значение для понимания наследования количественных признаков. Для них характерно *постоянно-промежуточное наследование*, т. е. первое поколение обычно промежуточно по средней величине признака между родительскими сортами или породами. Постоянно-промежуточное наследование у животных наблюдается по большинству хозяйственно-полезных признаков: длине, тонине и густоте шерсти у овец, плодовитости и молочности у свиней, молочной продуктивности и содержанию жира в молоке у коров и др. Как и в случае полимерии, при изучении наследования таких признаков невозможно определить, какие гены имеются у того или иного животного, так как каких-либо специфических особенностей влияния отдельных генов нет, и о наследственности каждой особи можно судить лишь по конечным результатам влияния всего генотипа — уровню продуктивности.

В большинстве случаев аддитивные гены в гомозиготе вдвое повышают проявление признака по сравнению с его проявлением в гетерозиготе, так как каждый из них усиливает развитие признака по сравнению с их рецессивным аллелем.

Известен и второй тип действия генов, усиливающий развитие признака, когда эффект действия отдельных генов как бы перемножается; в результате степень изменения признака соответствует произведению, сомножители которого — эффект действия каждого гена. Такой тип взаимодействия генов называется *мультипликативным*, встречается он сравнительно редко. При резком различии исходных форм по развитию изучаемого признака при мультипликативном действии генов потомство получается с меньшим развитием признака, т. е. наблюдается как бы неполное доминирование более низкой величины этого признака. В племенной работе аддитивные гены имеют большее значение, чем мультипликативные, так как их положительное влияние на развитие признака обычно сильнее влияния мультипликативных генов.

### 2.7.6. Модифицирующее действие генов

Гены, не проявляющие собственного действия, но оказывающие влияние на эффект действия других генов, называются *генами-модификаторами*. Они не детерминируют какой-либо признак, а усиливают (*интенсификаторы*) или ослабляют (*супрессоры*) проявление других (основных) генов, влияющих на развитие определенных признаков. Гены основного действия называются *олигогенами*. Действие гена-модификатора зависит от состояния, в котором он находится (доминантном или рецессивном), от генотипа особи, условий среды. Гены-модификаторы, не имея собственного фенотипического проявления, обуславливают степень проявления признака, контролируемого олигогеном. Если ген-модификатор находится в генотипе в рецессивном состоянии, он обычно не оказывает влияния

на признак, если в доминантном — в значительной степени влияет на характер проявления признака.

Гены-модификаторы относятся к генам, вызывающим переходные формы взаимодействия. Например, известно не менее трех пар генов-модификаторов, влияющих на количество красного пигмента в волосе крупного рогатого скота. Поэтому у гомозиготных по рецессивному гену красной масти животных интенсивность окраски колеблется от вишневой, как у красной горбатовской породы, до палевой и почти белой с желтоватым оттенком, как у коров симментальской породы. У плодовой мухи дрозофилы установлены гены-модификаторы, влияющие на усиление или ослабление действия гена, нарушающего нормальное жилкование крыльев.

Взаимодействующие гены	Генотип		Фенотип
D и O	DDOO	DdOO	Дымчатые
	DDOo	DdOo	
D и o	DDoo	Ddoo	Араби
D и O	ddOO	ddOo	Камбар
D и o		ddoo	Камбар

$$P: DdOo \times DdOo$$

♀ \ ♂	♂			
	DO	Do	dO	do
DO	DDOO	DDOo	DdOO	DdOo
Do	DDOo	DDoo	DdOo	Ddoo
dO	DdOO	DdOo	ddOO	ddOo
do	DdOo	Ddoo	ddOo	ddoo

Рис. 2.13. Схема действия гена ослабителя. Наследование окраски слухка

Гены-модификаторы имеют большое селекционное значение. В результате накопления небольших желательных изменений признака, вызванных генами-модификаторами, можно усилить степень его развития, подавить проявление нежелательных признаков и даже изменить степень доминирования того или иного признака. Примером этому может служить белоголовая масть крупного рогатого скота геррефордской породы. Оказалось, что при пастбищном содержании геррефордов в условиях сильной инсоляции у животных иногда возникало заболевание рак глаза, причем оно наблюдалось в основном у особей с не пигментированными веками; по мере же усиления пигментации частота заболевания снижалась. При интенсивной пигмен-

Для множественного аллеломорфизма характерно влияние всех аллелей на один и тот же признак, различие между ними сводится главным образом лишь к степени развития признака. Вторая особенность множественного аллелизма заключается в том, что в клетках диплоидных организмов содержится максимум два аллеля из нескольких, так как они находятся в одном и том же локусе хромосомы. Чтобы показать на схемах при анализе скрещиваний, что участвующие в них гены относятся к серии аллелей, соответствующие гены обычно обозначают одной для всей серии аллелей буквой, но ставят более мелким шрифтом значки или цифры (индексы), указывающие, какой именно ген из серии аллелей участвует в скрещивании.

У плодовой мухи дрозофилы известны многочисленные серии аллелей, влияющие на окраску глаз или развитие щетинок, состоящие из 20 и более аллелей. У крупного рогатого скота установлена серия аллелей одной из групп крови, содержащая 300 членов этой серии.

Третья особенность множественного аллеломорфизма состоит в том, что по характеру доминирования аллеломорфные признаки располагаются в последовательном ряду: чаще всего нормальный, т. е. неизменный признак доминирует над всеми остальными; второй член этой серии, рецессивный по отношению к первому, доминирует над всеми последующими и т. д. При кодоминировании у гетерозиготной особи все они равнозначны, т. е. у такой особи будут выражены оба аллеломорфных признака.

Например, окраска шерсти кроликов в серии аллеломорфов располагается в такой последовательности: черная ( $C$ ) > темная шиншилла ( $c^{chd}$ ) > шиншилла ( $c^{chm}$ ) > светлая шиншилла ( $c^{chd}$ ) > горностаевая (гималайская) ( $c^h$ ) > альбинос ( $c$ ).

Множественный аллеломорфизм имеет биологическое и практическое значение, так как усиливает комбинативную изменчивость, особенно генотипическую. У крупного рогатого скота серия более чем из 300 аллелей одной из групп крови при кодоминировании этого признака дает теоретически 45 150 комбинаций, что создает широкие возможности для их использования при решении вопросов, связанных с происхождением пород и отдельных животных.

## 2.9. Плейотропное действие генов

При изучении действия многих генов было установлено, что каждый из них действует не на один, а на несколько разных признаков. Множественное действие одного гена называется *плейотропным*. Примером такой мутации может служить наследование окраски шерсти у каракульских овец. Доминантный ген, в этом случае определяющий окраску шерсти, одновременно оказывается рецессивным в отношении жизнеспособности особей.

У крупного рогатого скота и кур известна коротконогость. Такие формы встречаются только в гетерозиготном состоянии. Гомозиготные формы погибают, т. е. в этом случае гены коротконогости также влияют на жизнеспособность особей. У дрозофилы ген белой окраски глаз влияет одновременно на окраску и форму некоторых органов, снижает плодовитость и жизнеспособность мух. Заболевание меланосаркомой встречается преимущественно у лошадей серой масти.

У человека установлен доминантный ген, вызывающий синдром Марфана, определяющий признак «паучьи пальцы» (арахнодактилия). Одновременно он определяет аномалии (врожденный подвывих) хрусталика глаза, пороки сердца и аневризму аорты, повышенное содержание адреналина в крови. Взрослых с синдромом Марфана отличает высокий рост за счет удлинённых конечностей с длинными тонкими (паукообразными) пальцами. Синдромом Марфана страдали президент США Авраам Линкольн, великий итальянский скрипач Николо Паганини и президент Франции Шарль де Голль.

В медицине и ветеринарии наиболее изучены так называемые синдромные и биохимические плейотропии. Синдром — комплекс патологических изменений фенотипа, обусловленных мутацией одного гена.

Примером синдромной плейотропии может служить рецессивная мутация гена, кодирующего фермент *галактозо-1-фосфат уридилтрансферазу*, необходимый ребенку для усвоения молочного сахара. Эта мутация обуславливает заболевание *галактоземией* и оказывает плейотропный эффект на комплекс признаков. У больного проявляются слабоумие, слепота, цирроз печени. Предупредить развитие заболевания можно, если больного перевести на искусственную диету, не содержащую молочного сахара.

Примером биохимической плейотропии, послужившей моделью для изучения сложных взаимодействий структурных генов и характера их проявления в фенотипе особи, могут служить мутации генов, контролирующих метаболизм аминокислот фенилаланина и тирозина. Нарушение этого метаболизма обуславливает патологические изменения целой серии признаков у человека и вызывает такие заболевания, как *фенилкетонурия*, *алкаптонурия*, *критцизм*, *альбинизм*. Устранить вышеуказанные формы плейотропии можно лишь восполнением недостающего в организме вещества или удалением избытка соединения, которое накапливается в результате мутации гена.

Плейотропное действие гена в большинстве случаев — явление нежелательное для практической селекции растений и животных, плейотропия затрудняет отбор полезных форм, так как позитивное изменение одного признака может одновременно сопровождаться негативным изменением другого признака.

Плейотропное действие генов связано непосредственно со временем их перехода в активное состояние. Чем раньше проявится аллель, тем больше эффект плейотропии. Оно проявляется косвенно — путем влияния на признак, регулирующий развитие других особенностей организма, а также через существующие в организме корреляции, когда изменение одного признака влечет за собой изменение других, с ним связанных.

## 2.10. Летальное действие генов

Летальным называется ген, вызывающий нарушение в развитии организма, что приводит к его гибели или уродству. При разных летальных генах организмы гибнут на различных стадиях развития, причем иногда можно наблюдать аборт или рождение уродов. Однако чаще они гибнут на ранних стадиях развития и регистрируются как ранняя эмбриональная смертность. Обычно летальное действие таких генов рецессивно, т. е. проявляется лишь тогда, когда они находятся в гомозиготном состоянии. При возникновении мутаций с доминирующим летальным действием организм погибает, не давая потомства, следовательно, проследить их наследование не удастся, можно только установить рождение урота.

Среди овец каракульской породы встречаются животные с красивой серебристо-серой (*ширази*) окраской шкурки, оцениваемой дороже, чем обычный черный каракуль. При скрещивании серых овец с серыми баранами оказалось, что они всегда гетерозиготны, так как в их потомстве всегда было 25 % черных ягнят. В то же время 25 % ягнят серой окраски погибали в течение 9 месяцев после рождения от хронической тимпаниии при переходе на грубый корм. Причиной заболевания оказалось нарушение парасимпатической нервной системы. Когда же скрещивали серых баранов с черными матками или серых маток с черными баранами, то в потомстве оказывалось 50 % серых и 50 % черных ягнят, причем серые ягнята не заболели. Оказалось, что в гомозиготном состоянии доминантный ген, вызывающий развитие серой окраски, обладал летальным действием, основанным на нарушении функций парасимпатической нервной системы.

У лисиц встречаются две очень ценные окраски меха — беломордая и платиновая, обусловленные генами, доминирующими в гетерозиготном состоянии, но вызывающими гибель зародышей на ранней стадии развития в гомозиготном. В таких случаях соотношение фенотипов во втором поколении меняется, так как из трех доминантных форм одна, гомозиготная по летальному гену, погибает, в результате чего соотношение фенотипов становится 2 : 1.

Аналогичное расщепление наблюдается у зеркального карпа в отношении наследования недоразвития чешуи. В этом случае она

сохраняется только на средней линии тела, поэтому такой карзывается линейным. При скрещивании между собой линейных пов потомство всегда расщепляется в соотношении: 2 линейных с нормальной чешуей, так как зародыши, гомозиготные по вызывающему недоразвитие чешуи, погибают на ранних стадиях развития.

Однако в большинстве случаев летальные гены рецессивны, терозиготные по ним особи нормальные по фенотипу. О наличии в генотипе родителей таких генов можно судить по появлению потомстве гомозиготных по этим генам уродов, мертворожденных а также абортюв.

Летальные гены встречаются у сельскохозяйственных животных всех видов. Особенно часто уроды в приплоде свиней появляются в тех случаях, когда хряков долго используют в стаде без учета происхождения их потомства, в результате чего таких хряков спаривают с их дочерьми или сестрами.

При искусственном осеменении, когда от одного быка можно получить несколько тысяч телят в год, опасность распространения вредных генов очень велика. Производитель, гетерозиготный по летальному гену, передает этот ген половине своих потомков, и среди спаренных с ним коров не найдется достаточного числа терозигот по этому же гену, от которых может быть получено значительное число гомозиготных дефектных телят, то обнаружить телят такого гена можно только через несколько поколений.

Если установлен наследственный характер уродства, родит урода необходимо выбраковать, в первую очередь, всех матерей уродов, а из числа отцов сохранить лишь наиболее выдающихся по продуктивности потомства. Однако таких производителей нельзя спаривать с родственными им животными; сыновей их надо брать путем спаривания с заведомо гетерозиготными по данному летальному гену матками, обычно родственными этим сыновьям. Если производитель даст от них только нормальных потомков, то можно считать, что он не является гетерозиготным по летальному гену; тогда допускается его свободное использование в дальнейших спариваниях без ограничения количества используемого от потомства.

К настоящему времени у крупного рогатого скота определено 46 летальных генов, у лошадей — 10, у свиней — 18, у овец — у кур — 45, у индеек — 6, у уток — 3. Когда летальный ген обуставляет в гетерозиготном состоянии развитие хозяйственно ценного признака, то выбраковывать таких животных нецелесообразно; в подобных случаях прибегают к спариваниям, при которых не может перейти в гомозиготное состояние, например, серых французских овец спаривают с черными баранами, платиновых и черных лисич — с обычными серебристо-черными и т. п.

Если гены вызывают гибель 50—99 % особей, то их называют *полуметальными*. Гены, вызывающие гибель менее 50 % особей, носят название *субвитальных*.

## 2.11. Пенетрантность и экспрессивность

Влияние генов-модификаторов и внешней среды на развитие признака приводит к тому, что у разных особей признак фенотипически проявляется по-разному, а у некоторых особей может вообще не проявиться.

*Пенетрантность* — это частота фенотипического проявления гена среди его носителей (организм может быть гетерозиготным или гомозиготным по доминантным и рецессивным генам). Пенетрантность может быть полной (100 %), если у всех носителей гена имеется фенотипическое его проявление, и неполной (80; 75 % и т. д.), если действие гена проявляется не у всех носителей.

Для описания характера и степени проявления гена, оказавшегося пенетрантным, употребляется термин *экспрессивность*. Термины «пенетрантность» и «экспрессивность» используются для сравнения фенотипических проявлений у разных особей, генетически идентичных по определенному признаку. Это значит, что если у организма ген фенотипически проявил себя, он пенетрантен, а степень выраженности пенетрантного гена показывает его экспрессивность.

Многие гены имеют полную пенетрантность и экспрессивность. В опытах Г. Менделя все горошины, несущие доминантные аллели, определяющие желтую окраску и гладкую поверхность, как в гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии, были желтыми и гладкими. У человека гены, отвечающие за развитие групп крови, также имеют полную пенетрантность. Ген атеросклероза у человека пенетрантен только на 40 %.

Примером экспрессивности и различного фенотипического проявления гена может служить окраска меха у кролика, определяемая серией множественных аллелей гена *C*. Гималайская окраска меха определяется аллелем  $c^h$  и фенотипически проявляется в белой окраске меха, но с черной окраской кончиков лап, ушей, носа и хвоста. Окраска меха зависит от биохимических реакций, протекающих в клетках кожи, контролирующих выработку меланина, и от температуры окружающей среды. Кролик, выращенный при температуре выше 30°C, оказывается сплошь белым. Если выщипать небольшой участок белой шерсти и систематически его охлаждать, то на нем вырастет черная шерсть. Пониженная температура влияет на активность генов, контролирующих выработку определенных ферментов.

Важное значение для характера проявления генов имеют наличие и активность генов-модификаторов, определяющих степень экспрессивности генов, в зависимости от условий среды.

## 2.12. Генный баланс и генотипическая среда

Признак организма есть результат взаимодействия многих генов, входящих в генотип данного организма.

Взаимодействие генов в процессе развития, существование генов-модификаторов, плейотропного действия генов, а также влияние генотипа в целом на степень развития признака привели к формированию понятий *генотипическая среда* как комплекс всех генов организма, в котором происходит действие изучаемого гена и *генный баланс* — соотношение и взаимодействие между собой всех генов, влияющих в той или иной степени на развитие признака. Отсюда вытекает условность приписываемого гену действия. Обычно гены обозначают названием признака, который возникает в организме при их изменении, например, «ген белогозкости», «ген черной окраски», «ген комолости» (безрогости). На самом же деле признаки «черная окраска» или «белые глаза» развились в результате изменения генного баланса, вследствие чего появилась иная окраска тела или глаз.

Чем сложнее наследственная обусловленность признака, тем выше его наследственная изменчивость, так как любая мутация генов, влияющих на его развитие, приводит к нарушению генного баланса и изменению развития признака.

Аналогичное явление наблюдается и при скрещиваниях, примерами чего могут служить разные типы взаимодействия генов. Иногда от очень ценного по генотипу животного в результате спаривания его с другими рождается неудовлетворительное потомство из-за того, что в генотип потомства вносится неблагоприятное для развития желаемого признака изменение генного баланса.

В других случаях, наоборот, от посредственного животного может быть получен прекрасный приплод, если в генотипе такого родителя окажутся гены, которых недостает в общем весьма ценном комплексе генов у тех животных, с которыми оно спаривается. Поэтому в животноводстве часто говорят о хорошей или плохой сочетаемости наследственности у представителей отдельных пород, линий, производителей и учитывают указанные особенности при подборе пар. Во всех таких случаях причина положительных или отрицательных результатов подбора заключается в изменении генного баланса, смещающего развитие признака или комплекса признаков в ту или иную сторону.

## 2.13. Взаимодействие генотипа и среды

Развитие организма животных и всех его особенностей — это результат сложного взаимодействия между наследственностью и сре-

дой, поэтому вопросы взаимодействия генотипа и среды постоянно находятся в центре внимания селекционеров и занимают важную роль в совершенствовании методов и приемов селекции сельскохозяйственных животных. Под взаимодействием «генотип — среда» понимается специфичность существования породы, линии или отдельной особи в различных условиях среды. Или, выражаясь по-другому, одна среда лучше отвечает требованиям генотипа и способствует лучшему проявлению генетических задатков породы, линии, отдельной особи, в то время как в других условиях среды этого не происходит.

Реакция одного и того же организма, особи на изменяющиеся условия внешней среды будет далеко не одинаковой. Способность генотипа проявляться в различных условиях среды отражает норму его реакции — способность реагировать на изменяющиеся условия развития. Признаки как таковые не наследуются, они развиваются лишь на основе взаимодействия генотипа со средой. Наследуется только комплекс генов, который определяет норму реакции организма, изменяющую проявление и выражение признаков в разных условиях среды. Среда оказывает влияние не только на проявление доли генотипической изменчивости признаков, но и на структуру фенотипического разнообразия в результате взаимодействия «генотип — среда». Причем животное, имеющее высокую продуктивность в одних условиях среды, может иметь среднюю или даже худшую продуктивность в другой среде.

Эффект взаимодействия генотипа и среды зависит от степени наследуемости признака. Признаки с низкой наследуемостью (половая зрелость, жизнеспособность, яйценоскость, оплодотворяемость и др.) сильнее подвержены взаимодействию «генотип — среда». В то же время по таким признакам, как живая масса взрослых особей, содержание жира и белка в молоке, масса и качество яиц, характеризующихся высокой степенью наследуемости, взаимодействия практически не наблюдается. По-видимому, проводить оценку животных по высоконаследуемым показателям достаточно по результатам испытания в одном стаде, а по остальным признакам их оценку нужно проводить в таких условиях, в которых они будут использоваться.

Доля генотипического разнообразия в общей изменчивости по большинству хозяйственно полезных признаков (молочности, яйценоскости, скороспелости, живой массе и пр.) полнее проявляется при правильном выращивании и полноценном кормлении животных. Поэтому в повышении эффективности оценки и отбора животных для воспроизводства стада большую роль играет выбор условий среды при выращивании молодняка. Взаимодействие «генотип — среда» определяется в двухфакторном дисперсионном комплексе как доля влияния сочетания генотипических и средовых факторов.

С практической точки зрения взаимодействие генотипа и среды — существенный фактор, поэтому перспективные для селекционно-племенной работы производители должны быть оценены и отобраны именно в тех же условиях среды, где будет получено и использовано их потомство.

## 2.14. Решение и оформление генетических задач

### 2.14.1. Генетическая символика

Буквенная символика, предложенная Г. Менделем для обозначения качественных признаков, является алгебраической формой выражения законов наследования, которая с некоторыми дополнениями используется и сейчас.

Примером качественного признака 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 гребни 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, обуславливающего развитие рогов.

Родители обозначаются латинской буквой *P* (*Parents* — родители), затем рядом записывают их генотипы. Женский пол обозначают символом ♀ (зеркало Венеры), мужской — ♂ (щит и копье Марса). Между родителями ставят знак «×», обозначающий скрещивание. Генотип материнской особи пишут на первом месте (слева), а отцовской — на втором.

При генетическом анализе ниже скрещивания родителей выписывают все типы гамет (яйцеклеток и сперматозоидов). Первое поколение обозначается  $F_1$  (*Filli* — дети), второе поколение —  $F_2$  и т. д. Рядом выписывают генотипы потомков. Доминантные признаки обозначаются заглавными буквами латинского алфавита (*A*, *B*, *C*, *D* и т. д.), рецессивные — малыми буквами (*a*, *b*, *c*, *d* и т. д.).  $F_b$  — возвратное скрещивание, т. е. скрещивание особи первого поколения с одним из родителей,  $F_c$  — анализирующее скрещивание.

Гены обозначаются на латинском или английском языке. В качестве названий генов используются слова, характеризующие их основное проявление. Для генов, имеющих одинаковое или сходное проявление, но расположенных в разных локусах, принято исполь-

звать одинаковое название, но с цифровым нижним индексом (например,  $A_1A_1A_2A_2$ ). Гены принято обозначать сокращенно символами из 1—4 букв; при этом сокращенное обозначение не должно совпадать с любым другим для генов организмов данного вида. При сокращении в качестве первой берется первая буква названия и к ней, если необходимо, добавляются непосредственно следующие за ней буквы из других слов, входящих в название.

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 гребней 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 адалузских 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 используются 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 *hemoglobinum*). Соответственно гены, обуславливающие содержание в плазме крови трансферринов *A* и *B*, обозначают символами  $Tf^A$  и  $Tf^B$ .

Эффекты генов выявляются путем сравнения стандарта с организмами, которые отличаются от него по наследственным признакам. В качестве стандарта выбирают дикую форму предка культурных форм или наиболее примитивную из культурных форм.

Каждый ген представлен двумя и более аллельными состояниями, одно из них считается аллелью дикого типа, который обозначается символом с индексом «+» в серии множественных аллелей, которые либо доминантны, либо рецессивны по отношению к дикому типу. Все аллельные состояния гена обозначают одной буквой с разными цифрами или буквенными индексами, которые приписываются сверху (например:  $c^b$ ;  $c^{b1}$ ;  $c^1$  и т. д.).

Признаки дикой расы дрозофилы, обитающей в природе, принимаются за норму. Аллель дикой расы дрозофилы обозначается символом «+» или малой буквой, обозначающей мутантную особь, которая участвует при скрещивании, но с символом ( $a^+$ ). Диплоидный набор хромосом соматических клеток, в которых находятся аллельные гены, контролирующие развитие признака, обозначают

соответствующими символами и горизонтальными черточками:

$\frac{Vg^+}{Vg^+} \times \frac{Vg}{Vg}$ , что означает схему скрещивания самки дикой расы дрозофилы с самцом линии *vestigial*. Эту схему можно записать несколько иначе:  $\frac{Vg}{Vg} \times \frac{Vg}{Vg}$ , а также  $\frac{VgVg}{VgVg} \times \frac{VgVg}{VgVg}$ .

Таким образом, хромосомы обозначены горизонтальными черточками, а гены, контролирующие развитие признака, — соответствующими буквенными символами.

Существуют следующие способы изображения генотипов гибридов:

- 1)  $AaBbcc$ ;
- 2)  $A/a B/b c/c$  или  $+/a +/b c/c$ ;
- 3)  $\frac{A}{a} \frac{b}{b} \frac{c}{c} \times \frac{++}{a b c} \frac{c}{c}$ .

Последний способ позволяет отобразить сцепление между генами:  $\frac{++c}{abc}$  — все три гена сцеплены;  $\frac{++c}{ab c}$  — сцеплены только два первых гена.

Генотипы гамет, как правило, обводят кружком, в отличие от генотипов зигот, которые обводить кружком не следует.

Запись  $\frac{AB}{ab}$  соответствует цис-положению доминантных аллелей,  $\frac{Ab}{aB}$  — транс-положению доминантных аллелей.

Организмы, полученные от спаривания особей с разными признаками, называются гибридами.

#### 2.14.2. Общие методические приемы решения задач

Большинство ошибок, допускаемых студентами при решении задач, связано с невыполнением ими простых правил, которые обучаемые должны усвоить из курса генетики. К этим правилам относятся следующие:

1. Каждая гамета получает гаплоидный набор хромосом (генов). Все хромосомы (гены) имеются в гаметах.
2. В каждую гамету попадает только одна гомологичная хромосома из каждой пары (только один ген из каждой аллели).
3. Число возможных вариантов гамет равно  $2^n$ , где  $n$  — число хромосом, содержащих гены в гетерозиготном состоянии.
4. Одну гомологичную хромосому (один аллельный ген) из каждой пары потомок получает от матери, а другую (другой аллельный ген) — от отца.
5. Гетерозиготные организмы при полном доминировании всегда проявляют доминантный признак. Организмы с рецессивным признаком всегда гомозиготны.

6. Решение задачи на дигибридное скрещивание при независимом наследовании обычно сводится к последовательному решению двух задач на моногибридное (это следует из закона независимого наследования).

Кроме того, для успешного решения задач по генетике следует уметь выполнять некоторые несложные операции и использовать методические приемы, которые приводятся ниже.

Прежде всего, необходимо внимательно изучить условие задачи. Даже те студенты, которые хорошо знают закономерности наследования и успешно решают генетические задачи, часто допускают ошибки, причинами которых является невнимательное или неправильное прочтение условия.

Следующим этапом является определение типа задачи. Для этого необходимо выяснить, сколько пар признаков рассматривается в задаче, сколько пар генов кодируют эти признаки, а также число классов фенотипов, присутствующих в потомстве от скрещивания гетерозигот или при анализирующем скрещивании, и количественное соотношение этих классов. Также необходимо учитывать, связано ли наследование признака с половыми хромосомами, и сцепленно или независимо наследуется пара признаков. Если по этому вопросу прямых указаний в условии нет, то свидетельством о сцепленном наследовании может являться соотношение классов с разными фенотипами в потомстве.

Для облегчения решения можно записать схему скрещивания в черновике, отмечая фенотипы и генотипы особей, известных по условию задачи, а затем начать выполнение операций по выяснению неизвестных генотипов. Для удобства неизвестные гены на черновике можно обозначать значками « $x$ » или « $?$ ».

Выяснение генотипов особей, неизвестных по условию, является основной методической операцией, необходимой для решения генетических задач. При этом решение всегда надо начинать с особей, несущих рецессивный признак, поскольку они гомозиготны и их генотип по этому признаку однозначен —  $aa$ . Выяснение генотипа организма, несущего доминантный признак, является более сложной проблемой, потому что он может быть гомозиготным  $AA$  или гетерозиготным  $Aa$ .

Гомозиготными  $AA$  являются представители «чистых линий», т. е. такие организмы, все предки которых несли тот же признак. Гомозиготными являются также особи, оба родителя которых были гомозиготными по этому признаку, а также особи, в потомстве которых  $F_1$  не наблюдается расщепления. Организм гетерозиготен  $Aa$ , если один из его родителей или потомков несет рецессивный признак, или если в его потомстве наблюдается расщепление.

Следует знать, что доминантный признак во всех случаях, кроме неполного доминирования, проявляется у гетерозиготных особей.

Его несут также фенотипически одинаковые родители, в потомстве которых встречаются особи, отличные от них по фенотипу. При моногенном наследовании доминантный признак всегда проявляется у потомства  $F_1$  при скрещивании гомозиготных родителей (чистых линий) с разным фенотипом (исключение — неполное доминирование).

При определении возможных вариантов распределения генов в гаметах следует помнить, что каждая гамета содержит гаплоидный набор генов и что в нее попадает только один ген из каждой пары, определяющий развитие признака. Число возможных вариантов гамет равно  $2^n$ , где  $n$  — число рассматриваемых пар хромосом, содержащих гены в гетерозиготном состоянии.

Распространенной ошибкой при определении вариантов гамет является запись типов гамет, содержащих одни и те же сочетания генов. Для определения возможных типов гамет более целесообразным вариантом представляется запись *генотипов в хромосомной форме*. Это упрощает определение всех возможных вариантов сочетания генов в гаметах (особенно при полигибридном скрещивании). Иногда некоторые задачи невозможно решить без использования такой формы записи.

Сочетания гамет, а также соответствующие этим сочетаниям фенотипы потомства при дигибридном или полигибридном скрещивании равновероятны, поэтому их удобно определять с помощью решетки Пеннета (комбинационного квадрата). По вертикали откладываются типы гамет, продуцируемых матерью, а по горизонтали — отцом. В клетках таблицы, находящихся на пересечении вертикальных и горизонтальных линий, записываются соответствующие сочетания генов. Обычно выполнение операций, связанных с использованием решетки Пеннета, не встречает затруднений у студентов. Следует учитывать только то, что гены одной аллельной пары надо писать рядом (например:  $AABB$ , а не  $ABAB$ ).

Конечным этапом решения является запись схемы скрещивания в соответствии с требованиями по оформлению, а также максимально подробное изложение всего хода рассуждений по решению задачи с обязательным логическим обоснованием каждого вывода.

### 2.14.3. Оформление и решение задач по генетике

При оформлении задач необходимо уметь пользоваться символами, принятыми в традиционной генетике и приведенными ниже:

♀ — женский организм;

♂ — мужской организм;

× — знак скрещивания;

P — родительские организмы,

$F_1, F_2$  — дочерние организмы первого и второго поколений;

A, B, C, ... — гены, кодирующие доминантные признаки;

$a, b, c, \dots$  — аллельные им гены, кодирующие рецессивные признаки;

$AA, BB, CC, \dots$  — генотипы особей, моногетерозиготных по доминантному признаку;

$Aa, Bb, Cc, \dots$  — генотипы моногетерозиготных особей;

$aa, bb, cc, \dots$  — генотипы рецессивных особей;

$AaBb, AaBbCc, \dots$  — генотипы ди- и тригетерозигот;

$\frac{A}{a} \frac{B}{b} \frac{CD}{cd}$  — генотипы дигетерозигот в хромосомной форме при независимом и сцепленном наследовании;

$(A) (a) (A) (cd)$  — гаметы.

*Пример записи скрещивания.*

Рассмотрим *пример записи скрещивания*. Пусть  $A$  — желтая окраска семян,  $a$  — зеленая окраска семян.

Запись в буквенной форме:

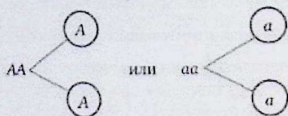
P:	$\frac{Aa}{\text{♀}}$	×	$\frac{aa}{\text{♂}}$
	Желтая		Зеленая
Гаметы	$(A) (a)$		$(a)$
F <sub>1</sub> :	$\frac{Aa}{\text{Желтая}}$		$\frac{aa}{\text{Зеленая}}$
	50 %		50 %

Запись в хромосомной форме:

P:	$\frac{A}{a}$	×	$\frac{a}{a}$
	Желтая		Зеленая
Гаметы	$(A) (a)$		$(a)$
F <sub>1</sub> :	$\frac{A}{a}$		$\frac{a}{a}$
	Желтая		Зеленая
	50 %		50 %

Запись в хромосомной форме является предпочтительной. При написании схемы скрещивания обязательно следует указывать фенотипы всех рассматриваемых особей, поколение, к которому они принадлежат ( $F_1, F_2$  и т. д.), а также пол родителей и потомства. Гаметы следует обвести кружком (при невыполнении этого условия можно спутать гаметы с генами генотипа).

К распространенным ошибкам, допускаемым студентами при оформлении задач, относятся также случаи, когда женский организм написан не слева (принятая форма записи), а справа. Довольно часто встречаются ошибки, когда у гомозиготных особей отмечаются два типа гамет, например:



Такая запись не имеет смысла, так как должно быть указано не число гамет, которых может быть множество, а только их типов. Записи типа «один ребенок будет больным, а второй здоровым» или «первый ребенок родится больным, а второй здоровым» также лишены смысла, поскольку результаты указывают лишь вероятность рождения тех или иных особей.

**Пример 2.1.** У человека альбицизм — аутосомный рецессивный признак. Мужчина альбинос женился на девушке с нормальной пигментацией. У них родилось двое детей — нормальный и альбинос. Определить генотипы всех указанных членов семьи.

*Решение*

Обозначим  $A$  — нормальная пигментация,  $a$  — альбицизм.

1. Запись брака по фенотипам (в черновике):

$P$ : ♀ нормальная пигментация × ♂ альбинос  
 $F_1$ : альбинос × нормальная пигментация

2. Выяснение и запись генотипов, известных по условию задачи.

Генотип особи с рецессивным признаком известен —  $aa$ . Особь с доминантным признаком имеет генотип  $A^*$ :

$P$ : ♀  $A^*$  × ♂  $aa$   
           норма           альбинос  
 $F_1$ :  $aa$              $A^*$   
           альбинос           норма

3. Определение генотипов людей по генотипам родителей и потомков:

а) генотип мужчины и ребенка альбиноса —  $aa$ , так как оба они несут рецессивный признак;

б) женщина и здоровый ребенок имеют в своем генотипе доминантный ген  $A$ , потому что у них проявляется доминантный признак;

в) генотип ребенка с нормальной пигментацией —  $Aa$ , поскольку его отец гомозиготен по рецессиву  $aa$  и мог передать ему только ген  $a$ ;

г) один из детей имеет генотип  $aa$ . Один аллельный ген ребенок получает от матери, а другой — от отца. Поэтому мать должна нести рецессивный ген  $a$ . Ее генотип —  $Aa$ .

4. Запись хода рассуждений по выяснению генотипов и схемы брака в чистовик:

P:	♀ Aa	×	♂ aa
	норма		альбинос
Гаметы	(A)		(a)
	(a)		(a)
F <sub>1</sub> :	Aa		aa
	альбинос 50 %		норма 50 %

Ответ: генотип мужа — aa, жены — Aa, ребенка с нормальной пигментацией — Aa, ребенка-альбиноса — aa.

## 2.15. Решение типовых задач

### 2.15.1. Моногибридное скрещивание (наследование признаков при полном доминировании и разных формах взаимодействия аллельных генов)

*Моногибридным* называется скрещивание, при котором рассматривается наследование одной пары альтернативных (контрастных, взаимоисключающих) признаков, детерминируемых одной парой генов.

При моногибридном скрещивании соблюдается *первый закон Менделя* (закон единообразия), согласно которому при скрещивании гомозиготных организмов у их потомков F<sub>1</sub> проявляется только один альтернативный признак (доминантный), а второй находится в скрытом (рецессивном) состоянии. Потомство F<sub>1</sub> единообразно по фенотипу и генотипу. Ход скрещивания изображен в первой ступени схемы на рис. 2.14.

Согласно второму закону Менделя (закон расщепления) при скрещивании гетерозигот в их потомстве F<sub>2</sub> наблюдается расщепление по генотипу в соотношении 1 : 2 : 1 и по фенотипу в пропорции 3 : 1 (вторая ступень схемы на рис. 2.14).

Фенотипически первые три особи будут с проявлением доминантного гена, одна из четырех — с проявлением рецессивного гена. Правда, точное расщепление 3 : 1 можно получить лишь при анализе бесконечно большого числа потомков. В случае же малого их числа можно говорить только о вероятности появления особей с тем или иным признаком.

Для успешного решения задач на моногибридное скрещивание необходимо также четко знать правило чистоты гамет, согласно которому в каждую гамету попадает только один ген из каждой пары, определяющий развитие признака.

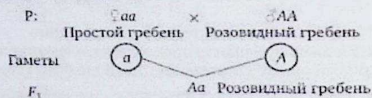
В генетике различают еще возвратное и анализирующее скрещивание. *Возвратное* — это скрещивание гибрида с гомозиготной особью (третья ступень схемы на рис. 2.14). *Анализирующее* — скрещивание гибрида с гомозиготной особью по рецессивным генам аллеля (правая часть третьей ступени схемы на рис. 2.14).

мосом — от каждой пары по одной. В этом примере у курицы могут образоваться яйцеклетки только одного типа — с геном  $a$ , у петуха — сперматозоиды с геном  $A$ .

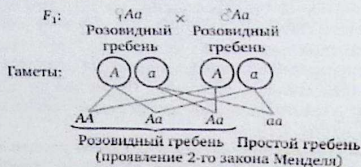
В результате оплодотворения, слияния мужских и женских гамет образуются зиготы с диплоидным набором хромосом, из которых и будут развиваться гибриды первого поколения  $F_1$  —  $Aa$ .

По генотипу  $F_1$  будут гетерозиготными, по фенотипу — с доминантным признаком, т. е. с розовидной формой гребня (проявление 1-го закона Менделя).

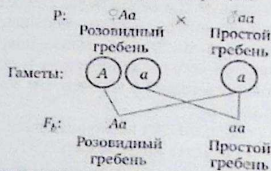
Следовательно, первую часть условия задания и ее решение нужно записать следующим образом:



Для получения гибридов второго поколения следует провести скрещивание гибридов первого поколения:



При анализирующем скрещивании расщепление в потомстве возможно лишь в случае гетерозиготности спариваемой особи. Схема скрещивания и анализа в этом случае будет следующей:



Ответ: расщепление при анализирующем скрещивании 1 : 1.

Первый и второй законы Менделя не абсолютны. В отдельных случаях в  $F_1$  наблюдаются отклонения от полного доминирования или нарушения соотношения расщепления 3 : 1 в  $F_2$ , что связано с взаимодействием аллельных генов. Выделяют следующие типы взаимодей-

ствия аллельных генов: неполное или промежуточное доминирование, кодоминирование, летальность генов, сверхдоминирование. При неполном доминировании в гетерозиготном состоянии  $Aa$  ген доминантного признака не полностью подавляет действие гена рецессивного признака, в результате чего признак наследуется неполно (промежуточно) в сравнении с его состоянием у родительских особей.

**Пример 2.3 (полное доминирование).** У крупного рогатого скота черная масть  $B$  доминирует над красной  $b$ . Какая масть будет у потомства при скрещивании красных коров с гомозиготным черным быком? Какую масть будет иметь потомство при спаривании гетерозиготных животных между собой? Как определить гомо- и гетерозиготность особи, полученной во втором поколении?

*Решение*

$A$  — ген черной масти;  $a$  — ген красной масти.

1. Красные коровы несут рецессивный признак, следовательно, они гомозиготны по рецессивному гену и их генотип —  $aa$ .

2. Бык несет доминантный признак черной масти и является гомозиготным, т. е. чистопородным. Следовательно, его генотип  $AA$ .

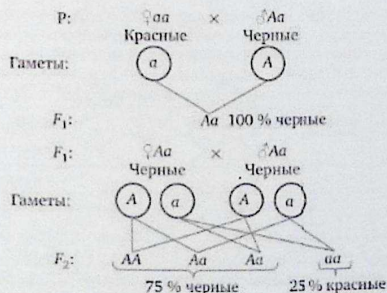
3. Гомозиготные особи образуют один тип гамет, поэтому черный бык может продуцировать только гаметы, несущие доминантный ген  $A$ , а красные коровы несут только рецессивный —  $a$ .

4. В результате сочетания гамет образуется единообразное поколение  $F_1$  с генотипом  $Aa$ .

5. Гетерозиготы с равной вероятностью формируют гаметы, содержащие гены  $A$  и  $a$ . Их слияние носит случайный характер, поэтому в  $F_2$  будут встречаться животные с генотипом  $AA$  (25%),  $Aa$  (50%) и  $aa$  (25%), т. е. особи с доминантным признаком будут составлять примерно 75%. Соотношение у них гомозигот к гетерозиготам составит 1 : 2.

При помощи анализирующего скрещивания не составляет трудности определить гомо- и гетерозиготность. При анализирующем скрещивании получится 50% животных с черной и 50% — с красной мастью. Расщепление составит 1 : 1.

Запись скрещивания:





Ответ: окраска шерсти у мышей контролируется одним геном, желтая окраска — результат действия доминантного аллеля с летальным эффектом в гомозиготном состоянии, черная окраска — рецессивная по отношению к желтой.

**Пример 2.5.** Плоды томата бывают круглыми и грушевидными. Ген круглой формы доминирует. В парниках высажена рассада, полученная из гибридных семян. 31 750 кустов имели плоды грушевидной формы, а 92 250 — круглой. Сколько было среди выросших кустов гетерозиготных растений?

*Решение*

$A$  — ген круглой формы;  $a$  — ген грушевидной формы.

1. Рассада была получена из гибридных (гетерозиготных) растений. Их генотип —  $Aa$ . Расщепление в потомстве, близкое к соотношению 3 : 1, подтверждает это предположение.

2. Среди растений с круглой формой плодов имеются гетерозиготы  $Aa$  и гомозиготы  $AA$ . Поскольку в  $F_2$  при моногибридном скрещивании наблюдается расщепление по генотипу в пропорции 1 : 2 : 1, то гетерозиготных растений должно быть  $2/3$  от общего числа растений с доминантным признаком, т. е.  $92\ 250 \cdot 2/3 = 61\ 500$  или в 2 раза больше, чем растений с рецессивным признаком:  $31\ 750 \cdot 2 = 63\ 500$ .

Ответ: гетерозиготных растений было примерно 63 500.

**Пример 2.6** (неполное доминирование и промежуточное наследование).

У львиного зева растения с широкими листьями при скрещивании между собой всегда дают потомство с широкими листьями, а растения с узкими листьями — потомство только с узкими листьями. При скрещивании узколистной особи с широколистной возникают растения с листьями промежуточной ширины.

1. Каким будет потомство от скрещивания двух особей с листьями промежуточной ширины?

2. Что получится, если скрестить узколистное растение с растением, имеющим листья промежуточной ширины?

*Решение*

Из условий задачи ясно, что мы имеем дело с одной парой генов. Ни один из генов не доминирует полностью над другим, поэтому любой ген можно обозначить большой буквой. Чтобы подчеркнуть, что ген не полностью доминирует, над ними ставится черточка. В таблицу записи условий задачи целесообразно внести еще одну графу «генотип»:

Признак	Ген, определяющий признак	Генотип
Широкие листья	$\bar{A}$	$AA$
Узкие листья	$a$	$aa$
Листья промежуточной ширины	—	$\bar{A}a$

По условиям п. 1 требуется установить потомство от скрещивания двух растений с листьями промежуточной ширины, т. е. гетерозиготных:  $Aa \times Aa$ . Решать можно или по схеме, или составляя решетку:

$\varnothing$	$\delta$	$\bar{A}$	$a$
$\bar{A}$		$\bar{A}\bar{A}$	$\bar{A}a$
$a$		$\bar{A}a$	$aa$

1/4 растений будут с широкими листьями, 1/4 — с узкими и 1/2 — с листьями промежуточной ширины.

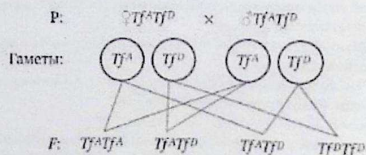
В пункте 2 требуется определить характер потомства от скрещивания узколистного растения  $aa$  с растением, имеющим листья промежуточной ширины  $\bar{A}a$ .

*Ответ:* потомство получится характерным для анализирующего скрещивания: половина с узкими листьями, половина с листьями промежуточной ширины

**Пример 2.7 (кодоминантное наследование).** У крупного рогатого скота большинства пород установлены трансферрины  $A$  и  $D$  (трансферрин — металлопротеин сыворотки крови). Физиологическая роль трансферрина выражается в регулировании обмена железом между тканями и местами запаса, находящимися прежде всего в печени. Наличие трансферринов  $A$  и  $D$  обусловлено аллелями  $Tf^A$  и  $Tf^D$ , наследуемыми кодоминантно. Установить расщепление по типам трансферринов у потомков, если родители гетерозиготны.

*Решение.*

Строим схему:



*Ответ:* у потомков могут быть трансферрины трех типов —  $A$ ,  $D$  и  $AD$ . Расщепление —  $1AA : 2AD : 1DD$ .

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.

**Пример 2.8 (множественный аллелизм).** Известно, например, что у кроликов ген  $C$ , обуславливающий окраску шерсти, может находиться в четырех аллельных состояниях. Аллель  $C$  вызывает «дику» серую окраску (агути), аллель  $c^h$  — 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:

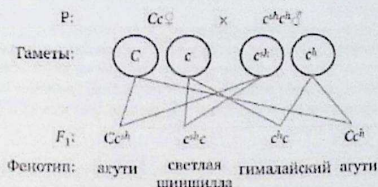
Ген	Генотип	Фенотип
$C$	$CC; Cc^{sh}; Cc^h; Cc$	Агути
$c^{sh}$	$c^{sh}c^{sh}$	Шиншилла
	$c^{sh}c; c^{sh}c$	Светлая шиншилла
$c^h$	$c^hc^h; c^hc$	Гималайская
$c$	$Cc$	Альбинос

Допустим, кролик агути, гетерозиготный по гену альбинизма, спарен с шиншилловым, гетерозиготным по горностаевой окраске.

Требуется установить ожидаемое расщепление в потомстве первого поколения.

*Решение*

Чтобы установить ожидаемое расщепление, изобразим это в виде генетической схемы:



*Ответ:* согласно схеме, при спаривании рассматриваемого типа в  $F_1$  появляются потомки трех фенотипов — агути, светло-шиншилловые и гималайские в соотношении 2 : 1 : 1.

По типу, рассмотренному в вышеприведенном примере, осуществляется и наследование групп крови системы АВО. Наличие той или иной группы крови определяется парой генов (точнее, локусов), каждый из которых может находиться в трех состояниях:  $I^A$ ,  $I^B$  или  $I^O$ .

*Пример 2.9* (множественный аллелизм). Генотипы и фенотипы лиц с разными группами крови АВО приведены в таблице:

Группа	Генотип
I (O)	$I^O I^O$
II (A)	$I^A I^A$ или $I^A I^O$
III (B)	$I^B I^B$ или $I^B I^O$
IV (AB)	$I^A I^B$

У мальчика — I группа, у его сестры — IV группа. Что можно сказать о группах крови их родителей?

*Решение*

Генотип мальчика —  $I^O I^O$ , следовательно, каждый из его родителей несет ген  $I^O$ .

Генотип его сестры —  $I^A I^B$ , значит, один из ее родителей несет ген  $I^A$ , и его генотип —  $I^A I^O$  (II группа), а другой родитель имеет ген  $I^B$  и его генотип —  $I^B I^O$  (III группа крови).

*Ответ:* у родителей II и III группы крови.

В рассмотренных выше примерах принималось во внимание, что каждый ген влияет только на один признак. Фактически же многие гены действуют одновременно на несколько признаков организма. В этом проявляется множественное (плейотропное) действие гена.

**Пример 2.10** (плейотропное действие гена). У каракульских овец ген  $W$  обладает плейотропным действием: он обуславливает серую окраску смушка (ширала) и в гомозиготном состоянии нарушает функцию органов пищеварения.

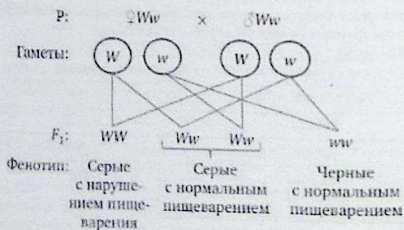
В результате гомозиготы ( $WW$ ) не могут переваривать грубые корма и после отбивки от матерей погибают. Ген  $w$  обуславливает черную окраску. Гомозиготы ( $ww$ ) и гетерозиготы ( $Ww$ ) вполне жизнеспособны.

Допустим, спаривают между собой серых особей. Требуется выяснить, как будет происходить расщепление в  $F_1$  по окраске смушка и функции органов пищеварения.

*Решение*

Ниже в таблице описано плейотропное действие гена  $W$  и его рецессивного аллеля; кроме того, далее приводится схема скрещивания двух серых особей.

Генотип	Признак
$WW$	Серая окраска. Нарушенная функция органов пищеварения
$Ww$	Серая окраска. Нормальное пищеварение
$ww$	Черная окраска. Нормальное пищеварение



Ответ: как видно на схеме, в  $F_1$  происходит расщепление в соотношении:  $1Ww$  (серые с нарушением пищеварения гибнут после отъема от матерей) :  $2Ww$  (серые с нормальным пищеварением) :  $1ww$  (черные с нормальным пищеварением).

В процессе онтогенеза не все гены реализуются в признак. Некоторые из них оказываются блокированными другими неаллельными генами, проявлению иных признаков не благоприятствуют внешние условия. Проникаемость гена в признак называется пенетрантностью. Последняя выражается в процентах числа особей, несущих признак, к общему числу носителей гена, потенциально способного реализоваться в этот признак.

**Пример 2.11 (пенетрантность).** Подагра определяется доминантным аутосомным геном. По некоторым данным (В. П. Эфроимсон, 1968 г.), пенетрантность гена у мужчин составляет 20 %, а у женщины она равна нулю.

1. Какова вероятность заболевания подагрой в семье гетерозиготных родителей?

2. Какова вероятность заболевания подагрой в семье, где один из родителей гетерозиготен, а другой нормален по анализируемому признаку?

*Решение*

Ген, определяющий признак (подагру) —  $A$ , соответствующий норме —  $a$ .

В п. 1 указано, что в брак вступают гетерозиготные родители. Этому соответствует решетка

$\sigma$	$\phi$	$A$	$a$
$A$		$AA$	$Aa$
$a$		$Aa$	$aa$

Вероятность того, что в семье появятся дети, несущие ген подагры, равна  $3/4$ . Но не у всех этот ген проявит себя. Он будет проявляться лишь у мужчин. Вероятность рождения мальчиков равна  $1/2$ . Следовательно, наследование гена подагры, способного проявить себя, равно  $3/4 \cdot 1/2 = 3/8$ . Ген подагры проявится лишь у 20 % ( $1/5$ ) несущих его мужчин. Окончательный результат будет равен  $3/8 \cdot 1/5 = 3/40$ , или 7,5 %.

По условиям п. 2 один из супругов гетерозиготный носитель гена  $Aa$ , а второй нормальный в отношении подагры —  $aa$ . Вероятность того, что родится ребенок, несущий ген подагры, равна  $1/2$ . Вероятность того, что это будет мужчина, также равна  $1/2$ . Пенетрантность признака 20 %, или  $1/5$ . Перемножим вероятности и получим:  $1/2 \cdot 1/2 \cdot 1/5 = 1/20$ , или 5 %.

Ответ: 1) 7,5 %; 2) 5 %.

Если в задаче не указано, какой признак является доминантным, а какой рецессивным, его можно определить, исходя из следующих соображений:

1. Если при скрещивании двух организмов с альтернативными признаками в их потомстве проявляется только один, то он и будет доминантным.

2. Если у организма наблюдается расщепление в потомстве, то он гетерозиготен и, следовательно, несет доминантный признак.

3. Если у двух родителей, одинаковых по фенотипу, родился потомок с отличным от них признаком, то признак, имеющийся у исходных форм, является доминантным.

**Пример 2.12** (определение доминантности или рецессивности признака). От скрещивания комолого (безрогого) быка с рогатыми коровами получились комолые и рогатые телята. У коров комолых животных в родословной не было. Какой признак доминирует? Каковы генотипы родителей и потомства?

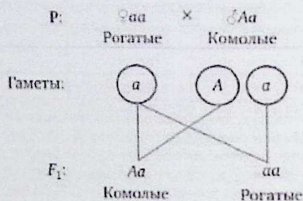
*Решение*

1. У коров все предки несли тот же признак, значит, они принадлежат к чистой линии и являются гомозиготными.

2. Потомство  $F_1$  не является единообразным, следовательно, в скрещивании участвовала одна или несколько гетерозиготных особей. Поскольку коровы гомозиготны, то гетерозиготным является бык.

3. Гетерозиготные организмы при полном доминировании несут доминантный признак, следовательно, таким признаком является комолость.

Запись скрещивания ( $A$  — комолость,  $a$  — рогатость):



*Ответ:* доминантным является признак комолости. Генотип быка —  $Aa$ , коров —  $aa$ , телят —  $Aa$  и  $aa$ .

### 2.15.2. Определение генотипа родителей по фенотипу потомства

Генотип особей в ряду случаев устанавливают по их фенотипу:

1. Если особь имеет рецессивный признак ( $a$ ), она всегда гомозиготна ( $aa$ ).

2. При промежуточном наследовании и неполном доминировании особи с генотипами  $AA$ ,  $AA'$  и  $AA''$  имеют фенотипические различия.

3. Особи с двумя кодоминантными аллелями ( $Hb^A/Hb^B$ ) отличаются по фенотипу от особей, гомозиготных по каждому из аллелей ( $Hb^A/Hb^A$ ) и ( $Hb^B/Hb^B$ ).

Следовательно, определить генотип особи по ее фенотипу невозможно только в случаях наследования с полным доминированием. В таких случаях генотип доминантной особи определяют по потомству, скрещивая ее с рецессивной особью. При этом если у 100 %

потомков проявится доминирующий признак, то доминантный родитель гомозиготен (AA); если же в потомстве произойдет расщепление в соотношении 1 : 1, то доминантный родитель гетерозиготен (Aa) — см. схему:

	Прямое скрещивание	Анализирующее скрещивание	
P:	♀AA × ♂aa	♀Aa × ♂aa	
Гаметы:	A a	A a	a
F <sub>1</sub> :	Aa	Aa	aa
Фенотип F <sub>1</sub> :	100 % доминантов	50 % доминантов	50 % рецессивов

С помощью анализирующего скрещивания генотип особей можно установить во всех случаях. На практике часто приходится устанавливать генотип родителей по имеющемуся потомству.

При большой численности потомства генотип родителей обычно (но не всегда) можно установить по расщеплению в F<sub>1</sub>. При этом возможны следующие случаи.

1. Расщепление потомства в соотношении 1 : 1. Происходит только при скрещивании типа Aa × aa и доказывает, что доминантный родитель гетерозиготен (Aa).

2. Расщепление потомства в соотношении 3 : 1. Наблюдается лишь при скрещивании Aa × Aa и доказывает, что оба родителя доминантны и гетерозиготны.

3. Расщепления в F<sub>1</sub> нет, но все дети имеют рецессивный признак. Возможно лишь тогда, когда оба родителя рецессивны (aa × aa).

4. Расщепления в F<sub>1</sub> нет, но все дети имеют доминантный признак. В этом случае один или оба родителя гомозиготны по доминантному признаку. Если один из родителей имеет доминантный, а другой — рецессивный признак, то установить генотип доминантного родителя можно: он гомозиготен. Если же оба родителя имеют доминантный признак, то установить их генотип по потомству (без расщепления в F<sub>1</sub>) нельзя, так как либо оба родителя гомозиготны, либо гомозиготен только один из них.

Например, у собак черная масть B доминирует над коричневой b. Предположим, черная сука была спарена с черным кобелем. Из 13 щенков 10 оказались черными и 3 — коричневыми. Чтобы определить генотипы родителей, данные о доминировании записывают в таблицу «признак — ген», а в генетическую схему вписывают известные сведения о родителях и детях:

Признак	Ген
Черная шерсть	B
Коричневая шерсть	b

P:	♀B?	×	♂B?
Гаметы:	B?		B?
F <sub>1</sub> :	10B?		3bb
Фенотип F <sub>1</sub> :	10 черных		3 коричневых

Так как оба родителя черные, они имеют ген *V*. Вместо второго гена, который неизвестен, ставят знак вопроса. Во второй строке (гаметы) можно написать, что оба родителя дают гаметы с геном *V*. Имеется ли второй тип гамет, из условия задачи неизвестно. В третьей строке указывают генотипы потомства. В отношении рецессивных щенков можно написать их генотип полностью, так как рецессивные особи всегда гомозиготны. Но генотип доминантных щенков, как и генотип их родителей, может быть записан как *V?*.

Определить генотипы родителей можно двумя способами.

*Первый способ.* Устанавливают соотношение черных и коричневых щенков в помете. Оно равно  $10 : 3 = 3,3 : 1$ , т. е. близко к  $3 : 1$ . Такое расщепление происходит только в том случае, если скрещивают между собой гетерозиготных родителей. Поэтому можно записать:  $P: ♀Vb \times ♂Vb$ .

*Второй способ.* Исходит из генотипа потомков. Генотип потомков с доминантным признаком неизвестен, рецессивные же потомки всегда гомозиготны. Их генотип *bb*. Из этих двух генов один получен через яйцеклетку от матери, а другой — через спермий от отца (рис. 2.15). Следовательно, и мать, и отец, кроме гамет с геном *V*, продуцируют гаметы с аллелем *b*, что и вписывают в схему. Наконец, родители, продуцирующие гаметы с геном *b*, должны содержать его в своем генотипе. Значит, генотип родителей *Vb*.

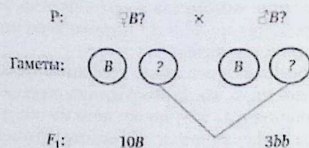


Рис. 2.15. Определение генотипа родителей по фенотипу потомков

В практике селекционно-генетической работы встречаются случаи, когда потомство малочисленно, например от первотелки получен один теленок. В таких случаях генотип доминантного родителя с достоверностью можно определить не всегда, причем первый из рассмотренных выше способов решения неприменим, так как при малочисленном потомстве возможны значительные отклонения от классических соотношений  $3 : 1$  и  $1 : 1$ . Поэтому генотип доминантного родителя определяют вторым способом.

Предположим, что единственный теленок комолой первотелки родился рогатым. Генотип и фенотип быка неизвестны. Чтобы определить генотип коровы, надо заполнить таблицу «признак — ген», а известные данные о родителях и потомках вписать в генетическую схему (рис. 2.16).



номерности, облегчающие решение разнообразных задач. По одной диагонали собираются генотипы всех гомозиготных особей: в левом верхнем углу все доминантные гены, ниже и право — доминантные *A* и рецессивные *a*, дальше рецессивные *b* и доминантные *B*, в правом нижнем углу — все рецессивные гены. Эта диагональ показывает все четыре класса фенотипов в случае полного доминирования.

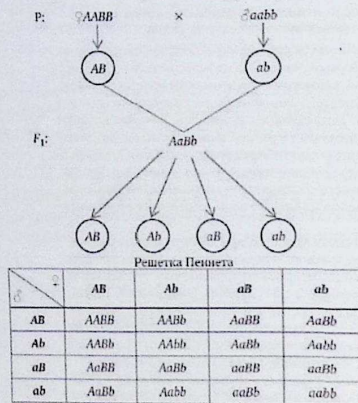


Рис. 2.17. Схема дигридного скрещивания и его анализ с помощью решетки Пеннета

Во второй диагонали собираются все дигриды. В остальных клетках оказываются моногибриды. Характерное для скрещивания дигридов расщепление фенотипов, при условии полного доминирования в обеих аллелях: 9 : 3 : 3 : 1 (см. рис. 2.17).

По решетке Пеннета можно судить о характере расщепления потомства при разнообразных генотипах родителей. Например, при скрещивании дигрида с гомозиготной рецессивной особью получаются четыре класса фенотипов в соотношении 1 : 1 : 1 : 1 (см. правый столбец на рис. 2.17). При скрещивании гибрида *AaBB* с особью *aabb* получаются два фенотипических класса в отношении 1 : 1 (см. третий столбец). При скрещивании особи *AABb* с *aaBb* получаются два фенотипических класса в отношении 3 : 1 (см. четыре правые верхние клетки) и т. д.



Решение задач на дигибридное и полигибридное скрещивание во многих случаях может производиться без вычерчивания решетки Пеннета, хотя решетка всегда дает более наглядную картину. Во всех случаях важно помнить ряд положений. У моногибридов возможны лишь 2 ( $2^1$ ) типа гамет, у дигбридов — 4 ( $2^2$ ), у тригибридов — 8 ( $2^3$ ), т. е. при анализе  $n$  аллелей число возможных вариантов гамет равно  $2^n$ . Число возможных комбинаций гамет, т. е. число возможных генотипов в потомстве при полигибридном скрещивании равно  $4^n$ , что соответствует числу клеточек в решетке Пеннета. Возможное число вариантов (классов) фенотипов равно  $2^n$ , а число вариантов (классов) генотипов —  $3^n$ . При скрещивании полигибридов во втором поколении тоже происходит независимое расщепление каждой пары признаков в соотношении 3 : 1.

Исходя из положения о независимом расщеплении каждой пары признаков, любое полигибридное скрещивание можно представить как количество  $n$  моногибридных скрещиваний. Тогда количественное соотношение классов фенотипов можно вычислять по формуле  $(3 + 1)^n$ . При скрещивании моногибридов в потомстве вероятны три особи с проявлением доминантного гена  $A$  и одна особь с проявлением рецессивного гена  $a$ , т. е.  $3A + 1a$ . То же будет, если подвергнуть анализу расщепление у дигбридов второй пары —  $3B + 1b$ . Следовательно, при скрещивании тригибридов потомство будет  $(3A + 1a)(3B + 1b)(3C + 1c)$  и т. д.

Можно подойти к решению задач на дигибридное и полигибридное скрещивание, зная лишь вероятность появления тех или иных генотипов или фенотипов при моногибридном скрещивании. При моногибридном скрещивании вероятность появления потомства с генотипом  $AA$  равна  $1/4$ ;  $Aa$  —  $1/2$ ;  $aa$  —  $1/4$ ; вероятность появления особей с признаками доминантного гена —  $3/4$ ; с признаками рецессивного гена —  $1/4$ . При скрещивании дигбридов вероятность появления особей с генотипом  $aa$  равна  $1/4$ , с генотипом  $bb$  — также  $1/4$ . Для того чтобы высчитать вероятность совпадения двух независимых друг от друга явлений, нужно перемножить вероятности каждого из них между собой. Следовательно, чтобы высчитать вероятность появления в потомстве дигбридов особей со всеми рецессивными признаками, надо  $1/4 \cdot 1/4 = 1/16$ . Чтобы высчитать, сколько получится дигетерозиготных особей от скрещивания дигбридов, следует перемножить вероятности получения моногибридов от моногибридного скрещивания:  $1/2 \cdot 1/2 = 1/4$ .

Таким образом, можно рассчитать все возможные варианты генотипов и фенотипов от скрещивания полигибридов любой степени. Однако этими методами следует пользоваться лишь тогда, когда будут хорошо освоены все основные положения генетики или только в качестве показа их возможностей, так как математические методы отвлекают студентов от главного — умения вывести

правильно гаметы из известного генотипа и правильно скрестить генотипы потомства. Кроме того, подобного рода приемы сложны при анализе скрещиваний со сложными смешанными генотипами.

Как и при моногибридном скрещивании, анализ результатов дигибридного и полигибридного скрещиваний должен начинаться с определения типа гамет, образуемых родительскими особями.

Для определения числа типов гамет, образующихся при дигибридном скрещивании, можно воспользоваться классическим, менделевским примером. У гороха желтая окраска семян  $A$  доминирует над зеленой  $a$ , а гладкая их поверхность  $B$  — над морщинистой  $b$ . Нужно установить, сколько типов гамет образует гомозиготный желтый гладкий ( $AABB$ ) и гомозиготный зеленый морщинистый ( $aabb$ ) горох. Так как при мейозе парные гены разойдутся в разные клетки, то в зрелой гамете останутся два гена, по одному от каждой пары. Поскольку растение гомозиготно, то все гаметы будут одного типа, т. е.  $AB$  у гомозиготного желтого гладкого и  $ab$  у гомозиготного зеленого морщинистого.

Гетерозиготные организмы образуют несколько типов гамет. В частности, у желтого морщинистого гороха, гетерозиготного лишь по одному признаку — цвету семян ( $Aabb$ ), в результате расхождения парных генов при мейозе в одну гамету попадает набор  $Ab$ , а в другую —  $ab$ . Следовательно, организм, гетерозиготный по одной паре генов, продуцирует гаметы двух типов.

У дигетерозиготного (гетерозиготного по двум признакам) гороха, например, с желтыми гладкими горошинами ( $AaBb$ ), в результате мейоза возникают 4 типа гамет:  $AB$ ,  $Ab$ ,  $aB$  и  $ab$ .

При гетерозиготности по трем парам генов ( $AaBbCc$ ) возникают 8 типов гамет. Чтобы их выписать, следует, во-первых, к четырем выписанным выше комбинациям генов  $A$  и  $B$  добавить ген  $C$ , в результате получим гаметы  $ABC$ ,  $AbC$ ,  $aBC$  и  $abC$ ; во-вторых, к тем же четырем комбинациям из двух генов прибавить ген  $c$ , при этом получим гаметы  $ABc$ ,  $Abc$ ,  $aBc$ ,  $abc$ .

Из разобранных здесь примеров следует, что при образовании гамет гены разных аллельных пар свободно комбинируются, образуя в гаметах все возможные сочетания.

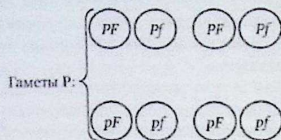
**Пример 2.13.** У кур гороховидный гребень  $P$  доминирует над простым листовидным  $p$ , а оперенность ног  $F$  — над голоногостью  $f$ . Петух, гетерозиготный по обоим признакам, скрещен с такими же курами. Требуется определить, каково будет расщепление потомства по изучаемым признакам.

*Решение*

Чтобы ответить на этот вопрос, данные о признаках и генах следует представить в виде таблицы «признак — ген» и выписать генотипы родителей (рис. 2.19).

Признак	Ген
Гороховидный гребень	<i>P</i>
Простой листовидный гребень	<i>p</i>
Оперенные ноги	<i>F</i>
Голые ноги	<i>f</i>

P: ♀ PpFf × ♂ PpFf



Генотипы  $F_2$

♀ \ ♂	PF	Pf	pF	pf	Признак
PF	PPFF	PPFf	PpFF	PpFf	С гороховидным гребнем и оперенными ногами 9 особей
Pf	PPFf	PPff $\blacktriangle$	PpFf	Ppff $\blacktriangle$	С гороховидным гребнем и голыми ногами 3 особи
pF	PpFF	PpFf	ppFF $\blacksquare$	ppFf $\blacksquare$	С простым гребнем и оперенными ногами 3 особи
pf	PpFf	Ppff $\blacktriangle$	ppFf $\blacksquare$	ppff $\bullet$	С простым гребнем и голыми ногами 1 особь

Рис. 2.19. Решение задачи на дигибридное скрещивание с помощью решетки Пеннета

Согласно условию, родители гетерозиготны по обоим признакам. Следовательно, их генотипы — *PpFf*. Петух и куры этого генотипа образуют по 4 типа гамет: *PF*, *Pf*, *pF*, *pf*. Чтобы определить расщепление потомства по генотипу, удобно воспользоваться решеткой Пеннета с четырьмя графами и четырьмя строками (по числу типов гамет родителей). Над графами решетки выписывают типы яйцеклеток кур, а слева перед каждой строкой — типы сперматозоидов петуха. Затем в каждую клетку решетки, находящуюся на пересечении соответствующей графы и строки, выписывают гены обоих родителей.

Ответ: в рассматриваемом случае возможны 16 комбинаций гамет, обуславливающих генотипы  $F_2$  (см. рис. 2.19).

При подсчете расщепления потомства по фенотипу можно использовать следующий способ. Рассматривая по очереди генотипы  $F_2$  во всех 16 клетках решетки Пеннета, перечеркивают диагональной чертой сверху слева вниз направо те клетки, в которых генотипы потомков соответствуют *P...ff* (в данном случае  $\blacktriangle$ ), затем диагональной чертой снизу слева вверх направо — клетки с генотипом потомков *ppF...* ( $\blacksquare$ ) и двумя диагоналями — клетки с генотипом потомков *ppff* ( $\bullet$ ). После этого легко подсчитать расщепление по фенотипу. В данном случае оно составляет: цыплят с гороховидным

гребнем и оперенными ногами ( $P...F...$ ) — 9, с гороховидным гребнем и голыми ногами ( $P...ff$ ) — 3, с простым гребнем и оперенными ногами ( $ppF...$ ) — 3 и цыплят с простым гребнем и голыми ногами ( $ppff$ ) — 1.

Этот пример иллюстрирует *третье правило Менделя* — правило независимого комбинирования признаков. Оно гласит: при дигибридном и полигибридном скрещивании каждая пара признаков (и обуславливающих их генов) расщепляется независимо от других пар, комбинируясь с ними во всех возможных сочетаниях.

Наряду с определением генотипа потомства по генотипу родителей по подеме «дигибридного скрещивание» включены задания по определению генотипов родителей по фенотипу потомства. При их рассмотрении следует учесть замечания, которые были сделаны при разборе аналогичных примеров по моногибридному скрещиванию.

**Пример 2.14.** Допустим, что при скрещивании петуха неизвестного генотипа с гороховидным гребнем и оперенными ногами с курицей также неизвестного генотипа, но имеющей гороховидный гребень и голые ноги, получено потомство, в котором расщепление по фенотипу составляло:  $3/8$  особей с гороховидным гребнем и оперенными ногами ( $P...F...$ ),  $3/8$  с гороховидным гребнем и голыми ногами ( $P...ff$ ),  $1/8$  с простым гребнем и оперенными ногами ( $ppF...$ ) и  $1/8$  с простым гребнем и голыми ногами ( $ppff$ ). Требуется установить генотипы родителей.

*Решение*

Установить генотипы родителей можно следующим образом. Определять расщепление в  $F_1$  по каждому признаку в отдельности.

1. Расщепление по форме гребня: количество цыплят с гороховидным гребнем составляет  $3/8 + 3/8 = 6/8$  или  $3/4$ , а с простым гребнем —  $1/8 + 1/8 = 2/8$  или  $1/4$ . Следовательно, расщепление по форме гребня составляет  $3/4 : 1/4$ , или  $3 : 1$ . Такое расщепление происходит только в том случае, если оба родителя гетерозиготны. Их генотип  $Pp$ .

2. Расщепление по оперению ног: количество цыплят с оперенными ногами равно  $3/8 + 1/8 = 4/8$ , или  $1/2$ , а цыплят с голыми ногами —  $3/8 + 1/8 = 4/8$ , или тоже  $1/2$ . Следовательно, по оперению ног в потомстве изучаемых особей произошло расщепление в соотношении  $1/2 : 1/2$  или  $1 : 1$ . Это возможно только в тех случаях, когда один из родителей гетерозиготен ( $Ff$ ), а другой — гомозиготен по рецессивному признаку ( $ff$ ).

*Ответ:* после объединения данных по обоим признакам генотип петуха будет  $PpFf$ , а генотип курицы —  $Ppff$ .

**Пример 2.15.** У свиней белая щетина доминирует над черной, а сростнопалость — над двупалостью. Какие фенотипы и генотипы будут иметь потомство в  $F_1$  и  $F_2$  от спаривания дигомозиготных белых сростнопальных свиноматок с гомозиготным черным двупалым хряком?

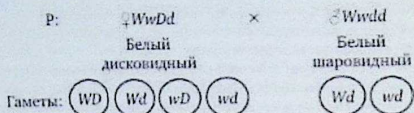
*Решение*

На основании условия задачи надо написать генотипы родителей. Если обозначить доминантные гены белой масти и сростнопалые как





Запись схемы:



F<sub>1</sub>:  $WWdD$ ;  $WwDd$ ;  $WwDd$ ;  $wwDd$ ;  $WWdd$ ;  $Wwdd$ ;  $Wwdd$ ;  $wwdd$ .

Действительно, одно из родительских растений несло рецессивный признак (шаровидная форма плодов).

Ответ: генотип первой особи —  $WwDd$ ; генотип второй —  $Wwdd$ . Анализ скрещивания подтверждает решение и позволяет выявить генотипы потомства.

Определение, какой признак является доминантным, а какой рецессивным, осуществляется так же, как и при моногибридном наследовании.

**Пример 2.19** (выяснение доминантности или рецессивности признаков). При скрещивании между собой серых мух с нормальными крыльями 25 % потомства имело черное тело. Примерно у 25 % всех дочерних особей крылья были зачаточной формы. Какие признаки доминируют? Каковы генотипы родителей?

Решение

1. В потомстве наблюдалось расщепление по обоим признакам, следовательно, скрещивались гетерозиготные особи. Гетерозиготы несут доминантные признаки, значит, таковыми являются серая окраска тела и нормальная форма крыльев.

2. Расщепление в пропорции 3 : 1 по каждому признаку указывает на то, что скрещивались две гетерозиготные особи с генотипом  $AaBb$ .

Ответ: генотип обоих родителей —  $AaBb$ . Доминантными признаками являются серый цвет тела и нормальная форма крыльев.

Если обе пары генов наследуются по типу неполного доминирования, то расщепление по фенотипу и генотипу будут совпадать между собой. Если неполное доминирование осуществляется по одной паре генов, то совпадение генотипов и фенотипов будет происходить только по ней.

**Пример 2.20** (независимое наследование при неполном доминировании). У кур ген гороховидного гребня  $A$  доминирует над геном простого гребня  $a$ , а по генам черной  $B$  и белой  $b$  окраски наблюдается неполное доминирование: особи с генотипом  $Bb$  имеют голубую окраску. Если скрещивать птиц, гетерозиготных по обоим парам генов, то какая доля потомков будет иметь:

- простой гребень;
- голубую окраску;
- простой гребень и голубую окраску;
- белую окраску и гороховидный гребень?



Вычисление критерия  $\chi^2$  по данным примера 2.21

Фенотипические классы	Наблюдаемые (Э)	Ожидаемые (Т)	Э - Т	(Э - Т) <sup>2</sup>	(Э - Т) <sup>2</sup> /Э
Черные с нормальной шерстью	303	306	-3	9	0,03
Черные пуховые	105	102	3	9	0,09
Белые с нормальной шерстью	106	102	4	16	0,16
Белые пуховые	30	34	-4	16	0,47
Сумма	544	544	0	50	0,75

Табличное значение  $\chi^2$  при  $V = 4 - 1 = 3$  (четыре фенотипических класса без единицы) и 5%-ном уровне значимости равно 7,8; вычисленное значение  $\chi^2 = 0,75$ , т. е. меньше табличного. Следовательно, наблюдаемые отклонения от теоретически ожидаемых результатов можно считать случайными ( $H_0$  принимается).

**Пример 2.22.** При спаривании чистопородного белого рогатого быка с комолами черными коровами всегда рождались серые комолатые телята. Какое расщепление по генотипу и фенотипу будет наблюдаться в  $F_2$  при спаривании черных комолатых и белых рогатых животных?

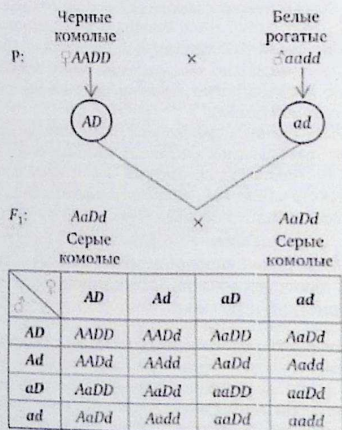


Рис. 2.22. Расщепление по генотипу и фенотипу в  $F_2$  при спаривании черных комолатых и белых рогатых животных

### Решение

Из условия ясно, что спариваемые животные различались по двум парам признаков. Одна пара характеризует масть животных, другая — наличие или отсутствие рогов. Из условия следует, что в  $F_1$  всегда рождались комолые телята. По первому признаку наблюдается неполное доминирование, так как у телят не проявились ни черная, ни белая масть, а промежуточная между ними — серая. По второй паре альтернативных признаков (комолость — рогатость) наблюдается полное доминирование.

Из решетки Пеннета (см. рис. 2.22) видим следующее расщепление по генотипу:  $AADD - 1, AAdd - 1, aaDD - 1, aadd - 1, AADd - 2, AaDD - 2, Aadd - 2, aaDd - 2, AaDd - 4$ .

Вероятность появления телят того или иного фенотипа будет такой: черные комолые —  $3/16 AAD-$ , серые комолые —  $6/16 AaD-$ , белые комолые —  $3/16 aad-$ , черные рогатые —  $1/16 AA--$ , серые рогатые —  $2/16 Aa--$ , белые рогатые —  $1/16 aadd$ .

**Пример 2.23.** При скрещивании растений львиный зев с красными пилорическими (правильными) цветками с растениями, имеющими желтые зигоморфные (неправильные) цветки, в первом поколении все растения имели розовые зигоморфные цветки, а во втором:

94 — розовые зигоморфные; 28 — розовые пилорические;

45 — желтые зигоморфные; 15 — красные пилорические;

39 — красные зигоморфные; 13 — желтые пилорические.

Требуется определить генотипы исходных растений. Как наследуется признак? Какая часть растений  $F_2$  с красными зигоморфными цветками будет гомозиготна по этим признакам?

### Решение

1 Анализ наследования каждого признака.

1. Окраска цветков:

в  $F_1$  единообразие — предполагается гомозиготность исходных растений;

в  $F_2$  расщепление:

красные	розовые	желтые
39	94	45
15	28	13
54	122	58

Поскольку расщепление на три фенотипических класса, а в  $F_1$  — промежуточная окраска, можно предположить моногенное расщепление с неполным доминированием. Определяем величину одного возможного сочетания гамет:  $234/4 = 58,5$ . Находим расщепление в опыте:  $54/58,5 = 0,9$ ;  $122/58,5 = 2,1$ ;  $58/58,5 = 1$ , т. е. примерно  $1 : 2 : 1$ . Проверка  $H_0$  о моногенном наследовании с неполным доминированием и расщеплением в отношении  $1 : 2 : 1$  по методу  $\chi^2$  ( $\chi^2 = 0,59, p > 0,70$ ) гипотезу не отвергает.

**Вывод:** окраска цветка контролируется одной парой аллелей с неполным доминированием, генотипы исходных растений:  $AA$  — с красными,  $aa$  — с желтыми цветками.

## 2. Форма цветка:

в  $F_1$  единообразно — предполагаем гомозиготность исходных растений;

в  $F_2$  расщепление:

зигоморфные	пилорические
39	15
94	28
45	13
178	56

Поскольку в  $F_2$  два фенотипических класса с преобладанием зигоморфных над пилорическими, предполагаем моногенное наследование. Определим величину одного возможного сочетания гамет, оно равно 58,5. Расщепление в опыте —  $178/58,5 = 3$ ;  $56/58,5 = 0,9$ , т. е. примерно 3 : 1. Проверка  $H_0$  о расщеплении в отношении 3 : 1 по методу  $\chi^2$  ( $\chi^2 = 0,15$ ,  $p > 0,50$ ) ее не отвергает.

Вводим обозначение аллелей:  $B$  — зигоморфные,  $b$  — пилорические; генотипы исходных растений:  $BB$  — с зигоморфными цветками,  $bb$  — с пилорическими.

**Вывод:** форма цветка контролируется одной парой аллелей с доминированием зигоморфной формы цветка над пилорической.

### II. Анализ наследования двух признаков.

$H_0$ : признаки наследуются независимо. В этом случае по теории вероятностей расщепление по фенотипу по обоим признакам должно быть:

$$\begin{aligned} & (AA : 2Aa : 1aa) \cdot (BB : 1bb) = \\ & = 3AAB : 6AaB : 3aaB : 1AAbb : 2Aabb : 1aabb. \end{aligned}$$

Определяем величину одного возможного сочетания гамет —  $234/16 = 16,6$ ; расщепление в опыте —  $39/16,6 = 2,3$ ;  $94/16,6 = 5,7$ ;  $45/16,6 = 2,7$ ;  $15/16,6 = 0,9$ ;  $28/16,6 = 1,7$ ;  $13/16,6 = 0,8$ , т. е. примерно 3 : 6 : 3 : 1 : 2 : 1.

Проверка  $H_0$  о независимом наследовании признаков с расщеплением 3 : 6 : 3 : 1 : 2 : 1 по  $\chi^2$  ( $\chi^2 = 6,6$ ,  $p > 0,20$ ) ее не отвергает.

**Вывод:** признаки наследуются независимо. В  $F_2$  39 растений имеют красные зигоморфные цветки, причем 1/16 имеет генотип  $AABB$  и 2/16 —  $AABb$ .

### III. Выводы.

1. Окраска цветков контролируется одной парой аллелей и неполным доминированием.
2. Форма цветка контролируется одной парой аллелей с полным доминированием зигоморфной над пилорической.
3. Признаки окраски и формы цветка наследуются независимо.
4. Генотипы исходных растений: красная пилорическая  $Aabb$ , желтая зигоморфная —  $aaBB$ .
5. Среди 39 растений с красными зигоморфными цветками 1/3 гомозиготны по обоим доминантным признакам.

## Задания для самостоятельного решения

### Задания на моногибридное скрещивание

1. У норки стандартный окрас  $C$  доминирует над белым (альбинос) —  $c$ . Требуется установить: Какое потомство появится при спаривании гомозиготной стандартной норки с норкой альбиносом? Какие генотип и фенотип ожидаются в потомстве при спаривании норки альбиноса со стандартной, гетерозиготной по аллелю белого окраса?

2. При спаривании гомозиготных коров голштино-фризской породы черно-пестрой и красно-пестрой мастей с быком черно-пестрой масти всегда в первом поколении получают животных с черно-пестрой мастью. При спаривании особей поколения  $F_1$  между собой получили 270 животных с черно-пестрой мастью и 90 с красно-пестрой. Какая масть является доминантной, а какая рецессивной? Обозначьте масти спариваемых животных буквенными символами и составьте схему наследования масти в  $F_1$  и  $F_2$ . Какие гаметы и сколько типов образуют гомозиготные и гетерозиготные черно-пестрые животные? Какое соотношение фенотипов будет при спаривании красно-пестрых коров с гетерозиготным черно-пестрым быком?

3. 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 в других местах, 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 порфирии; б) если один из родителей болен порфирией, другой здоров, но гетерозиготен по гену порфирии.

4. У собак височье ухо  $H$  доминирует над стоячим  $h$ . Определите: а) какое расщепление по генотипу ожидается в  $F_1$ , если гетерозиготная сука с височными ушами спарена с кобелем, имеющим стоячие уши; б) какое произойдет расщепление по фенотипу в  $F_1$  при спаривании двух гетерозигот с височными ушами.

5. К коровам стада черно-пестрой породы произведен подбор двух быков голштино-фризской породы черно-пестрой масти Луча и Прибоя. Замечено, что при спаривании с быком Лучом рождаются телята черно-пестрой масти, а от Прибоя — красно-пестрой. Дайте объяснение этому явлению. Как определить, кто обуславливает рождение красно-пестрых телят (бык или корова).

6. У свиней сrostнопалость доминирует над нормальным строением ноги (парнокопытностью). Какое ожидается расщепление в потомстве: а) если гетерозиготный сrostнопалый хряк спарен с гетерозиготной сrostнопалой свиной; б) если хряк с нормальными ногами (парнокопытный) спарен с такой же свиной.

7. Комолость  $P$  у крупного рогатого скота доминирует над рогатостью  $p$ . Три коровы спарены с одним и тем же комолым быком. От спаривания с рогатой коровой 1 получен рогатый теленок, от спаривания с рогатой коровой 2 получен комолый теленок и от спаривания с комолой коровой 3 получен рогатый теленок. Каковы генотипы всех родительских особей?

8. При скрещивании комолого айрширского быка с рогатыми коровами родились 17 комолых и 21 рогатый потомок. У коров в родословной не было комолых животных. Каковы генотипы быка и коров?

9. У шортгорнского скота ген  $R$  обуславливает красную масть, а ген  $r$  — белую. У гетерозиготных животных масть чалая. Определите: а) какие масти будут у потомства первого поколения, полученного в результате спаривания белой коровы с чалым быком; б) какой фенотип будет у полученного потомства первого поколения в результате спаривания чалой коровы с чалым быком.

10. Темная окраска меха норки обусловлена геном  $D$ , а белая — геном  $d$ . 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.

11. При спаривании быка Держсена красной степной породы, имевшего завитки на шее, с не курчавыми (нормальными) коровами той же породы получено 33 курчавых и 34 не курчавых теленка. Некурчавые коровы с некурчавыми быками давали только некурчавых телят. Как наследуется курчавость? Определите генотип быка Держсена. Можно ли создать нерасщепляющуюся линию курчавого скота красной степной породы?

12. У овец ген  $P$  обуславливает комолость (безрогость), а ген  $P'$  — рогатость. Доминирование этой пары аллелей зависит от пола. У баранов  $P'$  (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?

13. Одна шортгорнская корова принесла в один отел 5 телят (бычка красной масти, двух телок чалой и двух телок белой масти). Можно ли установить генотипы быка и коровы, от которых родились эти телята?

14. Белая масть тонкорунных овец ( $A$ ) доминирует над черной мастью ( $a$ ) северных короткохвостых овец. Подозревается, что среди тонкорунных баранов имеются особи, гетерозиготные по масти. Можно ли проверить это, если имеется несколько черных маток?

15. В крови крупного рогатого скота обнаружены церулоплазмины типов  $A$  и  $B$  (церулоплазмин — один из белков плазмы крови, регулирующий метаболизм меди, поступающей в организм с пищей). Их наличие обусловлено аллелями  $Cr^A$  и  $Cr^B$ , наследуемыми кодоминантно. Установите расщепление в  $F_1$  по типу церулоплазминов: а) если родители гетерозиготны; б) если генотипы родителей  $Cr^B/Cr^B$  и  $Cr^A/Cr^B$ .

16. У тонкорунных овец встречаются особи с укороченными ушами (стреловидные), корнюхие (безухие) и с нормально развитой ушной раковиной (длинноухие). Причем от скрещивания длинноухих с безухими (гомозиготные) рождаются особи с укороченными ушами (средними между родителями), а при разведении  $F_1$  «в себе» происходит расщепление в потомстве особей по фенотипу в соотношении: 1 длинноухая : 2 стреловидных : 1 безухая. Как наследуется этот признак?

17. Среди цыгайских овец обнаружен баран с короткими ногами. В приплоде этого барана около половины ягнят были коротконогими. Как наследуется коротконогость?

18. У овец черная окраска шерсти рецессивна по отношению к белой. От скрещивания белого барана с белой яркой родился один белый ягненок. С какой особью его надо скрестить, чтобы выяснить, не несет ли он ген черной окраски? Какова вероятность гетерозиготности ягненка?

19. Мистер Смит приобрел у мистера Брауна быка для своего стада черно-пестрых голштино-фризов и получил среди 26 телят 6 красно-пестрых. До этого красно-пестрых животных в его стаде не было. Когда он потребовал возращения денег, уплаченных за быка, мистер Браун признал частично свою ответственность, но заявил, что виновником является не один лишь бык. Как вы объясните появление красно-пестрых телят в этом случае? Не можете ли вы посоветовать, как использовать в стаде полученных красных телят, половина которых женского пола?

20. У мышей множественный аллель  $A$ , обуславливающий окраску шерсти, состоит из четырех генов:  $AL$  — светлорюхий агути,  $A$  — серобрюхий агути,  $a^1$  — черно-огненный,  $a$  — черный. Гетерозиготы генотипа  $Aa^1$  фенотипически подобны светлорюхим агути. Аллели по доминированию располагаются в таком порядке:  $AL > A > a^1 > a$ . Установите расщепление  $F_1$ : а) при скрещивании светлорюхого агути, гетерозиготного по гену серобрюхий агути, с гомозиготным черноогненным; б) при скрещивании серобрюхого агути, гетерозиготного по гену черно-огненной окраски, со светлорюхим агути, гетерозиготным по гену черной окраски.

21. У дрозофилы множественный аллель, обуславливающий укорочение крыльев, состоит из трех членов:  $T$  (обрезанные крылья),  $T^N$  (нормальные крылья) и  $t$  (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.

22. Разводимый в чистоте остфризский рогатый скот всегда черно-пестрый. Рecessивный аллель дает красно-пеструю окраску. Экономически важно избегать использования для целей размножения черно-пестрых особей, которые несут нежелательный рецессивный аллель. Как можно выявить такую гетерозиготность у быка, которого собираются использовать для искусственного осеменения?

23. При скрещивании красных коров породы шортгорн с черным быком породы абердин-ангус в первом поколении все телята оказались черными, а во втором — 66 черных и 24 красных. Объясните это расщепление. Каковы генотипы быка и коров? Какое скрещивание следует поставить для проверки вашей гипотезы и какой результат вы ожидаете получить?

24. У крупного рогатого скота ген  $D$  (декстер) вызывает изменение пропорций тела (укороченные конечности и висцеральный череп), но одновременно влияет на мышечную систему, улучшая мясные качества. В гомозиготном состоянии он вызывает гибель организма. Его аллель —  $d$  обуславливает нормальные пропорции тела и нормальную жизнеспособность организма. Определите: а) каков будет генотип взрослых животных с фенотипом декстер; б) можно ли вывести нерасщепляющуюся линию скота декстер; в) будет ли происходить генетически обусловленный отход потомства при осеменении коров декстер спермой быков с нормальным строением скелета.

25. У лисец аллели  $P$  и  $p$  обладают плейотропным действием, влияя на окраску меха и жизнеспособность организма: ген  $P$  вызывает платиновую

окраску, доминирующую над серебристо-черной, обусловленной геном  $r$ ; наряду с этим ген  $R$  оказывает рецессивное летальное действие, в результате чего происходит гибель гомозигот  $RR$ . Установите: а) характер расщепления в  $F_1$  по окраске меха и жизнеспособности потомства при спаривании платиновых лисиц между собой; б) какое расщепление по фенотипу ожидается при скрещивании платиновой лисицы с серебристо-черной.

26. По мнению некоторых ученых, укорочение нижней челюсти у овец связано с рецессивными генами ( $aa$ ). Как установить, что рецессивный ген ( $a$ ) находится в генотипе подозреваемого барана с нормальной челюстью?

27. Длинная шерсть персидских кошек  $l$  рецессивна по отношению к короткой шерсти  $L$  кошек других пород. Определите: а) генотип короткошерстного кота, если в результате спаривания его с длинношерстной кошкой получено 3 длинношерстных и 2 короткошерстных котенка; б) генотипы короткошерстной кошки и длинношерстного кота, если в результате их спаривания получено 2 длинношерстных и 3 короткошерстных котенка.

28. У свиней белая щетина доминирует над черной. Установите генотипы родителей: а) если при спаривании чернощетиной свиньи с белым хряком получено 15 белых поросят; б) если при спаривании чернощетиной свиньи с белым хряком получено потомство: 6 белых и 8 черных поросят.

29. При скрещивании серых кур с белыми все потомство оказалось серым. При скрещивании этого потомства вновь с белыми получилось 172 особи, из которых 85 — серых. Какой признак доминирует? Каковы генотипы обеих форм и их потомства?

30. От скрещивания рогатого барана с рогатыми овцами получено: от одной — два рогатых потомка, от другой — один рогатый и один комолый. При скрещивании того же барана с комолой овцой получено два потомка, оба безрогие. Как наследуется рогатость у овец? Каковы генотипы у родителей и потомков?

31. Почему в случае полного доминирования при скрещивании  $Aa \times Aa$  в  $F_2$  наблюдается расщепление по фенотипу на  $3/4$  особей с признаком  $A$  (доминантным) и  $1/4$  — с признаком  $a$  (рецессивным)? Каким будет расщепление по генотипу? Какое соотношение генотипов и фенотипов будет в случае неполного доминирования (промежуточное наследование)? Весь ход наследования изобразите с помощью схем поведения хромосом при гаметогенезе и оплодотворении. Проведите детальный буквенный анализ обоих вариантов скрещивания (полное и неполное доминирование).

32. У кроликов нормальная длина шерсти доминирует над ангорской (длинной). Если скрестить нормальную гомозиготную самку с гомозиготным ангорским самцом (или наоборот), то каковы будут фенотипы потомков  $F_1$  и  $F_2$ ? Введите буквенные обозначения и определите генотипы всех животных.

33. У кур нормальное оперение доминирует над шелковистым. От гетерозиготных курицы и петуха было получено 120 цыплят. Введите буквенные обозначения и определите фенотипы курицы и петуха. Какое количество цыплят будут иметь нормальное и шелковистое оперение? Какого потомства следует ожидать от спаривания птицы  $F_1$  с шелковистым оперением со своими родителями?

34. От спаривания кур, имеющих листовидный гребень, с петухом, имеющим розовидный гребень, было получено 80 цыплят, из которых в дальнейшем 40 имели листовидный и 40 — розовидный гребень. Объясните причину этого явления. Какая форма гребня является доминантной?

35. Птицевод подозревает, что некоторые из его *виандотов*, имеющих розовидный гребень, гетерозиготны по фактору простого гребня. Как определить, какие из них действительно являются гетерозиготными?

36. От скрещивания чистопородных кур и петухов с розовидным и простым гребнями (реципрокные варианты) на генетической станции под Москвой было получено 117 цыплят, имевших розовидный гребень. При разведении  $F_1$  «в себе» получено 146 цыплят с розовидным и 58 — с простым гребнем, а от спаривания самки  $F_1$  с петухом, имевшей простой гребень, — 790 с розовидным и 798 с простым гребнем. Введите буквенный анализ этих материалов и объясните результаты.

37. Как определить, является ли гетерозиготным петух с розовидным гребнем?

38. Скрещивание кур породы леттори (белое оперение) с петухами породы Нью-гемпшир (красное оперение) все  $F_1$  имело белое оперение, а в  $F_2$  большинство цыплят были белыми и лишь немногие имели красное оперение. Какой признак доминирует? Введите буквенные обозначения и объясните полученные результаты.

39. При спаривании рыжих и вороных кобыл с такими же жеребцами (реципрокные варианты) в  $F_1$  рождаются все вороные жеребята, а в  $F_2$  большинство из них имеют вороную масть и небольшое количество рыжих. Какой признак доминирует? Введите буквенные обозначения и объясните полученные результаты.

40. Имеются два белых хряка А и Б. Хряк А при спаривании с черными свиноматками дает только белое потомство. Хряк Б при спаривании с черными матками дает потомство белого и черного цветов в равных количествах. Как наследуется масть у свиней? Введите буквенные обозначения и определите генотипы хряков.

#### Задания на дигибридное и полигибридное скрещивание

41. Сколько типов гамет и какие именно образуют:

- а) организм с генотипом  $AA$ ;
- б) организм с генотипом  $AABB$ ;
- в) организм с генотипом  $aabb$ ;
- г) организм, рецессивный по генам  $a$  и  $b$ .

42. Сколько типов гамет и какие именно образуют:

- а) моногибрид  $Aa$ ;
- б) дигибрид  $AaBb$ ;
- в) тригибрид  $AaBbCc$ .

43. У собак короткошерстность  $L$  доминирует над длинношерстностью  $l$ , черная окраска шерсти  $B$  — над коричневой  $b$ , а висячие уши  $H$  — над стоячими  $h$ . Определите, сколько и какие типы гамет образуют: а) длинношерстная коричневая сука со стоячими ушами; б) короткошерстный черный жеребец с висячими ушами, гетерозиготный по цвету и длине шерсти, гомозиготный по гену висячие уши; в) тригибрид, генотип которого  $LlBbHh$ .

44. Масть у шортгорнского скота наследуется промежуточно: ген  $R$  обуславливает красную масть, его аллель  $r$  — белую; у гетерозиготы  $Rr$  масть чалая. Комолость  $P$  доминирует над рогатостью  $p$ . Определите: а) какое расщепление по фенотипу в  $F_1$  ожидается при спаривании между собой особей с генотипом  $RrPp$ ; б) с каким фенотипом родится потомство при спаривании чалой гетерозиготной по гену комолости коровы с красным рогатым быком;

в) с каким фенотипом появится потомство при спаривании белой рогатой коровы с гомозиготным комолым красным быком.

45. У свиней белая щетина доминирует над черной, а наличие сережек — над их отсутствием. Определите генотип белого хряка с сережками: а) если при спаривании его с любимыми свиноматками рождается белое потомство с сережками; б) если при спаривании другого такого хряка с черными свиноматками без сережек рождается 50 % белых поросят с сережками и 50 % поросят с черными сережками.

46. Черная масть кроликов доминирует над белой, а короткая шерсть — над длинной. Определите: а) какое потомство ожидается при спаривании белого длинношерстного кролика с черной короткошерстной гомозиготной самкой; б) какое будет расщепление этих признаков при спаривании двух гетерозиготных черных короткошерстных особей.

47. Потомство  $F_1$ , полученное в результате спаривания гомозиготных серых жеребцов с каштанами на ногах и гомозиготных вороных кобыл без каштанов, имеет серую масть без каштанов на ногах. Определите фенотип потомства, полученного при спаривании жеребца  $F_1$  с вороными кобылами с каштанами.

48. У крупного рогатого скота комолость  $P$  полностью доминирует над рогатостью  $p$ , красная масть  $R$  — над белой  $r$ . У шортгорнской породы гетерозиготные животные по красной и белой масти имеют чалую масть. Какие гаметы образуют гомозиготные и гетерозиготные комолые красные животные? Сколько и какого типа гаметы образуют рогатые и белые животные? Какое потомство получится в  $F_1$  и  $F_2$  от спаривания гомозиготной комолой белой коровы с гомозиготным красным рогатым быком? Какие фенотипы будут при возвратном скрещивании потомков  $F_1$  с гомозиготным комолым белым и с гомозиготным красным рогатым быками?

49. Скрещивание красного комолого скота  $PPRR$  с чалым рогатым скотом  $ppRr$  дает комолых животных, но половина из них чалой масти, половина — красной. Какая часть потомства будет белой и рогатой, чалой и комолой?

50. В небольшом стаде чистопородных герефордов от быка Принца Ларри и 6 коров получено 6 телат, в том числе два карлика и три альбиноса. Две коровы были полными сестрами, а две — полусестрами быка Принца Ларри. Фенотипы полученного потомства: от коровы 1 — альбинос, карлик; от коровы 2 — не альбинос, карлик; от коровы 3 — альбинос, не карлик; от коровы 4 — не альбинос, не карлик; от коровы 5 — альбинос, не карлик; от коровы 6 — не альбинос, не карлик.

Как можно объяснить природу альбинизма и карликовости в этом стаде? Как наследуются эти признаки? Кто из родителей мог передать гены альбинизма и карликовости? Какие рекомендации можно дать в отношении дальнейшего использования быка?

51. У свиней ген белой щетины полностью доминирует над черной, а сросстопалость — над геном двупалости. Имеются два белых хряка (А и Б) со сросстопальными ногами. Хряк А при скрещивании с любимыми свиными дает белое потомство, но при скрещивании с двупальными половина потомства оказывается однопальными, половина — двупальными. Хряк Б при скрещивании с черными свиными дает потомство, половина которого имеет белую масть, половина — черную, а при скрещивании со свиными, имеющими двупалость, только однопалых потомков. Определите генотипы хряков, начертите схему скрещивания. Чем они различаются между собой?

52. Гомозиготная рыжая двупалая свиноматка от скрещивания с черным однопальным хряком дала потомство, состоящее исключительно из черных

однопалых животных. Возвратное скрещивание  $F_1$  с рыжими двупальными хряками дало 10 черных однопалых, 9 рыжих однопалых, 11 черных двупалых и 10 рыжих двупалых поросят. Определите генотипы хряка и маток. Как наследуется однопалость? Как наследуются черная и рыжая масти? Можно ли создать линию однопалых рыжих свиней, нерасщепляющуюся по этим признакам?

53. У серебристо-черных лисиц черная масть обусловлена генами  $NN$ , характеризующимися неполным доминированием, гетерозиготные приобретают красную окраску дикой лисицы. Черно-бурых лисиц можно отличить от серебристо-черных по пучку бурых волос у основания ушной раковины. Масть определяется генами  $BB$ . При скрещивании серебристо-черных лисиц с черно-бурыми в  $F_1$  получены дигетерозиготные особи  $NnBb$ . Какое потомство получается при скрещивании между собой животных  $F_1$ ?

54. У норки известны два неаллельных рецессивных гена  $r$  и  $j$ , гомозиготность по которым обуславливает платиновую окраску меха. Коричневая окраска обусловлена доминантными аллелями  $R$  и  $J$ . Какое потомство получится в  $F_1$  и  $F_2$  от скрещивания гомозиготных платиновых самок с гомозиготными коричневыми самцами? Сколько будет платиновых и коричневых поросят?

55. Полосатые куры породы плимутрок с неоперенными плюснами  $Bbff$  скрещены с петухом породы леггорн с черным оперением и оперенными плюснами  $bbFF$ . Определите фенотипы и генотипы птиц в  $F_2$ .

56. У кур ген оперенных ног  $F$  доминирует над голыми  $f$ , а ген гороховидного гребня  $P$  над простым  $p$ . Две курицы  $C$  и  $D$  скрещены с двумя петухами  $A$  и  $B$ . Все четыре птицы имеют оперенные ноги и гороховидный гребень. Петух  $A$  с обеими курами дает потомство только с оперенными ногами и гороховидным гребнем. Петух  $B$  с курицей  $C$  дает как оперенных, так и голоногих цыплят, причем те и другие имеют гороховидные гребни; с курицей  $D$  дает цыплят только с оперенными ногами, некоторые из них имеют гороховидные, а некоторые — простые гребни. Каковы генотипы всех особей:  $A$ ,  $B$ ,  $C$  и  $D$ ?

57. Голоногая курица, имеющая гороховидный гребень, скрещенная с петухом с оперенными ногами и гороховидным гребнем, дает потомство только с оперенными ногами, а среди большинства особей с гороховидным гребнем встречается несколько птиц с простыми гребнями. Каковы генотипы родителей? Какое расщепление будет по этим признакам при скрещивании курицы с одним из ее потомков, имеющим оперенные ноги и простой гребень?

58. Куры, имеющие белоснежный пух ( $sm sm$ ) и гороховидный гребень  $PP$ , скрещены с петухами с кремевым пухом ( $Sm Sm$ ) и простым гребнем  $pp$ . Определите фенотипы потомства в  $F_1$  и  $F_2$ .

59. У кур ген черного оперения  $E$  доминирует над бурым  $e$  оперением, наличие хохолка  $C$  на голове — над его отсутствием. Черная курица без хохолка скрещена с бурым хохлатым петухом. Половина потомства оказалась черным хохлатым, половина — бурым хохлатым. Определите генотипы родителей.

60. От черных хохлатых кур и петухов получено потомство, в котором оказалось следующее соотношение фенотипов: 7 черных хохлатых, 3 бурых хохлатых, 2 черных без хохолка и 1 бурый без хохолка. Определите генотипы родителей и потомства.

61. У крупного рогатого скота комолость  $P$  доминирует над рогатостью  $p$ . У шортгорнской породы гетерозиготные по красной  $R$  и белой  $r$  масти

животные имеют чалый цвет шерсти (гены не сцеплены). Гомозиготная комолая белая корова скрещена с гомозиготным рогатым красным быком:

а) какими будут фенотипы животных в  $F_1$  и  $F_2$ ?

б) каким будет потомство от возвратного скрещивания  $F_1$  с комолым белым быком (гомозиготным)?

в) каким будет потомство при скрещивании  $F_1$  с рогатым красным быком (гомозиготным)?

62. Рогатая белая корова, скрещенная с комолым чалым быком, дала рогатого чалого теленка. Какое потомство получится при возвратном скрещивании этой телки с ее отцом?

63. У морских свинок ген черной окраски шерсти  $W$  доминирует над аллелем, обуславливающим белую окраску. Короткошерстность определяется доминантным геном  $L$ , а длинношерстность — его рецессивным аллелем  $l$ . Гены окраски и длины шерсти наследуются независимо. Гомозиготное черное длинношерстное животное было скрещено с гомозиготным белым короткошерстным. Какое потомство получится от возвратного скрещивания свинок из  $F_1$  с родительской особью?

64. Чистопородного черного комолого быка (доминантные признаки, которые наследуются независимо) скрестили с красными рогатыми коровами. Какими будут гибриды? Каким окажется следующее поколение от скрещивания гибридов между собой?

65. У дрозофилы серая окраска тела и наличие щетинок — доминантные признаки, которые наследуются независимо. Какого потомства следует ожидать от скрещивания желтой самки без щетинок с гетерозиготным по обоим признакам самцом?

66. У голубоглазой близорукой женщины от брака с кареглазым мужчиной с нормальным зрением родились кареглазая близорукая девочка и голубоглазый с нормальным зрением мальчик. Ген близорукости  $B$  доминирует по отношению к гену нормального зрения  $b$ , а ген кареглазости  $S$  доминирует над геном голубоглазости  $s$ . Какова вероятность рождения в этой семье кареглазого ребенка с нормальным зрением?

67. У собак черный цвет шерсти доминирует над кофейным, а короткая шерсть — над длинной. Обе пары генов находятся в разных хромосомах. Охотник купил черную с короткой шерстью собаку и хочет быть уверенным, что его собака чистопородная. Какого партнера по скрещиванию нужно подобрать собаке, чтобы убедиться в чистоте породы?

68. У пшеницы безостость  $A$  доминирует над остистостью  $a$ , а красная окраска колоса  $B$  — над белой  $b$ . Растения безостого красноколосного сорта при скрещивании с пшеницей остистого белоколосного сорта дали:

1/4 безостых красноколосных;

1/4 безостых белоколосных;

1/4 остистых красноколосных;

1/4 остистых белоколосных.

Определите генотипы исходных растений. Соответствует ли данное скрещивание анализирующему?

69. У шортгорнской породы скота цвет шерсти наследуется по промежуточному типу: ген  $R$  обуславливает красную масть, ген  $r$  — белую, генотипы  $Rr$  имеют чалую масть. Комолость  $P$  доминирует над рогатостью  $p$ . Белая рогатая корова скрещена с гомозиготным красным рогатым быком. Какие фенотипы и генотипы будет иметь их потомство  $F_1$  и  $F_2$ ?

70. У крупного рогатого скота комолость доминирует над рогатостью, а окраска контролируется парой генов с неполным доминированием — гомозиготные животные имеют красную или белую масть, а гетерозиготные — чалую. Комолый чалый бык при скрещивании с рогатой белой коровой дал рогатую чалую телку. Каковы генотипы всех этих животных?

71. У лошадей вороная окраска шерсти доминирует над каштановой, аллюр рысью — над аллюром шагом (иноходь). Каким будет фенотип потомства  $F_1$  от скрещивания гомозиготного вороного иноходца с гомозиготным каштановым рысаком? Какое потомство может получиться от скрещивания между собой животных из первого поколения?

72. От скрещивания красных рогатых коров с желтым комолым быком получено: 7 желтых комолых телок, 6 желтых рогатых, 8 красных комолых и 5 красных рогатых. Что можно сказать на основе этих данных о наследовании у этой породы желтой и красной масти, комолости и рогатости? Каковы предполагаемые генотипы исходных животных?

73. Гомозиготный комолый белый бык скрещен с гомозиготной рогатой красной коровой. Какая окраска будет у потомков  $F_1$ ? Будут ли они рогатыми? Каким должно быть потомство от возвратного скрещивания гибридов  $F_1$  с исходными быком и коровой?

74. Скрещивание красных комолых коров с чальми рогатыми быками дает исключительно комолых потомков, половина которых имеет красную, а половина — чалую масть. Если скрестить между собой чалых комолых особей, какая часть потомства будет чалой комолой, а какая — белой рогатой?

75. При скрещивании комолых быков с чалой мастью с такими же по этим признакам коровами было получено 35 комолых красных, 65 комолых чалых, 32 комолых белых, 13 рогатых красных, 20 рогатых чалых и 8 рогатых белых животных. Объясните результаты, определите генотипы всех животных.

76. От скрещивания черной курицы без гребня с красным пегухом, имеющим гребень, все потомки первого поколения отличались наличием гребня и черным оперением. Как распределятся эти признаки среди 500 потомков второго поколения, если признаки наследуются независимо и каждый из них контролируется одним геном? Какие признаки рецессивны?

77. Какими будут первое и второе поколения (по генотипу и фенотипу), полученные от спаривания гомозиготной черной розеточной (всклоченной) свинки с белым гладким самцом? Каким будет потомство от спаривания животных из  $F_1$  с черным розеточным  $F_2$  и белым гладким  $F_2$  родителем? Какая часть черных розеточных потомков  $F_2$  будет гомозиготна по обоим генам? Изобразите весь ход наследования этих генов с помощью схем поведения хромосом при мейозе и оплодотворении. Гены  $R$  и  $r$  находятся в одной паре хромосом — гомологов, а  $B$  и  $b$  — в другой, т. е. наследуются независимо.

78. Коричневая длинношерстная самка была спарена с гомозиготным черным короткошерстным самцом. Какие фенотипы будут иметь потомки в  $F_1$  и  $F_2$ ? Какие потомки получатся от спаривания  $F_1$  со своим отцом, со своей матерью, самок  $F_1$  с черным длинношерстным самцом, с коричневым короткошерстным самцом?

79. Гомозиготная черная самка с висячими ушами спарена с гомозиготным коричневым самцом со стоячими ушами. Различите фенотипы  $F_1$  и  $F_2$ . Какие щенки будут получены от спаривания помесей  $F_1$  с гомозиготными черными животными с висячими ушами и гомозиготными черными животными со стоячими ушами?

80. Кофейная короткошерстная самка скрещивалась с черным длинношерстным самцом. От этих спариваний за несколько щенений родилось 8 черных короткошерстных, 7 черных длинношерстных, 6 коричневых короткошерстных и 9 коричневых длинношерстных щенков. Каковы генотипы родителей и потомков?

81. Что можно сказать о родителях, если среди их потомства наблюдается следующее соотношение фенотипов: 3 : 1 : 1 : 1; 9 : 3 : 3 : 1; 1 : 1 : 1 : 1?

82. Какое потомство будет получено (по генотипу и фенотипу) в  $F_1$  и  $F_2$ , если спарить белых ангорских (длинношерстных) крольчих с черными короткошерстными (с нормальной длиной шерсти) самцами?

### Задания на взаимодействие неаллельных генов

В организме одновременно функционирует множество генов из разных аллелей, в том числе и расположенных в разных парах хромосом. Очевидно, что в цепи реализации гена в признак многие из них могут оказывать воздействие друг на друга или на уровне ферментов, или на уровне биохимических реакций. Это не может не отразиться на формировании генотипа. И в этом случае при скрещивании дигибридов закон независимого расщепления каждой пары признаков в отношении 3 : 1 не имеет силы даже при расположении генов в разных парах хромосом. Выделяют разные типы взаимодействия неаллельных генов: эпистатическое, комплементарное, новообразование, модифицирующее действие и полимерию.

83. У кур большинства пород (плимутрок, виандот) ген *C* обуславливает окрашенное оперение, а его аллель *c* — белое. У белых леггорнов известен эпистатичный ген *J*, подавляющий развитие пигмента даже при наличии гена *C*. Его аллель — ген *j* позволяет гену *C* проявить свое действие. У леггорнов генотипа *JJCC* развивается белое оперение, вызываемое доминантным геном *J*, виандоты же с генотипом *jjcc* 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 *JJCC* с белыми виандотами (*jjcc*);

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 и 3 пигментированных;

г) расщепление по генотипу в  $F_1$  при скрещивании дигетерозиготного белого леггорна с белым виандотом.

84. 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 самки *BBdd*, спаренной с гомозиготным кофейным кобелем *bbDD*;

б) ожидаемое расщепление в  $F_1$  при спаривании дигетерозиготных особей.

85. При скрещивании гомозиготных алеутских норок ( $aalPP$ ) с серебристо-голубыми ( $AApp$ ) у потомства развивается стандартная окраска меха, обусловленная взаимодействием доминантных генов  $A$  и  $P$ ; в  $F_2$  выщипляются также сапфирные норки ( $aarp$ ). Определите, какое расщепление в  $F_2$  ожидается при скрещивании гетерозиготной алеутской норки с гетерозиготной серебристо-голубой.

86. У мышей ген  $C$  вызывает образование черного пигмента, а  $c$  — его отсутствие (альбинизм). Другой ген  $A$  определяет зональное распределение пигмента по длине волоса, а его аллель  $a$  — сплошное (равномерное). Мыши ( $C...A...$ ) имеют серую (дикую) окраску — агути. Какими будут фенотипы мышей в  $F_1$  и в  $F_2$  при спаривании (реципрокные варианты) черных мышей с белыми и каким будет расщепление в  $F_1$ ?

87. От спаривания черных с нормальной (средней) длиной шерсти крольчих с белым короткошерстным (рекс) самцом в  $F_1$  все крольчата были черными и нормальношерстными, а в  $F_2$  имело место следующее расщепление: 31 черной нормальношерстной, 9 голубых нормальношерстных, 13 белых нормальношерстных, 8 черных реке, 3 голубых реке, и 4 белых крольчонка реке. Определите генотипы родителей и потомков, характер наследования окраски и длины шерсти у крольчих.

88. Кролики породы баран имеют висячие уши длиной около 30 см, а кролики других пород — около 10 см. Допустим, что различие в длине ушей зависит от двух пар генов с однозначным (аддитивным) действием. Генотип чистопородных кроликов породы баран —  $L_1L_1L_2L_2$ , а обычных  $l_1l_1l_2l_2$ . Определите длину ушей кроликов в  $F_1$  и  $F_2$ .

89. Спариваются самки рояль-пастель, т. е. светло-коричневые  $QQbb$  и самцы зеленоглазая пастель  $qqBB$ , т. е. светло-коричневые с песочным оттенком. Каким будет  $F_1$ ? В каком соотношении в  $F_2$  будут получены стандартные ( $Q...B...$ ), зеленоглазая пастель ( $qqB...$ ), рояль-пастель ( $Q...bb$ ) и зеленопастель, или американский топаз, имеющие светло-коричневую окраску ( $qqbb$ ) щенки?

90. У тутового шелкопряда желтая окраска кокона определяется двумя доминантными аллелями  $A$  и  $B$ . Если один из них или оба будут находиться в рецессивном состоянии, коконы будут белыми. В результате скрещивания бабочек двух пород, каждая из которых имела белые коконы, получили 48 гусениц в  $F_1$ . От спаривания бабочек  $F_1$  между собой получили 80 коконов  $F_2$ .

- 1) Сколько коконов  $F_1$  могли иметь желтую окраску?
- 2) Сколько разных генотипов могло быть в  $F_2$ ?
- 3) Сколько разных генотипов могут обусловить желтую окраску коконов?
- 4) Сколько разных генотипов могут обусловить белую окраску коконов?
- 5) Сколько желтых коконов могло быть в  $F_1$ ?

91. У норки окраска меха детерминируется взаимодействием двух комплементарных генов, причем различное сочетание доминантных и рецессивных аллелей обуславливает различное проявление окраски. Если оба гена ( $A...B...$ ) находятся в доминантном состоянии, то окраска меха будет коричневая, если в доминантном состоянии находится только один ген ( $A...$ ) — серая, если только один ген ( $B...$ ) — бежевая, если оба гена находятся в рецессивном состоянии — кремовая.

От скрещивания двух линий норки бежевой и серой получили 24 щенка в  $F_1$ , при скрещивании их между собой получили 80 щенят  $F_2$ .

- 1) Сколько норок  $F_1$  могли иметь коричневую окраску меха?
- 2) Сколько фенотипов могло быть в  $F_2$ ?

- 3) Сколько порок могли иметь бежевую окраску меха?
- 4) Сколько порок могли иметь серую окраску меха?
- 5) Сколько порок могли иметь кремовую окраску меха?

92. У собак доминантный аллель гена *A* обуславливает черную масть, рецессивный аллель *a* — коричневую. Доминантный ген-ингибитор *I* подавляет действие обоих генов и обуславливает белую масть. Рecessивный аллель гена-ингибитора *i* не оказывает влияния на окраску шерсти.

При скрещивании гомозиготных собак белой масти, имеющих генотипы *AAII* и *aa*ii**, получили 24 щенка в  $F_1$  и 48 — в  $F_2$ .

- 1) Сколько щенят в  $F_1$  могли иметь белую масть?
- 2) Сколько разных фенотипических классов могло быть в  $F_2$ ?
- 3) Сколько гибридов  $F_2$  могли иметь черную масть?
- 4) Сколько гибридов  $F_2$  могли иметь белую масть?
- 5) Сколько гибридов  $F_2$  могли иметь коричневую масть?

93. У кур породы леггорн доминантный аллель гена *C* обуславливает черную окраску оперения, аллель *c* — белую. Ген *J* подавляет развитие пигмента, а его рецессивный аллель *j* — не оказывает влияния на развитие пигмента. Скрещивали кур, имевших черное оперение и генотип *CC*Jj**, с петурами, имевшими белое оперение и генотип *cc*jj**. В  $F_1$  получили 132 гибрида, в  $F_2$  — 432.

- 1) Сколько гибридов  $F_1$  могли иметь белое оперение?
- 2) Сколько фенотипических классов могло быть в  $F_1$ ?
- 3) Сколько гибридов  $F_2$  могли иметь белое оперение?
- 4) Сколько гибридов  $F_2$  могли иметь черное оперение?
- 5) Сколько гибридов  $F_2$ , имевших черное оперение, могли быть гомозиготными?

94. Собаки породы кокер-спаниель при генотипе (*A...B...*) имеют черную масть, при генотипе (*A...bb*) — рыжую, при генотипе (*aa*B...**) — коричневую, а при генотипе (*aabb*) — светло-желтую. При скрещивании черного кокер-спаниеля со светло-желтым родился светло-желтый щенок. Какое соотношение по масти следует ожидать от спаривания того же черного спаниеля с собакой одинакового с ним генотипа?

95. У попугайчиков-неразлучников цвет перьев определяется двумя парами несцепленных неаллельных генов. Сочетание двух доминантных генов *A* и *B* (хотя бы по одному из каждой аллельной пары) определяет зеленый цвет, сочетание доминантного гена из одной пары и рецессивных генов из другой определяет желтый *A* или голубой *B* цвет. Гомозиготные особи по рецессивным аллелям обеих пар генов имеют белый цвет.

При скрещивании дигетерозиготных зеленых попугайчиков-неразлучников между собой получено 53 зеленых, 17 желтых, 18 голубых и 6 белых птенцов. Определите:

- 1) Сколько типов гамет несут зеленые попугайчики-неразлучники?
- 2) Сколько дигетерозигот получено в потомстве?
- 3) Сколько было дигомозигот?
- 4) Сколько потомков должно родиться от зеленых попугайчиков-неразлучников, чтобы в их числе было 12 белых?

96. У кур породы леггорн окраска перьев обусловлена наличием доминантного гена *S*. Если он находится в рецессивном состоянии, то окраска не развивается. На действие этого гена оказывает влияние ген *J*, который в доминантном состоянии подавляет развитие признака, контролируемого геном *S*.

1) Какое потомство получится от скрещивания дигетерозиготных по этим генам кур породы леггорн?

2) Определите вероятность рождения окрашенного цыпленка от скрещивания кур с генотипами  $CClj$  и  $ccLj$ .

97. У лошадей действие генов вороной  $C$  и рыжей масти  $s$  проявляется только в отсутствие доминантного гена  $D$ . Если он присутствует, то окраска белая. Какое потомство получится при скрещивании между собой белых лошадей с генотипом  $CcDd$ ?

98. У овса черная окраска семян определяется доминантным геном  $A$ , а серая окраска — доминантным геном  $B$ . Ген  $A$  эпистатичен гену  $B$ , и последний в его присутствии не проявляется. При отсутствии в генотипе обоих доминантных генов окраска семян — белая. При скрещивании двух серосемянных растений получили растения с серыми и белыми семенами в пропорции 3 : 1. Определите генотипы родителей. Какое расщепление в потомстве было бы получено, если бы скрещивались дигетерозиготные формы?

99. Свиньи бывают черной, белой и красной окраски. Белые свиньи несут минимум один доминантный ген  $J$ . Черные свиньи имеют доминантный ген  $E$  и гомозиготны по рецессивной аллели  $j$ . Красные поросята ( $eelj$ ) лишены доминантного гена подавителя  $J$  и доминантного гена, определяющего черную окраску. Какое потомство можно ожидать от скрещивания черной гомозиготной свиньи и красного хряка?

100. Окраска шерсти у кроликов определяется двумя парами генов, расположенных в разных хромосомах. При наличии доминантного гена  $C$  доминантный ген  $A$  другой пары обуславливает серую окраску шерсти, рецессивный ген  $a$  — черную окраску. В отсутствие гена  $C$  окраска будет белой. Какого цвета родятся крольчата от скрещивания серых дигетерозиготных кроликов?

101. Окраска бобов может быть пурпурной, желтой и белой. Под влиянием гена  $A$  неокрашенное соединение переводится в пурпурный пигмент. Ген  $B$  вызывает превращение пурпурного вещества в желтое. Какое потомство получится от скрещивания растений с генотипами  $AaBb$  и  $aaBB$ ?

102. При скрещивании белых минорок  $CCoo$  с белыми шелковистыми курами  $ccOO$  в  $F_1$  получено потомство с окрашенным оперением. Чем можно объяснить появление окрашенных кур в  $F_1$ ? Какие фенотипы потомства ожидаются в  $F_2$ . Выпишите генотипы окрашенных кур.

103. Породы кур с оперенными ногами гомозиготны по двум парам доминантных генов  $A_1A_1A_2A_2$ , а породы с неоперенными ногами — полные рецессивы ( $a_1a_1a_2a_2$ ). При скрещивании пород кур с оперенными и неоперенными ногами все потомство в  $F_1$  единообразно, с оперенными ногами. Проведите анализ потомства в  $F_2$ .

104. При скрещивании кур породы белый леггорн  $JJCC$  с петухом породы белый плимутрок  $jjcc$  в  $F_2$  наряду с белыми появляются окрашенные потомки в соотношении примерно 13 белых и 3 черных. В этом случае доминантный ген  $J$  является ингибитором другого доминантного гена  $C$  черного оперения. Поясните эту форму наследования.

105. При скрещивании леггорнов с белым оперением  $JJCC$  с плимутроком  $jjcc$  в  $F_1$  получено потомство преимущественно белое с темной пятнистостью. При скрещивании белых кур с белыми петухами потомство в  $F_2$  имело такое оперение: белое, белое с пятнистостью, окрашенное в соотношении 7 : 6 : 3. Объясните, чем обусловлено такое расщепление. Определите генотипы особей в  $F_2$ .

106. При спаривании самок серебристо-голубых  $AaPp$  с самцами алеутских  $aaPp$  в потомстве получают стандартных норок. При спаривании между собой стандартных норок в  $F_2$  ожидается потомство алеутских ( $aaP...$ ), серебристо-голубых ( $A...pp$ ), сапфировых ( $aaPp$ ), стандартных ( $A...P...$ ). Каково соотношение норок различной окраски?

107. У некоторых сортов пшеницы красная окраска зерна контролируется двумя парами полимерных доминантных генов  $A_1$  и  $A_2$ . Чем больше в генотипе доминантных генов, тем ярче проявляется окраска зерна. У рецессивных гомозигот зерновка белая.

Определите окраску зерновок при скрещивании растений  $A_1a_1A_2a_2 \times A_1a_1A_2a_2$ .

- 1) Сколько типов гамет может дать материнское растение?
- 2) Сколько типов гамет может дать отцовское растение?
- 3) Какой фенотип у материнского организма?
- 4) Будут ли от этого скрещивания получены темно-красные зерна?
- 5) Будут ли от этого скрещивания получены белые зерна?

108. У кроликов длина ушей зависит от взаимодействия двух пар полимерных генов, имеющих однонаправленное действие и суммирующий (кумулятивный) эффект. Уши кроликов породы баран имеют длину 28 см. Их генотип  $F_1F_1F_2F_2$ . У других пород кроликов длина ушей около 12 см. Гены таких животных находятся в рецессивном состоянии  $f_1f_1f_2f_2$ . Накопление в генотипе доминантных генов приводит к удлинению ушей примерно на 4 см. Чистопородных кроликов породы баран скрещивали с обычными дигомозиготными кроликами. От них было получено 10 крольчат, от разведения которых «в себе» получили 48 крольчат в  $F_2$ . Определите:

- 1) Какова длина ушей у кроликов  $F_1$ ?
- 2) Сколько кроликов  $F_2$  имели максимальную длину ушей?
- 3) Сколько разных фенотипов у кроликов  $F_2$ ?
- 4) Сколько кроликов  $F_2$  дадут нерасщепляющееся потомство?
- 5) Сколько кроликов  $F_2$  имели самые маленькие уши?

109. У пегих каракульских овец есть ген  $D$  — черной окраски и ген афанганской пегости —  $P$ , который доминирует над сплошной окраской. Поэтому основные генотипы пегих овец  $DDPP$  и  $ddpp$ . У таких овец появляются белые отметины на ногах у копыт, на скакательном и коленном суставах, на голове — часто вокруг глаз и рта. Черные каракульские овцы не имеют гена  $P$ . Коричневые овцы рецессивны по обоим генам. Скрещены между собой пегие овцы и черные дигомозиготные бараны. От них получено 40 ягнят. Определите:

- 1) Сколько разных генотипов у ягнят?
- 2) Сколько разных фенотипов у ягнят?
- 3) Сколько родится черных ягнят?
- 4) Сколько родится пегих ягнят?
- 5) Будут ли среди ягнят в  $F_2$  коричневые особи?

110. Иногда у коричневых каракульских овец проявляется чалость, что приводит к розовой окраске шерсти. Генотип таких особей ( $W...dd$ ). У черных животных присутствует доминантный ген  $D$ . Поэтому их генотип ( $wwD...$ ). Спарены черные гетерозиготные матки и гомозиготные розовые бараны. От них получено 316 ягнят. Сочетание генов  $W$  и  $D$  приводит к формированию серого каракуля. Определите:

- 1) Сколько разных генотипов у ягнят?
- 2) Сколько родится черных ягнят?
- 3) Сколько родится дигетерозиготных ягнят?

106. При спаривании самок серебристо-голубых  $AaPp$  с самцами алеутских  $aaPp$  в потомстве получают стандартных норок. При спаривании между собой стандартных норок в  $F_2$  ожидается потомство алеутских ( $aaP...$ ), серебристо-голубых ( $A...pp$ ), сапфировых ( $aaPP$ ), стандартных ( $A...P...$ ). Каково соотношение норок различной окраски?

107. У некоторых сортов шеницы красная окраска зерна контролируется двумя парами полимерных доминантных генов  $A_1$  и  $A_2$ . Чем больше в генотипе доминантных генов, тем ярче проявляется окраска зерна. У рецессивных гомозигот зерновка белая.

Определите окраску зерновок при скрещивании растений  $A_1a_1A_2a_2 \times A_1a_1a_2a_2$ .

- 1) Сколько типов гамет может дать материнское растение?
- 2) Сколько типов гамет может дать отцовское растение?
- 3) Какой фенотип у материнского организма?
- 4) Будут ли от этого скрещивания получены темно-красные зерна?
- 5) Будут ли от этого скрещивания получены белые зерна?

108. У кроликов длина ушей зависит от взаимодействия двух пар полимерных генов, имеющих однозначное действие и суммирующий (кумулятивный) эффект. Уши кроликов породы баран имеют длину 28 см. Их генотип  $F_1F_1F_2F_2$ . У других пород кроликов длина ушей около 12 см. Гены таких животных находятся в рецессивном состоянии  $f_1f_1f_2f_2$ . Накопление в генотипе доминантных генов приводит к удлинению ушей примерно на 4 см. Чистопородных кроликов породы баран скрещивали с обычными дигомозиготными кроликами. От них было получено 10 крольчат, от разведения которых «в себе» получили 48 крольчат в  $F_2$ . Определите:

- 1) Какова длина ушей у кроликов  $F_1$ ?
- 2) Сколько кроликов  $F_2$  имели максимальную длину ушей?
- 3) Сколько разных фенотипов у кроликов  $F_2$ ?
- 4) Сколько кроликов  $F_2$  дадут нерасщепляющееся потомство?
- 5) Сколько кроликов  $F_2$  имели самые маленькие уши?

109. У пегих каракульских овец есть ген  $D$  — черной окраски и ген афанганской легости —  $P$ , который доминирует над сплошной окраской. Поэтому основные генотипы пегих овец  $DDPP$  и  $ddpp$ . У таких овец появляются белые отметины на ногах у копыт, на скакательном и коленном суставах, на голове — часто вокруг глаз и рта. Черные каракульские овцы не имеют гена  $P$ . Коричневые овцы рецессивны по обоим генам. Скрещены между собой пегие овцы и черные дигомозиготные бараны. От них получено 40 ягнят. Определите:

- 1) Сколько разных генотипов у ягнят?
- 2) Сколько разных фенотипов у ягнят?
- 3) Сколько родится черных ягнят?
- 4) Сколько родится пегих ягнят?
- 5) Будут ли среди ягнят в  $F_2$  коричневые особи?

110. Иногда у коричневых каракульских овец проявляется чалость, что приводит к розовой окраске смушка. Генотип таких особей ( $W...dd$ ). У черных животных присутствует доминантный ген  $D$ . Поэтому их генотип ( $wvD...$ ). Спарены черные гетерозиготные матки и гомозиготные розовые бараны. От них получено 316 ягнят. Сочетание генов  $W$  и  $D$  приводит к формированию серого каракуля. Определите:

- 1) Сколько разных генотипов у ягнят?
- 2) Сколько родится черных ягнят?
- 3) Сколько родится дигетерозиготных ягнят?

- 4) Сколько розовых ягнят родится при данном скрещивании?  
 5) Сколько овец дадут нерасщепляющееся потомство?  
 111. Черная окраска смушек (араби) у каракульских овец  $DDww$  доминирует над коричневой (камбар) — генотип таких овец  $ddww$ . Спарены между собой гетерозиготные черные овцы и коричневые бараны. От них получено 364 ягненка. Определите:
- 1) Сколько разных генотипов у ягнят?
  - 2) Сколько разных фенотипов у ягнят?
  - 3) Сколько ягнят имеют смушек типа камбар?
  - 4) Сколько ягнят имеют смушек типа араби?
  - 5) Возможно ли получение ягнят со смушкой типа камбар в  $F_2$  путем скрещивания овец  $F_1$ ?

### Контрольные вопросы

1. Когда были открыты законы Менделя?
2. Почему 1900 г. признается годом рождения современной генетики?
3. В чем состоят особенности гибридологического метода Менделя?
4. Что такое альтернативные признаки?
5. В чем заключаются явления доминирования и правило единообразия гибридов первого поколения?
6. Перечислите и охарактеризуйте типы доминирования.
7. Какое скрещивание называют анализирующим и для чего оно применяется?
8. Какое скрещивание называют дигибридным?
9. Что такое кодоминантность?
10. В чем заключается закон независимого наследования признаков?
11. Что такое летальные гены и как они наследуются?
12. В чем заключается правило чистоты гамет и на каких биологических закономерностях оно основано?
13. Чем отличается явление доминирования от эпистаза?
14. Какое расщепление по фенотипу наблюдается при полимерии?
15. В чем выражается модифицирующее действие генов?
16. Что означают понятия «экспрессивность» и «пенетрантность»?
17. Перечислите известные вам типы взаимодействия неаллельных генов.
18. Какие наследственные факторы называют комплементарными, или дополнительными?
19. Какой тип взаимодействия генов называется эпистазом и какое расщепление происходит во втором поколении при этом типе взаимодействия?
20. Что такое плейотропное действие генов?
21. Что такое фенотип и генотип? Полностью ли отражает фенотип генотипическое строение организма? Могут ли особи, одинаковые по фенотипу, иметь разный генотип?
22. Назовите формы взаимодействия аллельных генов и охарактеризуйте их.
23. Приведите примеры различных форм доминирования.
24. Что такое множественные аллели? Какова природа их возникновения? Какое практическое значение они имеют?
25. Каким образом можно выявить гетерозиготность производителя по летальному гену?

26. Какое действие на развитие признака имеют гены-модификаторы и полимерные гены?

27. Что такое гомозиготные и гетерозиготные организмы?

28. В чем заключаются первое и второе правила Менделя?

29. В чем заключается третье правило Менделя?

30. Чем отличаются аллельные гены от неаллельных?

31. Какой тип взаимодействия генов называют новообразованием? Вносит ли он при дигибридном скрещивании изменения в соотношение фенотипов во втором поколении? Разберите конкретный пример.

32. Что такое криптомерия и какое расщепление наблюдается во втором поколении и при анализирующем скрещивании при этом типе взаимодействия генов? Разберите на конкретном примере.

33. Какие гены называют аддитивными?

34. Бывают ли летальные гены «полезными» для человека и при каком характере их наследования? Приведите примеры.

35. Что такое «генный баланс» и «генотипическая среда»? В чем различия между этими понятиями?

ные соотношения, характерные для менделевского наследования. Впервые явление сцепленного наследования было открыто в 1906 г. В. Бэтсоном и Р. Пеннетом при изучении наследования окраски цветков и формы пыльцевых зерен у горошка душистого.

Скрещивая две расы душистого горошка, различавшиеся по двум парам признаков, они не обнаружили в  $F_2$  ожидаемого расщепления в соотношении 9 : 3 : 3 : 1. Это явление в дальнейшем было объяснено следствием того, что гены, склонные наследоваться вместе, находятся в одной хромосоме.

По хромосомной теории наследственности гены, находящиеся в одной хромосоме, называются сцепленными и образуют одну группу сцепления. Группой называется весь комплекс генов, локализованных в одной хромосоме; число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом. Так, у крупного рогатого скота кариотип составляет 60 хромосом, следовательно, у этого вида животных имеются 30 групп сцепления; у человека — 23, у собаки — 39, у свиньи — 19, у дрозофилы — 4 группы сцепления. Гены одной группы сцепления наследуются независимо от генов, принадлежащих к другим группам сцепления.

В генетических формулах сцепленные локусы перечисляют в соответствии с их порядком в группе сцепления и подчеркивают горизонтальной чертой. Генетические формулы гибридов пишут обычно в виде дроби, причем формулу матери ставят в числитель, а формулу отца — в знаменатель ( $\frac{aBcD}{AbCd}$  или  $\frac{aBcD}{AbCd}$ ). При этом аллели одного гена (например,  $A$  или  $a$ ), находящиеся в гомологичных хромосомах, пишут строго один под другим. Как правило, доминантные аллели записывают с прописной, а рецессивные — со строчной буквы.

Рассмотрим различия в характере расщепления при независимом и сцепленном наследовании двух признаков, гены которых обозначим буквами  $A$  и  $B$ . При независимом наследовании гены  $A$  и  $B$  находятся в разных парах хромосом, и скрещивание особи, гомозиготной по этим генам, с гомозиготной рецессивной особью можно записать следующим образом:

$$\begin{array}{l}
 P \quad \quad \quad AABB \ominus \times aabb \omin� \\
 \text{Гаметы} \quad \quad AB \quad \quad ab \\
 F_1 \quad \quad \quad AaBb
 \end{array}$$

В результате скрещивания получают особь с генотипом  $AaBb$ , которая является результатом соединения гаметы  $A$  и  $B$  с гаметами  $a$  и  $b$ . Из приведенной схемы следует, что в  $F_1$  оба признака гибридного организма будут доминантными. Наличие сцепления или отсутствие его может быть установлено с помощью анализирующего скрещивания. Если испытуемые гены находятся в разных хромосомах  $\frac{A}{a} \frac{B}{b} \times \frac{a}{a} \frac{b}{b}$ , то образуются четыре типа гамет:  $AB$ ,  $Ab$ ,

$aB$ ,  $ab$  и, следовательно, четыре фенотипических класса потомков:  $AaBb$ ,  $Aabb$ ,  $aaBb$ ,  $aabb$  в соотношении 1 : 1 : 1 : 1.

При сцепленном наследовании, когда гены  $A$  и  $B$  расположены не в разных, а в одной и той же хромосоме, генотипы особей должны быть записаны иначе и скрещивание их выглядит в этом случае так:

$$\begin{array}{l} P \quad \quad \quad ABAB \text{♀} \times abab \text{♂} \\ \text{Гаметы} \quad \quad AB \quad \quad ab \\ F_1 \quad \quad \quad ABab \end{array}$$

В результате скрещивания получают особь с генотипом  $ABab$ , которая является результатом соединения гаметы  $AB$  с гаметой  $ab$ . Так как гены находятся в одной хромосоме, гибриды будут давать не четыре, а всего два типа гамет ( $AB$  и  $ab$ ). В результате анализирующего скрещивания могут появиться только два фенотипических класса особей, повторяющие признаки родителей в равном соотношении:

$$\begin{array}{l} F_1 \quad \quad \quad \frac{AB}{ab} \times \frac{ab}{ab} \\ \text{Гаметы} \quad \quad AB, ab \quad ab \\ F_2 \quad \quad \quad 1 \frac{AB}{ab} : 1 \frac{ab}{ab} \end{array}$$

Гены  $A$  и  $B$  наследуются в данном случае как один ген. При скрещивании  $F_1$  между собой появятся потомки  $F_2$  трех генотипов в соотношении 1 : 2 : 1. Расщепление по фенотипу будет 3 : 1. Такое расщепление соответствует моногибридному скрещиванию, что свидетельствует о совместном (сцепленном) наследовании двух генов.

Полное сцепление генов бывает редко. Оно встречается у дрозофилы и самок тутового шелкопряда. Наличие сцепления определяется, как было рассмотрено выше, на основе анализирующего дигибридного скрещивания с рецессивной формой — анализом

$$\frac{++}{ab} \text{♀} \times \frac{ab}{ab} \text{♂}$$

### 3.2. Неполное сцепление и кроссинговер

Причиной неполного сцепления является кроссинговер (перекрест хромосом в I делении мейоза). Гаметы и особи с новыми сочетаниями признаков, появившимися в результате кроссинговера, называются *кроссоверами* или *рекомбинантами*, а само явление — *генетической рекомбинацией*. Чем дальше расположены в хромосоме гены друг от друга, тем меньше сила сцепления и тем чаще происходит между ними кроссинговер.

Пример сцепления был описан Т. Морганом и его учениками, исследовавшими гены *black* (блэк — черный цвет тела) и *vestigial* (вэстиджил — зачаточные крылья) у мухи дрозофилы. Аллели дикого типа этих генов определяют серую окраску тела мухи ( $b^+$ ) и нормальные крылья ( $Vg^+$ ). Гены серого цвета тела ( $b^+$ ) и зачаточных крыльев ( $Vg$ ) находятся у дрозофилы в одной хромосоме, гены черного цвета ( $b$ ) и длинных крыльев ( $Vg^+$ ) — в другой гомологичной хромосоме. При скрещивании серых зачаточнокрылых самцов ( $b^+Vg$ ) с черными длиннокрылыми самками ( $bVg^+$ ) гибриды  $F_1$  получают от отца хромосому с генами серого цвета и зачаточных крыльев, а от матери — с генами черного цвета тела и длинных крыльев, т. е. все они будут серыми и длиннокрылыми.

У гибридных самцов образуются два типа гамет: содержащие хромосому, несущую гены серого цвета тела и зачаточных крыльев ( $b^+Vg$ ) и гены черного цвета тела и длинных крыльев ( $bVg^+$ ). Если этих самцов скрестить с чернотелыми зачаточнокрылыми самками, то их потомство будет черным длиннокрылым и серым зачаточнокрылым в соотношении, близком к 1 : 1:

$$\begin{array}{l}
 P: \frac{bVg^+}{bVg^+} \text{♀} \times \frac{b^+Vg}{b^+Vg} \text{♂} \rightarrow F_1: \frac{bVg^+}{b^+Vg}; \\
 \text{черные} \quad \text{серые} \\
 \text{длиннокрылые} \quad \text{зачаточнокрылые} \quad \text{длиннокрылые} \\
 \\
 P: \frac{bVg}{bVg} \text{♀} \times \frac{bVg^+}{b^+Vg} \text{♂} \rightarrow F_2: \frac{bVg^+}{bVg} + \frac{b^+Vg}{bVg} = 1:1. \\
 \text{черные} \quad \text{серые} \quad \text{черные} \quad \text{серые} \\
 \text{зачаточнокрылые} \quad \text{длиннокрылые} \quad \text{длиннокрылые} \quad \text{зачаточнокрылые}
 \end{array}$$

Каждая гамета материнского организма в данном случае содержит хромосому с рецессивными генами черного цвета тела и зачаточных крыльев. При наличии полного сцепления по двум парам генов среди гибридов выявляются только два класса особей.

Таким образом, в этом случае исходные сочетания признаков родителей передались потомству без изменений, т. е. имеет место полное сцепление генов.

Рассмотрим случай неполного сцепления генов. Гибриды первого поколения (самки) были скрещены с черными зачаточнокрылыми самцами. В следующем поколении у большинства особей (83 %) наблюдалось прежнее сочетание признаков (серых зачаточнокрылых — 41,5 %; черных длиннокрылых — 41,5 %), а у 17 % — новые сочетания (черных зачаточнокрылых — 8,5 %; серых длиннокрылых — 8,5 %). Следовательно, в данном случае сцепление генов было нарушено:

$$P: \frac{bVg^+}{b^+Vg} \text{♀} \times \frac{bVg}{bVg} \text{♂} = \frac{bVg^+}{bVg} + \frac{b^+Vg}{bVg} + \frac{bVg}{bVg} + \frac{b^+Vg^+}{bVg}$$

41,5%	41,5%	8,5%	8,5%
83%		17%	

ния кроссинговера на одном участке кроссинговером на другом получило название *интерференции*.

Заслуга в решении вопроса о пространственном расположении генов в хромосомах принадлежит А. Стертеванту, открывшему в 1911 г. еще один закон наследственности — *закон аддитивности*. Так, если взять три пары генов и определить частоту кроссинговера между первым и вторым, вторым и третьим, третьим и первым, т. е. между генами *A* и *B*, *B* и *C*, *C* и *A*, то частота кроссинговера между двумя любыми из них, например *A* и *C*, близка к сумме или разности его величин между генами *AB* и *BC*, т. е.  $AC \% = AB \% \pm BC \%$ . Наблюдается сложение расстояний между генами, определенных по частоте кроссинговера между ними. Эта закономерность соответствует обычной геометрической закономерности в расстояниях между точками на прямой. Отсюда как следствие закона аддитивности вытекало, что гены расположены в хромосомах в линейной последовательности и находятся на определенных расстояниях друг от друга.

### 3.3. Генетические карты хромосом

Исходя из теории линейного расположения генов в хромосоме и возможности на основании частоты кроссинговера судить о расстоянии между ними, а на основании закона аддитивности определять их последовательность в хромосоме, А. Стертевант составил первую карту распределения генов в одной из хромосом дрозофилы. В настоящее время карты групп сцепления построены для многих генетических объектов: насекомых, млекопитающих, птиц, растений, микроорганизмов. *Картой хромосом* называется план расположения генов в хромосоме.

Для построения карты хромосом изучают потомство, полученное в результате анализирующего скрещивания гибридов первого поколения, в котором участвует не менее трех пар генов, расположенных в изучаемой хромосоме. Задача сводится к нахождению порядка их расположения в хромосоме, что определяется на основании частоты кроссинговера между ними. Например, если кроссинговер между генами *A* и *B* наблюдался у 23,7 % особей, между генами *B* и *C* — у 20,7 %, а между генами *A* и *C*, с учетом двойного кроссинговера, — у 44,4 % особей, то ген *C* не может быть расположен между генами *A* и *B*, так как расстояние его от гена *A* значительно больше, чем расстояние между генами *A* и *B* (44,4 % против 23,7 %). Значит, эти три гена находятся в хромосоме в такой последовательности: *A* — *B* — *C*. Установив сцепление хотя бы одного из них с каким-либо четвертым геном, снова изучают кроссинговер между новым геном и прежними тремя (можно двумя) изученными

и на основании той же закономерности определяют его место относительно соответствующих генов.

Предположим, что частота кроссинговера между вновь изучаемым геном  $X$  и геном  $C$  оказалась равной 8%, а между  $X$  и геном  $B$  — 29%. Следовательно, в карте хромосом  $X$  надо расположить не между генами  $B$  и  $C$ , а за геном  $C$  в такой последовательности:  $A-B-C-X$ , указав цифрами расстояние между генами.

$\frac{A-B-C-X}{23,7\ 20,7\ 8,0}$

В хорошо изученных хромосомах расстояние между генами отсчитывают от нулевой точки; в карте же хромосом указывают не расстояние между генами, как было обозначено выше, а расстояние последующих генов от нулевой точки. Если нулевая точка находится в месте расположения гена  $A$ , то карта хромосом примет такой вид:

$$\frac{A\ B\ C\ X}{0\ 23,7\ 44,4\ 52,4} \text{ и т. д.}$$

Картирование генов с помощью гибринологического метода — это трудоемкий и продолжительный процесс, особенно для крупных животных. В последние годы начали использовать молекулярно-генетические и биохимические методы. Это дало возможность идентифицировать группы сцепления у многих животных и растений.

### 3.4. Решение типовых задач

**Пример 3.1** (на определение типов гамет). Количество гамет равно  $2^n$ , где  $n$  — число гетерозиготных пар генов, а количество пар разнородных хромосом, содержащих гетерозиготные гены. Например, тригетерозигота  $AaBbCc$  будет давать 8 типов гамет, если гены расположены в разных парах хромосом ( $n = 3$ ) и только 2 типа, если гены находятся в одной паре ( $n = 1$ ).

Требуется написать типы гамет, которые образуют организмы со следующими генотипами:

а)  $\frac{AB\ CD\ EF}{ab\ cd\ ef}$ ; б)  $\frac{ABC\ D\ EF}{abc\ d\ ef}$ ; в)  $\frac{ABCDEF}{abcdef}$ .

Кроссинговер отсутствует.

*Решение*

а)  $AB\ CD\ EF$ ;  $ab\ cd\ ef$ ;  $AB\ cd\ ef$ ;  $ab\ CD\ EF$ ;  $ab\ CD\ ef$ ;  $AB\ cd\ EF$ ;  $AB\ CD\ ef$ ;  $ab\ cd\ EF$ .

б)  $ABC\ DEF$ ;  $abc\ Def$ ;  $ABC\ Def$ ;  $abc\ DEF$ .

в)  $ABC\ DEF$ ;  $abc\ def$ .

**Пример 3.2.** Какие типы гамет будут образовывать организмы с генотипами: а)  $\frac{AB}{ab}$ , б)  $\frac{Ab}{aB}$ .

*Решение*

а) Будут образовывать гаметы  $AB$  и  $ab$ .

б) Будут образовывать гаметы  $Ab$  и  $aB$ .

**Пример 3.3.** Требуется определить типы и соотношение типов гамет генотипа:  $\frac{A b c}{a b c}$ .

*Решение*

У данного генотипа гетерозиготен только один локус — А, следовательно, число типов гамет равно  $2^1 = 2$ . Остальные два локуса гомозиготны и разнообразия типов гамет не создают. В ходе мейоза из каждой пары гомологичных хромосом к полюсам деления клетки отойдет по одной хромосоме и соотношение типов гамет будет 0,5 *Abc* и 0,5 *abc*.

**Пример 3.4.** Требуется определить типы и соотношение типов гамет генотипа  $\frac{A B C d}{a b C d}$ .

*Решение*

Данный генотип гетерозиготен по двум локусам — А и В, следовательно, число гамет равно  $2^2 = 4$ . Локусы С и d гомозиготны и разнообразия типов гамет не создают. Все четыре комбинации хромосом (и генов) равновероятны, так как локусы А и В находятся в разных парах гомологичных хромосом. Следовательно, ответ таков: 0,25 *ABCd*; 0,25 *abCd*; 0,25 *AbCd*; 0,25 *aBCd*.

**Пример 3.5.** Требуется определить типы и соотношение гамет генотипа  $\frac{A B C}{a b c}$ .

*Решение*

Этот генотип гетерозиготен по всем трем локусам, находящимся в разных парах хромосом, следовательно, число типов гамет равно  $2^3 = 8$  и все они равновероятны, т. е. будут образовываться с частотой (вероятностью)  $1/8 = 0,125$ .

В случае тригетерозиготы целесообразно воспользоваться следующей процедурой выписывания типов гамет. Вначале записать четыре типа гамет, как для дигетерозиготы: *AB*; *Ab*; *aB*; *ab*, а затем, повторив данную запись, первой четверке дописать С, а второй — с.

Окончательный ответ такой: 0,125 *ABC*; 0,125 *AbC*; 0,125 *aBC*; 0,125 *abc*; 0,125 *ABc*; 0,125 *Abc*; 0,125 *aBc*; 0,125 *abc*.

**Пример 3.6.** Требуется определить типы и соотношение типов гамет генотипа  $\frac{A B 4\% c}{a b c}$ .

*Решение*

Организм гетерозиготен по двум локусам А и В, следовательно, число типов гамет равно  $2^2 = 4$ . Ген с разнообразие типов гамет не расширит, и происходящий кроссинговер между локусами В и с ситуации не изменит, так как в результате кроссинговера не образуется новых сочетаний аллелей локусов В и с. Поскольку локусы А и В находятся в разных парах гомологичных хромосом, то четыре комбинации хромосом и, следовательно, генов будут равновероятны.

Ответ будет следующий: 0,25 *ABc*; 0,25 *Abc*; 0,25 *aBc*; 0,25 *abc*.

**Пример 3.7.** Требуется определить типы и соотношение типов гамет генотипа  $\frac{a B 8\% C}{a b c}$ .

*Решение*

Организм гетерозиготен по двум локусам *B* и *C*, следовательно, число типов гамет равно  $2^2 = 4$ . В отличие от предыдущего примера кроссинговер между локусами *B* и *C* приведет к появлению новых сочетаний генов в данной паре гомологичных хромосом, а именно: *Bc* и *bC*. Исходя из определения, что расстояние между генами — это частота кроссинговера между ними, находим, что частота типов гамет, образованных некроссоверными хромосомами, равна  $(100\% - 8\%) \cdot 1/2 = 46\%$  (0,46), т. е. 0,46 *aBC* и 0,46 *abc*. Частота типов гамет, образованных кроссоверными хромосомами, равна  $8\% \cdot 1/2 = 4\%$  (0,04) т. е. 0,04 *aBc* и 0,04 *abC*.

**Пример 3.8.** Требуется определить типы и соотношение генов гамет генотипа  $\frac{a\ 5\% \ B\ 6\% \ c}{a \quad b \quad C}$ .

*Решение*

Данный организм гетерозиготен по двум локусам *B* и *C*, между которыми происходит кроссинговер. Между генами *a* и *B(b)* также происходит кроссинговер, но в силу того, что локус *a* гомозиготен, увеличения числа типов гамет не будет.

*Ответ:* некроссоверных типов гамет будет  $100\% - 6\% = 94\%$  (0,94), т. е. 0,47 *aBc* и 0,47 *abC*, а кроссоверных (по условию) —  $6\%$  (0,06), т. е. 0,03 *aBC* и 0,03 *abc*.

**Пример 3.9.** Необходимо определить типы и соотношение типов гамет генотипа  $\frac{A\ 2\% \ B\ 3\% \ C\ 4\% \ D}{a \quad B \quad c \quad D}$ .

*Решение*

Все четыре локуса данного генотипа находятся в одной хромосоме. Локусы *B* и *D* гомозиготны и, следовательно, разнообразия типов гамет не создадут. Число типов гамет равно  $2^2 = 4$  за счет гетерозиготных локусов *A* и *C*, расстояние между которыми равно  $2\% + 3\% = 5\%$  (0,05). Некроссоверных типов гамет будет образовываться  $100\% - 5\% = 95\%$  (0,95).

*Ответ:* таким образом имеем: 0,475 *ABCD*; 0,475 *aBcD*; 0,025 *ABcD*; 0,025 *aBCD*.

**Пример 3.10.** Требуется определить типы и соотношение типов гамет генотипа  $\frac{a\ 8\% \ b \quad c}{a \quad b \quad c}$ .

*Решение*

Этот генотип представляет гетерогаметный пол, у которого одна пара хромосом (половых) не является гомологами, следовательно, содержит, как правило, различную генетическую информацию. Такие генотипы продуцируют как минимум два типа гамет. В случае гетерозиготности по аутосомным локусам число типов гамет увеличится.

В данном примере аутосомальные гены гомозиготны и разнообразие типов гамет будет обеспечено лишь половыми хромосомами: 0,5 *abc* и 0,5 *abc*.

**Пример 3.11** (на выявление генотипов особей и определение вероятности рождения потомства с анализируемыми признаками). Катаракта

и полидактилия (многопалость) вызываются доминантными аллелями двух генов, расположенных в одной паре аутосом. Женщина унаследовала катаракту от отца, а многопалость — от матери. Требуется определить возможные фенотипы детей от ее брака со здоровым мужчиной. Кроссинговер отсутствует.

*Решение*

Мужчина несет два рецессивных признака. Значит, его генотип  $\frac{ab}{ab}$ . Женщина страдает обоими заболеваниями, следовательно, содержит доминантные гены  $A$  и  $B$  и их рецессивные аллели  $a$  и  $b$ . Одну болезнь она унаследовала от отца, а другую от матери, значит, доминантные гены расположены не в одной, а в разных гомологичных хромосомах и генотип женщины  $\frac{Ab}{aB}$ .

$$P: \frac{Ab}{aB} \text{♀} \times \frac{ab}{ab} \text{♂} \rightarrow F_2: \frac{Ab}{ab} + \frac{aB}{ab}$$

катаракта, полидактилия
здоровый
50% катаракта
50% полидактилия

*Ответ:* 50 % детей будут многопалыми, а 50 % будут болеть катарактой.

**Пример 3.12** (на одновременное сцепленное и независимое наследование).

Дрозофила, гомозиготная по признакам желтой окраски, наличия очень узких крыльев и отсутствия щетинок, была скрещена с дрозофилой, имеющей в гомозиготном состоянии гены, определяющие серый цвет, нормальные крылья и щетинки. Какое потомство возникнет от скрещивания полученных гибридов между собой, если известно, что рецессивный ген желтой окраски и доминантный ген узких крыльев лежат во второй аутосоме, а рецессивный ген отсутствия щетинок — в третьей, если предположить, что кроссинговер между генами  $A$  и  $B$  отсутствует?

*Решение*

$A$  — серая окраска;  $a$  — желтая окраска.

$B$  — узкие крылья;  $b$  — нормальные крылья.

$C$  — наличие щетинок;  $c$  — отсутствие щетинок.

Генотип исходных форм известен из условия задачи: самка  $\frac{aBc}{aBc}$ ; самец  $\frac{AbC}{AbC}$ . Тогда

$$P: \frac{aBc}{aBc} \text{♀} \times \frac{AbC}{AbC} \text{♂}$$

Гаметы:  $aBc$   $AbC$

$$F_1: \frac{AbC}{aBc}$$

серые, узкокрылые, щетинистые

Гаметы:  $AbC$ ;  $aBc$ ;  $Abc$ ;  $aBC$

Построив решетку Пеннета, можно определить количество потомков разных генотипических и фенотипических классов.

**Пример 3.13** (на составление схем кроссинговера). При составлении схем кроссинговера следует помнить, что основное количество гамет

гомозиготным по рецессиву (т. е. в данном случае имело место анализирующее скрещивание), и что гены, кодирующие развитие обоих признаков, расположены в одной паре хромосом:

$$P: \frac{AB}{ab} \text{♀} \times \frac{ab}{ab} \text{♂} \rightarrow F_1: \frac{AB}{ab} + \frac{ab}{ab} + \frac{aB}{ab} + \frac{Ab}{ab}$$

высокой, гладкой
низкой, морщинистой
высокой, гладкой
низкой, морщинистой
низкой, гладкой
высокой, морщинистой

3. Сцепление не является полным, так как в потомстве присутствовало небольшое количество рекомбинантов, имеющих фенотип — низкие растения с гладким эндоспермом и высокие с морщинистым, которым соответствуют генотипы  $\frac{aB}{ab}$  и  $\frac{Ab}{ab}$ .

4. Подставляя значения количества особей каждого типа в формулу, можно определить расстояние между генами А и В:

$$X = \frac{6+9}{208+9+6+195} \cdot 100\% = 3,5 \text{ М.}$$

*Ответ:* признаки роста и формы поверхности эндосперма у томата наследуются по типу неполного сцепления. Расстояние между генами, кодирующими эти признаки, составляет 3,5 морганид. Генотип исходных растений был соответственно  $\frac{AB}{ab}$  и  $\frac{ab}{ab}$ .

**Пример 3.15.** У кроликов английский тип окраски — белая пятнистость (А) доминирует над одноцветной (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 — 222, одноцветных ангорских — 237, английских длинношерстных — 31, одноцветных короткошерстных — 32.

Требуется определить: 1) сцепленно наследуются гены А и L или они свободно комбинируются между собой? 2) как комбинируются гены в парных хромосомах дигетерозиготного родителя при кроссинговере и какие половые клетки по набору генов образуются у него? 3) на каком расстоянии находятся между собой гены А и L в хромосоме?

*Решение*

1. Гены, отвечающие за окраску и длину шерсти кроликов (А и L) наследуются сцепленно, так как в результате анализирующего скрещивания расщепление по фенотипу не соответствует расщеплению свободно комбинирующихся генов, т. е. 1 : 1 : 1 : 1.

2. Особь с генотипом  $\frac{AL}{al}$  во время мейоза при наличии кроссинговера может образовать следующие типы гамет:

$$\frac{AL}{al}; \frac{Al}{aL}$$

некроссинговые кроссинговые

3. Чтобы определить, на каком расстоянии находятся гены А и L в хромосоме, необходимо вычислить величину частоты кроссинговера (К) между этими генами по формуле  $K = \frac{n_1}{N} \cdot 100$ .

Общее число особей потомства  $N = 222 + 237 + 31 + 32 = 522$ . Число особей рекомбинантов  $n_1 = 31 + 32 = 63$ . Отсюда  $K = \frac{63}{522} \cdot 100 = 12,06\%$ . Следовательно, расстояние между генами А и L в хромосоме равно 12,06 морганиды.

Схема проведенного скрещивания:

$$\begin{array}{l}
 P: \quad \frac{AL}{al} \times \frac{al}{al} \\
 \begin{array}{l} \text{белые латистые,} \\ \text{короткошерстные} \end{array} \quad \begin{array}{l} \text{однородные,} \\ \text{длинношерстные} \end{array} \\
 \\
 \text{Гаметы:} \quad \frac{AL}{al}, \frac{al}{al}, \frac{Al}{al}, \frac{al}{al} \\
 \\
 F_1: \quad \frac{AL}{al} + \frac{al}{al} + \frac{Al}{al} + \frac{al}{al} \\
 \begin{array}{l} \text{белые, латистые,} \\ \text{короткошерстные} \end{array} \quad \begin{array}{l} \text{однородные,} \\ \text{длинношерстные} \end{array} \quad \begin{array}{l} \text{белые, латистые,} \\ \text{длинношерстные} \end{array} \quad \begin{array}{l} \text{однородные,} \\ \text{короткошерстные} \end{array} \\
 \quad (222) \quad (237) \quad (31) \quad (32)
 \end{array}$$

**Пример 3.16.** Гены А, В, С относятся к одной группе сцепления. Требуется определить расстояние между генами А и В, если расстояние между генами В и С равно 4 морганидам, а между А и С — 10 морганидам.

*Решение*

Исходя из закона линейного расположения генов в хромосоме и закона аддитивности, расстояние между генами  $AB = AC \pm CB = 10 \pm 4$ .

*Ответ:* следовательно, расстояние между генами А и В может быть равным или 14 морганидам ( $10 + 4$ ), или 6 ( $10 - 4$ ) морганидам.

**Пример 3.17.** Гены А, В, С относятся к одной группе сцепления. Требуется определить, в какой последовательности будут расположены гены в хромосоме, если известно, что расстояние между генами А и В равно 12 морганидам, а между С и В — 15 морганидам. Ген В располагается в хромосоме в локусе 0.

*Решение*

Расположение гена в хромосоме в локусе 0 означает, что с этого гена начинается хромосома. Так как расстояние АВ меньше СВ ( $12 < 15$ ), то следует предположить, что данные гены расположены в хромосоме в следующей последовательности: В — А — С, что можно изобразить графически:

$$\begin{array}{c}
 \begin{array}{ccc}
 B & & A & & C \\
 | & & | & & | \\
 \leftarrow & 12 \text{ морганид} & \rightarrow & & \\
 \leftarrow & & & 15 \text{ морганид} & \rightarrow
 \end{array}
 \end{array}$$

**Пример 3.18.** 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. Требуется определить, какие типы гамет и в каком количестве продуцирует самка  $\frac{Bp}{bP}$  и самец  $\frac{BP}{bp}$ .

*Решение*

Чтобы установить, какие типы гамет продуцируют самка и самец дрозофилы, надо определить расстояние между локусами генов *b* и *p*. Оно

равно  $54,5 - 48,5 = 6$  морганид, а это 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 ( $Bp$  и  $bP$ ). Так как у самца дрозофилы перекреста не происходит, то самец  $\frac{BP}{bp}$  продуцирует только гаметы двух типов без рекомбинации генов, т. е. 50 % гамет  $BP$  и 50 % гамет  $bp$ .

**Пример 3.19.** При спаривании дигибридного хряка ( $AaBb$ ) с рецессивными спинозками получено следующее расщепление в  $F_1$  по фенотипу: поросат с двумя доминантными признаками ( $AB$ ) — 27; с двумя рецессивными признаками ( $ab$ ) — 29; поросат фенотипа  $Ab$  — 4 и фенотипа  $aB$  — 2. Требуется определить расстояние между генами  $A$  и  $B$ .

*Решение*

Резкая разница между числом поросат 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 поросат  $F_1$  равно  $27 + 29 + 4 + 2 = 62$ , т. е. на долю рекомбинантов от общего числа поросат приходится приблизительно 10 %.

*Ответ:* следовательно, расстояние между генами  $A$  и  $B$  в хромосоме равно 10 морганидам.

### Задания для самостоятельного решения

1. В клетках тканей дрозофилы содержится 4 пары хромосом, у курицы — 39 пар, у коровы — 30. Определите, сколько групп сцепления характерно для этих организмов.

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  $\frac{AB}{ab}$  и самец генотипа  $\frac{MN}{mn}$ ; б) какому правилу подчиняется гаметогенез у того и другого самца?

3. Определите типы и соотношение типов гамет, образуемых следующими генотипами:

$$a) \frac{ABC}{abc}; \quad б) \frac{AB5\%C}{ab\quad c}; \quad в) \frac{A10\%B5\%C}{A\quad b\quad c}; \quad г) \frac{Ab}{Ac}.$$

4. Определите типы и соотношение типов гамет, образуемых следующими генотипами:

$$a) \frac{ABC}{abc}; \quad б) \frac{AB20\%C}{ab\quad c}; \quad в) \frac{A8\%B9\%c}{a\quad b\quad c}; \quad г) \frac{A4\%bc}{a\quad b\quad c}.$$

5. У дрозофилы доминантный ген, определяющий «лопастную» форму глаз, располагается в той же аутосоме, что и рецессивный ген укороченности тела. Гомозиготную муху с укороченным телом и лопастными глазами скрестили с гомозиготной дрозофилой, имеющей круглые глаза и обычную форму тела. Какими окажутся гибриды первого поколения  $F_1$  и каким будет потомство  $F_2$  от скрещивания этих гибридов между собой?

6. Напишите возможные типы гамет, образующихся у организма с генотипом  $\frac{AB}{ab}$  при наличии кроссинговера.

7. Напишите возможные варианты гамет, образующихся у организма с генотипом  $\frac{AB\ CD}{ab\ cd}$  при наличии кроссинговера.

8. При скрещивании гетерозиготной красноглазой мухи с нормальными крыльями и мухи с пурпурными глазами и короткими крыльями получили:

1109 красноглазых мух с длинными крыльями;

1140 красноглазых мух с короткими крыльями;

1122 пурпурноглазых мух с длинными крыльями;

1160 пурпурноглазых мух с короткими крыльями.

Сцепленно или независимо наследуются гены формы тела и цвета глаз дрозофилы? Какие гены являются доминантными, а какие рецессивными?

9. При анализирующем скрещивании дигетерозиготы в потомстве произошло расщепление на четыре фенотипических класса в соотношении: 42,4% —  $AaBb$ ; 6,9% —  $Aabb$ ; 7,0% —  $aaBb$ ; 43,7% —  $aabb$ . Как наследуются гены? Каково расстояние между ними?

10. У кур признак раннего оперения  $E$  доминирует над признаком позднего оперения  $e$ , а ржавое оперение  $B$  — над черным  $b$ . Гены  $B$  и  $E$  сцеплены и показывают 20% кроссинговера. Скрещивается гомозиготная, рано оперившаяся черная курица с гетерозиготным петухом. Какое потомство получится при скрещивании?

11. У дрозофилы рецессивный ген белоглазости  $w$  находится в  $X$  — хромосоме, в локусе 1,5, а доминантный ген измененной формы брюшка  $A$  — 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.

12. У кур коротконоготь ( $S$ ) 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  $\frac{SR}{sr}$ .

13. У дрозофилы гены  $P$  и  $R$  находятся в одной аутосоме. Определите, сколько типов кроссоверных и некрссоверных гамет продуцируют самец генотипа  $\frac{PR}{pr}$  и самка генотипа  $\frac{PR}{pr}$ .

14. 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, гены  $A$ ,  $a$  и  $B$ ,  $b$  наследуются сцепленно или свободно комбинируются.

15. 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  $N$ .

16. У кроликов английский тип окраски —  $A$  (белая пятнистая) 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 дигбриды  $AaLl$ . 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 наследуются гены  $A$  и  $L$  или они свободно комбинируются между собой; б) как комбинируются гены  $A$  и  $L$  в хромосомах дигбрида  $AaLl$ ; в) на каком расстоянии находятся между собой гены  $A$  и  $L$  в хромосоме.

17. 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.

18. 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.

19. 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  $L$ ,  $M$  и  $N$  в хромосоме, если расстояние  $LN$  равно 6 морганидам.

20. У кур коротконоготость ( $S$ ) 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 хромосоме дигбридного петуха.

21. У кур ген  $S$  определяет серебристую пигментацию пера, а  $Dw$  — нормальные размеры тела. Ген  $s$  определяет золотистую окраску, а  $dwdw$  — карликовость. При анализирующем скрещивании получено потомство: 12 серебристых нормальных, 12 золотистых карликовых, 184 золотистых нормальных и 184 серебристых карликовых. Проведите полный генетический анализ. Определите процент кроссинговера.

22. При возвратном скрещивании получены животные со следующими фенотипами: 45  $PpBb$  — комолые черные, 5  $Ppbb$  — комолые красные, 45  $ppBb$  — рогатые красные, 5  $ppbb$  — рогатые черные. Какой тип наследования? Можно ли определить генотипы родителей?

23. У дрозофилы рецессивный ген  $b$ , вызывающий развитие изогнутых крыльев, находится в четвертой хромосоме в локусе  $O$ . Рецессивный ген  $e$  обуславливает безглазие. Под воздействием доминантных аллелей этих генов развиваются нормальные крылья и глаза. При скрещивании дигбридной 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 ее локусе

находится ген безглазия (*e*). Вычертите элементарную карту хромосомы, расположив в ней локусы *b* и *e*, с указанием расстояния между ними.

24. Гены *D*, *E* и *F* локализованы в указанном порядке в одной хромосоме. Между *D* и *E* перекрест составляет 8 %, а между *D* и *F* — 25 %. Каков перекрест между генами *E* и *F*?

25. В анализирующем скрещивании дигетерозиготы произошло расщепление на четыре фенотических класса в соотношении: 42,4 % — *AB*; 6,9 % — *Ab*; 7,0 % — *aB*; 43,7 % — *ab*. Как наследуются гены? Что получится, если дигетерозиготы скрестить между собой?

## Контрольные вопросы

1. В чем заключается сцепленное наследование признаков и как оно устанавливается?
2. Что такое кроссинговер? Когда и как он происходит и от чего зависит его частота?
3. Какой кроссинговер называют одиночным, двойным и тройным?
4. Каково биологическое значение кроссинговера?
5. В чем сущность закона аддитивности?
6. Как возникла теория линейного расположения генов в хромосоме и как определяется расстояние между генами?
7. Что представляет собой карта хромосомы и как она составляется?
8. В чем сущность хромосомной теории наследственности?
9. В чем состоит основная идея теории сцепления генов, предложенной Морганом?
10. Доказывает ли сцепление двух пар генов факт их расположения в одной хромосоме?
11. Как доказать, что гены в хромосомах расположены линейно?
12. Что такое группа сцепления?
13. В чем состоит явление неполного сцепления генов и каковы его причины?
14. Сколько групп сцепления у разных видов сельскохозяйственных животных?
15. Как наследуются признаки при полном и неполном сцеплении?
16. Что можно сказать о родителях, если среди их потомства наблюдается следующее соотношение фенотипов:  
а) 3 : 1; б) 9 : 3 : 3 : 1; в) 1 : 1; г) 1 : 1 : 1 : 1.
17. Можно ли утверждать, что пара хромосом содержит только одну пару генов?
18. Какие гаметы называются кроссоверными и некрссоверными?
19. У каких организмов не происходит явления кроссинговера и по какой причине?
20. В каких единицах измеряется расстояние между генами в хромосоме?
21. Какое практическое значение имеют генетические рекомбинации и карты хромосом?

## Тема 4

# ГЕНЕТИКА ПОЛА

**Пол** — совокупность признаков и свойств организма, обеспечивающих воспроизводство потомства и передачу наследственной информации.

Половое размножение свойственно как растениям, так и животным и обусловлено формированием гамет — мужских и женских гаплоидных клеток, которые, соединяясь в процессе оплодотворения, дают начало диплоидным клеткам — зиготам. При скрещивании в результате процесса расщепления и комбинации генов в потомстве возможно выявление новых приспособительных сочетаний признаков. У диплоидных организмов наследственно обусловлена способность к формированию признаков и свойств как женского, так и мужского пола.

Пол, как и любой другой признак организма, наследственно детерминирован. Важнейшая роль в генетической детерминации пола принадлежит хромосомному аппарату. Пара хромосом, по которой различаются особи мужского и женского пола, называются *половыми* или *гетерохромосомами*, остальные — *аутосомами*.

У млекопитающих и некоторых беспозвоночных (например, дрозофил) 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. Соотношение полов у большинства видов животных при рождении колеблется около 1 : 1.

Это позволило доказать теорию, согласно которой пол организма рассматривается как наследственный признак, подчиняющийся законам Менделя (соотношение полов 1 : 1 сходно с соотношением при моногибридном скрещивании потомства, полученного в результате скрещивания гетерозиготной особи с рецессивной).

Учитывая, что в гаметы от пары половых хромосом родителей после мейоза попадает лишь одна, можно написать следующие схемы наследования пола (рис. 4.1).

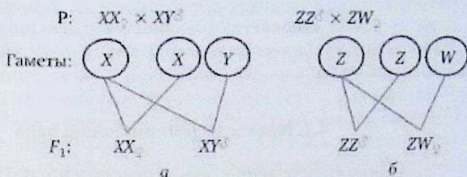


Рис. 4.1. Наследование пола при гетерогаметности мужского (а) и женского (б) пола

Из схемы следует, что у млекопитающих и человека, рыб, двукрылых насекомых особи женского пола образуют один тип гамет — яйцеклетки с X-хромосомой, а особи мужского пола два типа гамет — сперматозоиды с X- и Y-хромосомами. Пол, образующий один тип гамет, называется *гомогаметным*. Пол, образующий два типа гамет, называется *гетерогаметным*. У птиц, бабочек, рептилий 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. Исключение составляют пчелы и некоторые другие животные, у которых пол определяется числом хромосом. Женский пол у пчел определяется 32 аутосомами, мужские особи пчел (трутни) имеют 16 аут (гаплоидный набор хромосом), так как развиваются из неоплодотворенных яиц, являясь как бы превратившимися в живой организм (персонифицированными) гаметами самки. Поэтому по признакам, например, трутней, можно очень точно судить о генотипе от которой они произошли, что имеет практическое значение в изучении наследственности пчел и их селекции.

У самцов дрозофилы, млекопитающих и у самок птиц гены половой хромосомы не имеют соответствующих аллелей. Ген, находящийся в X-хромосоме гетерогаметного организма в количестве одного и проявляющий себя полностью, называется *гемизиготным*, а особь — *гемизиготной*. Признаки, гены которых находятся в X-хромосоме (у человека гены гемофилии, дальтонизма, у дрозофилы ген белоглазия и др.), проявляются полностью по одной аллели. Самцы дрозофилы и куры являются гемизиготными.

Таким образом, у особей женского пола многих видов животных все хромосомы парные, и в гаметогенезе в результате редукционного деления у них образуется только один сорт гамет; в гаметогенезе у мужского пола образуются два сорта гамет — либо X и O (у клопа), либо X и Y — при равном числе остальных хромосом — аутосом.

Соотношение различных сортов мужских гамет в обоих случаях будет равно 1 : 1, так как это определяется мейозом.

В случае, когда яйцеклетки содержат, кроме аутосом, X-хромосому, при соединении со спермием, несущим также X-хромосому, образуется зигота с парными хромосомами XX, т. е. женского пола. Если же такая яйцеклетка соединяется со спермием, несущим Y-хромосому, то образуется зигота с набором половых хромосом XY, т. е. мужского пола.

#### 4.1. Механизм детерминации пола

Пол организма зависит от взаимодействия наследственной основы, полученной им от родителей, с условиями внешней среды, в которой происходит его развитие. Определение пола осуществляется у разных живых организмов на различных ступенях индивидуального развития.

Различают три пути, определяющих формирование особей того или иного пола: *прогамный*, *сингамный* и *эпигамный*. *Прогамное* определение пола обусловлено различиями в яйцеклетках, возникающими при их формировании, так как в процессе оогенеза количество цитоплазмы в них может быть неодинаковым.

Одни яйцеклетки могут быть мелкими, из них развиваются самцы, другие — крупными, из них развиваются самки (коловратки, тли, морских червей).

Если женский пол гетерогаметен (ZW), а мужской — гомогаметен (ZZ) (птицы, бабочки), пол определяется до оплодотворения, т. е. *прогамно*. В этом случае при формировании яйцеклетки в процессе мейоза на стадии ооцита в редукционное тельце переместится либо Z-, либо W-хромосома. Если это будет Z-хромосома, то в ядре яйцеклетки останется W-хромосома, и пол будущего потомка уже детерминирован как женский, так как при оплодотворении объединяются W-хромосома матери и Z-хромосома отца. Если же при мейозе в редукционное тельце перейдет W-хромосома, а в ядре яйцеклетки останется Z-хромосома, пол будущего потомка может быть только мужским: при оплодотворении произойдет объединение двух Z-хромосом (одна материнская, другая отцовская).

У тех видов (млекопитающие, рыбы, двукрылые насекомые, двудомные растения), для которых типична гомогаметность женских особей (XX) и гетерогаметность мужских (XY), пол определяется уже в момент оплодотворения и зависит от того, какая половая хромосома присутствует в спермине — X или Y, т. е. пол определяется *сингамно*.

*Эпигамное* определение пола наблюдается после оплодотворения под влиянием внешних условий (у морского червя *бонеллия*).

## 4.2. Наследование признаков, сцепленных с полом

Половые хромосомы, как и аутосомы, несут в себе гены, контролирующие те или иные признаки. Признаки, которые обусловлены генами, расположенными в половых хромосомах, называют *сцепленными с полом*.

В процессе исследований установлено, что Y-хромосома гетерогаметного пола, в отличие от X-хромосомы, очень маленькая и не содержит многих генов, которые есть в X-хромосоме. Поэтому гены, находящиеся в X-хромосоме, за некоторым исключением, не имеют своих аллельных партнеров в Y-хромосоме. Таким образом, если в мужском организме большинство рецессивных генов локализованы в одном из негомологичных участков X-хромосомы, а в Y-хромосоме доминантных аллелей нет, то они проявляются в фенотипе. У самки такой рецессивный ген проявится в фенотипе лишь в том случае, если он присутствует в двух копиях и не подавлен доминантным геном, т. е. находится в гомозиготном состоянии.

У человека известно более 200 генов, которые расположены в X-хромосоме и не имеют отношения к развитию пола. Например, рецессивные, сцепленные с полом признаки, такие как гемофилия, цветовая слепота, мышечная дистрофия и другие проявляются, как правило, у мужчин. Если гены находятся в Y-хромосоме, то признаки, обусловленные ими, передаются от отца сыновьям, внукам и т. д. Такое наследование называется *голандрическим*.

При анализе наследования признаков, сцепленных с полом, необходимо помнить, что у организмов с XX- и XY- типом определения пола все дочери получают одну X-хромосому от матери, другую X-хромосому от отца. Сыновья X-хромосому получают только от матери. У организмов с ZZ- и ZW- типом определения пола наблюдается обратная картина.

Гены, локализованные в половых хромосомах, принято обозначать символом половой хромосомы с индексом, обозначающим ген. Например, у дрозофилы в X-хромосоме локализован ген, детерминирующий окраску глаз. Генотип белоглазых мух обозначают  $X^w$ . Для анализа наследования признаков, сцепленных с полом, используют реципрокные спаривания и скрещивания.

Явление сцепленного с полом наследования было впервые открыто Т. Морганом в опытах на дрозофилах, различающихся окраской глаз. Было установлено, что красная окраска глаз обусловлена доминантным геном  $R$ , а белая — рецессивным геном  $r$ . Красный цвет глаз  $R$  доминирует над белым  $r$ . При скрещивании красноглазой самки с белоглазым самцом ( $X^R X^R \times X^r Y$ ) все потомство  $F_1$  оказалось гетерозиготным, красноглазым. В  $F_2$  происходит расщепление в соотношении: 3 красноглазых и 1 белоглазая, но при этом все сам-

ки были красноглазые ( $X^R X^R$  и  $X^R X^Y$ ), а среди самцов половина мух оказалась красноглазыми и половина — белоглазыми. Это, а именно наличие рецессивного признака только у особей гетерогаметного пола, указывает на сцепленное с полом наследование (рис. 4.2).

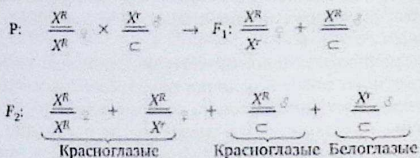


Рис. 4.2. Схема наследования цвета глаз у дрозофилы

При реципрокном скрещивании белоглазых гомозиготных рецессивных самок с красноглазыми самцами ( $X^Y X^Y \times X^R$ ) в потомстве  $F_1$  все самки имели глаза красного цвета (гетерозиготны  $X^R X^Y$ ), а у всех самцов глаза были белого цвета ( $X^Y Y$ ). У потомства  $F_2$ , полученного от скрещивания красноглазых самок с белоглазыми самцами, произошло расщепление в соотношении 1 : 1 независимо от пола: как среди самок, так и самцов половина особей были белоглазые и половина — красноглазые (рис. 4.3).

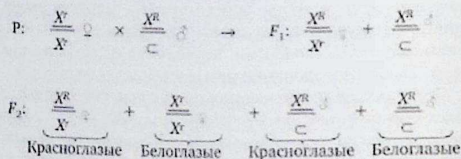


Рис. 4.3. Схема наследования цвета глаз у дрозофилы при реципрокном скрещивании

Полученные результаты можно объяснить тем, что ген окраски глаз находится в половой X-хромосоме, следовательно, признак окраски сцеплен с этой хромосомой, хромосома же Y не определяет окраски глаз. При реципрокном скрещивании белоглазой самки, имеющей рецессивный генотип ( $X^Y X^Y$ ), с красноглазым самцом ( $X^R Y$ ) хромосомы самки передают белоглазость сыновьям, у которых она и проявляется. Дочери, получая X-хромосому с рецессивным геном  $r$  матери, имеют красные глаза, так как другая X-хромосома с доминантным геном  $R$ , идущая от отца, подавляет рецессивный ген  $r$ . Такой тип наследования, когда признак передается от матери к сыновьям и от отца к дочерям, называется наследование «накрест», или «крисс-кросс» наследование. Он также указывает на сцепленность признака с половыми хромосомами.

Сцепленное наследование подтверждает наследование поперечнополосатой окраски оперения у кур породы плимутрок. Но у кур самки имеют гетерогаметный генотип ( $ZW$ ), а самцы — гомогаметный ( $ZZ$ ), поэтому картина наследования «накрест» будет иной.

Если доминантный генотип поперечнополосатости был присущ курице, а рецессивный (черный) — петуху, то в  $F_1$  все петушки имеют поперечнополосатую окраску, а курочки — черную окраску оперения, т. е. передача признака произошла от одного пола другому «накрест». В  $F_2$  расщепление по окраске пера 1 : 1 наблюдается как среди самок, так и среди самцов. В случае, если доминантным признаком (поперечнополосатость) обладает отец, а мать — рецессивным (черное оперение), потомство  $F_1$  будет все полосатым, в  $F_2$  все самцы приобретают поперечнополосатый рисунок оперения; среди самок происходит расщепление на поперечнополосатых и черных в соотношении 1 : 1.

С полом сцеплена рецессивная золотистая окраска кур породы род-айланд ( $X^S X^s$  — у петухов и  $X^S Y$  — у курочек). При скрещивании петухов род-айланд с курами породы суссекс, несущими доминантный ген  $S$ , происходит передача признака пигментации от матери к сыну и от отца к дочери, т. е. все петушки будут серебристыми, а курочки — с золотистыми перьями.

Сцепленное с полом наследование выявлено у кошек, собак и свиней. Это явление у кошек наблюдается в виде наследования трехцветности (рыже-черно-белая пятнистость, называемая черепаховой). Появление одновременно черного и рыжего цветов шерсти носит характер кодоминантного наследования. Сцепленное наследование этого признака у кошек выражается в том, что коты бывают только черные или рыжие. В редких случаях встречаются «черепаховые» (трехцветные) коты, однако они бесплодны, так как у них насчитывается не 38 хромосом нормального кариотипа, а 39 т. е. имеется лишняя половая хромосома. У свиней обнаружен факт сцепленного с полом доминантного признака «вывороченные конечности» с полулетальным действием.

Особенности наследования сцепленных с полом признаков приобретают особое значение, если в  $X$ -хромосоме возникает летальная мутация. У самок, имеющих две  $X$ -хромосомы, такая мутация находится всегда в гетерозиготном состоянии, тогда как самец не может быть ее носителем в  $X$ -хромосоме (в таком случае он погибает). Гетерозиготная по летальной мутации самка при спаривании с любыми самцами передает половине своих дочерей  $X$ -хромосому с летальным геном, но от отца они получают нормальную  $X$ -хромосому и потому будут жизнеспособными; сыновья же, унаследовав от матери хромосому с летальным геном, а от отца —  $Y$ -хромосому, не подавляющую его вредного действия, погибают. Поэтому в потомстве самки, гетерозиготной по летальному гену в половой хромосоме, со-

отношение полов изменяется в сторону уменьшения числа самцов, и вместо равного соотношения полов рождается 2 ♀ : 1 ♂, так как половина самцов погибает.

Сцепленное с полом наследование установлено и у других видов животных. Так, у собак обнаружена гемофилия — явление, которое заключается в утрате кровью нормальной способности к свертыванию. Симптомы гемофилии обычно проявляются у щенков в возрасте от шести недель до трех месяцев: хромота (следствие кровоизлияний в суставы), сильная подкожная припухлость и в конечном итоге паралич одной или нескольких конечностей. Небольшие царапины могут привести щенков-гемофиликов к гибели.

Гемофилия у собак, как и у человека, обусловлена сцепленным с X-хромосомой рецессивным геном. Щенки, больные гемофилией, редко доживают до половой зрелости. Обычно такие щенки рождаются от гетерозиготной самки в результате скрещивания ее с нормальным самцом. Если обозначить ген, обуславливающий гемофилию, буквой *h*, а его доминантный аллель *H*, то поведение этих генов можно понять из схемы, приведенной на рис. 4.4.

У человека более 1000 генов сцеплены с X-хромосомой, в том числе гемофилия, цветовая слепота, некоторые типы мышечной дистрофии и др.

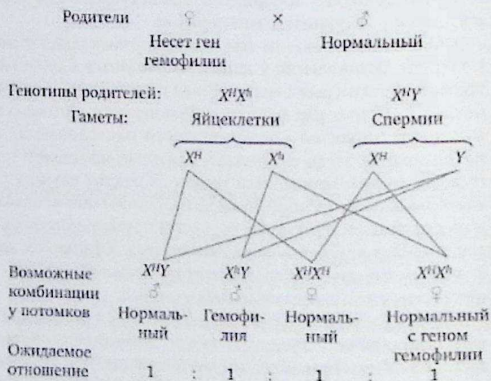


Рис. 4.4. Схема наследования сцепленной с полом гемофилии, которая передается от гетерозиготной самки при скрещивании ее с нормальным самцом

Наследование признаков, сцепленных с полом, имеет практическое и хозяйственное значение. У кур выявлены группы маркирующих генов, сцепленных с полом: ген полосатости *B* с аллелем чер-

ной окраски  $b$ , ген серебристости  $S$  с аллелем золотистой окраски  $s$ , ген медленной операемости цыплят  $K$  с аллелем быстрой операемости  $k$ .

При скрещивании черного гомозиготного петуха породы минорка с полосатой курицей породы плимутрок в  $F_2$  получают петухов полосатой окраски и черных кур. Пол легко распознается у суточных цыплят. Петушки имеют светлое пятно на затылке, окраска брюха и бедер у них более светлая. При скрещивании кур породы суссекс, имеющих доминантный ген серебристости  $S$ , с петухами нью-гемпшир, несущими ген золотистости ( $X^S X^s$  у петухов и  $X^S Y$  у курочек), все петушки будут серебристыми, а курочки — с золотистыми перьями. Ген быстрого оперения  $k$  ускоряет общий рост и половое созревание птицы.

Создан аутосомный личный кросс «Кооб-Харди», в котором петухи — красный род-айланд легкой живой массы, а куры — белая синтетическая линия. Для получения аутосексного потомства (фенотипически различающихся по полу) в скрещивании используют гетерозиготных самок с доминантным геном и гомозиготных по рецессивному гену самцов.

Разработаны методы разбивки по полу личинок и яиц тутового шелкопряда. У крупных малоплодных животных (крупный рогатый скот, лошади) разработаны методы раннего определения пола, основанные на микрохирургическом получении клеток трофобласта и эмбрионов или взятии амниотической жидкости с последующим цитогенетическим анализом состава половых хромосом.

Следует отличать признаки, сцепленные с полом, обусловленные наличием в половых хромосомах гена, определяющего какой-либо признак, от признаков, ограниченных полом. *Ограниченными полом признаками* называют такие, которые развиваются только у одного пола, например, молочная продуктивность коров, яйценоскость кур, рогатость баранов, дополнительные соски у крупного рогатого скота. Гены подобных признаков могут быть локализованы в любой паре хромосом, и самцы, и самки в одинаковой степени передают их своему потомству как дочерям, так и сыновьям.

В практике животноводства ограниченные полом признаки могут подвергаться селекции как по линии самок, так и через самцов. Например, повышение молочной продуктивности, многоплодия, яйценоскости осуществляются путем селекции обоих родителей, хотя эти признаки проявляются в фенотипе только одного из них.

Есть и другие признаки, характер доминирования которых зависит от пола. Такие признаки называют *зависимыми от пола* или *контролируемыми полом*. Например, у овец развитие рогов определяется доминантным геном  $H$ , отсутствие рогов — рецессивным геном  $h$ . Однако данный ген доминирует только у самцов, у самок он является рецессивным. Поэтому гетерозиготные самцы ( $Hh$ ) ока-

зываются рогатыми, а гетерозиготные самки — безрогими. Лишь в гомозиготном состоянии доминантный ген рогатости (*HH*) проявляется у-самок.

### 4.3. Проблема регулирования пола

Регулирование пола имеет важное практическое значение. Так, в яичном птицеводстве желательно получать больше курочек, а в мясном — петушков. В молочном скотоводстве желательно от высокопродуктивных коров получать больше телочек. У тутового шелкопряда самцы дают на 25—30 % больше шелка, чем самки. В мясном скотоводстве желательно получать больше бычков и т. д.

В результате исследований установлено, что типичное для многих видов соотношение полов 1 : 1 нарушается под влиянием различных факторов, действующих на различных этапах онтогенеза особи.

Исследования Г. В. Паршутина и других показали, что избыток аминокислот в рационе кур приводит к существенному изменению в соотношении полов. Установлено, что метионин и глицин содействуют формированию курочек, а аспарагин — петушков.

Разработано несколько методов направленного регулирования соотношения полов. Один из них состоит в изменении *pH* среды женских половых путей, что может способствовать преимущественному участию в оплодотворении яйцеклетки спермиев, несущих ту или иную половую хромосому. Другой метод основан на разделении спермы на две фракции путем электрофореза. Впервые такой опыт был проведен на кроликах (А. Н. Шредер). От «анодной» спермы были получены самки, от «катодной» — самцы.

В. Е. Шредером были поставлены опыты по иммунизации хряков и свиной против сперматозоидов определенного типа путем инъекции им спермы с анода или с катода, полученной при электрофорезе. В потомстве иммунизированных животных также наблюдался сдвиг в пропорциях самцов и самок до 75 % в сторону того или иного пола, но полного сдвига все же не получено.

Е. М. Владимирская и П. А. Харченко разработали метод разделения спермы, находящейся в состоянии температурно-кислотного анабиоза. Более тяжелая фракция оседала на дно, а более легкая держалась на поверхности. Осеменяя более тяжелой фракцией, было получено ~ 72 % самок (*X*-хромосома), а более легкой (*Y*-хромосома) — 74 % самцов.

Используя различия в массе сперматозоидов с *X*- и *Y*-хромосомами, можно разделить их центрифугированием. При центрифугировании спермы *X*-хромосомные сперматозоиды в основном располагаются на дне пробирки (разделение не полное). Проведены эксперименты по действию органических кислот на сперматозоиды.

Яблочная, лимонная и аскорбиновая кислоты подавляют «мужские» (с Y-хромосомой) семенные клетки, а небольшие дозы соляной кислоты подавляют «женские» (с X-хромосомой) семенные клетки.

Для разделения сперматозоиды с X- и Y-хромосомами в течении часа инкубируют с красителем Hoechst 3342 (Фирма XY Inc. в США). Окрашенные сперматозоиды с X-хромосомой более ярко флуоресцируют, чем с Y-хромосомой. Семенную жидкость быка пропускают через регистрирующее устройство по двум фотомножительным трубкам. Система разделяет семенную жидкость по трем сосудам: с X-, Y-хромосомой, а в третьем собираются отдельные спермии или те, которые точно не определены. Точность определения по полу достигает 85—90 % со скоростью 5000 сперматозоидов в секунду (М. Прокофьев и др, 2005).

Иную методику для направленного регулирования соотношения полов применял в опытах с тутовым шелкопрядом Б. Л. Астауров. Он подвергал бабочку тутового шелкопряда воздействию высокой температуры и рентгеновских лучей, что приводило к партеногенетическому размножению шелкопряда, при котором можно было получать только самцов (андрогенез) или только самок (гиногенез). Гетерогаметны у тутового шелкопряда самки. Путем воздействия на них в период мейоза тепловым шоком задерживалось редукционное деление; в результате образовывались диплоидные яйца с Z- и W-хромосомами, развивавшимися партеногенетически, т. е. без оплодотворения; из таких яиц развивались только самки.

Для получения самцов самок шелкопряда подвергали воздействию рентгеновских лучей, что приводило к разрушению ядер яйцеклеток. Облученных самок спаривали с нормальными самцами, в их безъядерные яйца проникали два сперматозоида с Z-хромосомой и получились зиготы ZZ, из которых развивались только самцы.

На соотношение полов у потомства оказывает влияние возраст спариваемых особей, так как он обуславливает определенные физиологические изменения в организме родителей и в их гаметах.

Следовательно, пол животного обусловлен не только генетически, поэтому при создании соответствующих условий, обеспечивающих благоприятное формирование гамет, зигот и зародышей, появляется возможность изменять численность рождения особей того или иного пола в желательном для практики животноводства направлении.

#### 4.4. Решение типовых задач

Схема решения задач на наследование признаков, сцепленных с полом, иная, чем на аутосомное моногибридное скрещивание.

В случае, если ген сцеплен с Y-хромосомой, он может передаваться из поколения в поколение только мужскому полу. Если ген сцеплен с X-хромосомой, он может передаваться от отца только дочерям, а от матери в равной степени распределяется между дочерьми и сыновьями. У мужского пола второй X-хромосомы нет, поэтому такой ген проявляется всегда. При анализе признаков, сцепленных с полом, необходимо ввести в запись не только условные обозначения генов, но и гетеросомы. Схема наследования дальтонизма (цветовая слепота, обусловленная рецессивным, сцепленным с X-хромосомой геном), изображена на рис. 4.5.

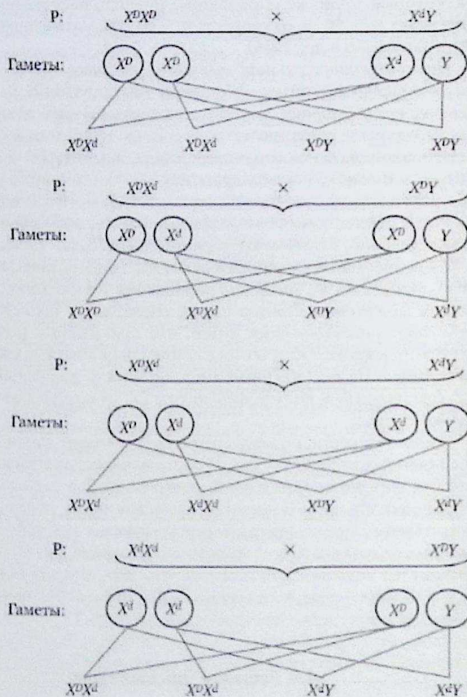


Рис. 4.5. Схема наследования сцепленного с X-хромосомой рецессивного гена дальтонизма

Следует иметь в виду, что, например, у птиц, некоторых насекомых гетерогаметный пол — женский, гомогаметный — мужской.

Решение задач, в которых рассматриваются признаки, гены которых расположены в X-хромосомах, следует начинать с мужских особей поскольку у них всегда проявляется действие и рецессивных, и доминантных генов. Затем можно определить генотип матери по генотипу сыновей и генотип дочерей по генотипу отца или братьев.

**Пример 4.1** (на наследование генов, локализованных в X-хромосоме).

Классическая гемофилия передается как рецессивный, сцепленный с X-хромосомой, признак. Мужчина, больной гемофилией, женился на здоровой женщине (все ее предки были здоровы). У них родилась здоровая дочь. Требуется определить вероятность рождения больного гемофилией ребенка от брака этой дочери со здоровым мужчиной.

*Решение*

A — нормальная свертываемость, a — гемофилия.

1. Мужчина болен гемофилией, следовательно, его генотип —  $X^aY$ .
2. Женщина здорова, значит она несет доминантный ген A. Все ее предки были здоровы (чистая линия), следовательно, она не является носительницей и ее генотип —  $X^AX^A$ .
3. Одну X-хромосому дочь получила от матери, другую — от отца. Мать могла передать ей только хромосому  $X^A$ , а отец — только  $X^a$ . Генотип дочери —  $X^AX^a$ .
4. Генотип мужа дочери  $X^AY$  по условию задачи. Тогда

$$P: X^AX^A\text{♀} \times X^aY\text{♂}$$

$$F_1: X^AX^a\text{♀} \times X^AY\text{♂}$$

$$F_2: \begin{array}{cccc} X^AX^A\text{♀} & X^AX^a\text{♀} & X^AY\text{♂} & X^aY\text{♂} \\ \text{здоровая} & \text{носительница} & \text{здоровый} & \text{гемофилик} \\ 25\% & 25\% & 25\% & 25\% \end{array}$$

*Отмет:* вероятность рождения больного гемофилией ребенка 25%.

**Пример 4.2** (на наследование генов, сцепленных с Y-хромосомой). Перепончатопалость передается через Y-хромосому. Требуется определить возможные фенотипы детей от брака перепончатопалого мужчины и нормальной женщины.

*Решение*

1. Генотип мужчины —  $XY^A$ , так как он несет ген перепончатопалости (ген можно обозначить и заглавной и строчной буквой, так как понятие доминантности или рецессивности в данном случае не имеет смысла).
2. Генотип женщины —  $XX$ , поскольку у нее отсутствует Y-хромосома, содержащая ген перепончатопалости.

Тогда имеем:

$$P: \begin{array}{cc} XX\text{♀} & \times & XY^A\text{♂} \\ \text{нормальная} & & \text{перепончатопалый} \end{array}$$

$$F_1: \begin{array}{cc} XX\text{♀} & & XY^A\text{♂} \\ \text{нормальная} & & \text{перепончатопалый} \end{array}$$



вой женщины, отец которой был дальтоником, но не гемофиликом. Какое потомство получится от брака их дочери со здоровым мужчиной?

*Решение*

$A$  — нормальная свертываемость,  $a$  — гемофилия,

$B$  — нормальное цветоощущение,  $b$  — дальтонизм.

1. Генотип мужчины  $X^{aBY}$ , так как он несет признак гемофилии и не является дальтоником.

2. Отец женщины был дальтоником, следовательно, она получила от него рецессивный ген дальтонизма. Вторая аллель этого гена находится в доминантном состоянии, так как женщина является здоровой. По признаку гемофилии женщина гомозиготна, так как здорова (доминантный признак), и ее отец был здоров. Генотип женщины —  $X^{aB}X^{Ab}$ .

3. Генотип мужа дочери  $X^{aBY}$ , так как он не страдает ни дальтонизмом, ни гемофилией.

4. По признаку гемофилии дочь является гетерозиготной, так как от отца она может получить только рецессивный ген, а от гетерозиготной матери только доминантный. Отец передал ей доминантный ген по признаку дальтонизма, а мать могла передать ей как доминантный, так и рецессивный ген. Следовательно, генотип дочери может быть  $X^{aB}X^{Ab}$  или  $X^{aB}X^{aB}$ , и задача имеет два варианта решения.

*Ответ:* в первом случае одна половина мальчиков будет болеть гемофилией, а вторая половина — дальтонизмом, а во втором — половина мальчиков будет страдать гемофилией.

**Пример 4.4** (на одновременное наследование признаков, расположенных в соматических и половых хромосомах)<sup>1</sup>. Ген доминантного признака шестипалости  $A$  локализован в аутосоме. Ген рецессивного признака дальтонизма  $d$  расположен в  $X$ -хромосоме. От брака шестипалого мужчины и здоровой женщины родились шестипалый сын дальтоник и здоровая дочь. Каковы генотипы родителей и детей?

*Решение*

1. Женщина имеет нормальную кисть, следовательно, ее генотип по признаку шестипалости —  $aa$ . У нее нормальное зрение ( $X^D$ ), но ее сын — дальтоник ( $X$ -хромосому он получил от матери). Поэтому генотип женщины —  $aaX^D X^d$ .

2. У мужчины шестипалая кисть, значит он несет ген  $A$ , но его дочь здорова ( $aa$ ), поэтому генотип мужчины по признаку шестипалости —  $Aa$ . Мужчина страдает дальтонизмом, т. е. несет рецессивный ген  $d$  в единственной  $X$ -хромосоме. Генотип мужчины —  $AaX^d Y$ .

3. Подобным образом по генотипам родителей можно определить генотипы детей: дочь —  $aaX^D X^d$ , сын —  $AaX^D Y$ .

$$\begin{array}{l} P: \quad aaX^D X^d \times AaX^d Y \\ \text{Гаметы:} \quad aX^D \quad aX^d \quad AX^d \quad AY \quad aX^d \quad aY \end{array}$$

<sup>1</sup> При решении подобных задач гены, локализованные в половых хромосомах, обозначаются соответствующими индексами около символов  $X$  и  $Y$ , а гены соматических хромосом — строчными и заглавными латинскими буквами.



Ответ: генотип матери —  $aaX^D X^d$ , отца —  $AaX^d Y$ , дочери —  $aaX^D X^d$ , сына —  $AaX^d Y$ .

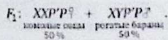
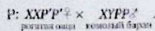
**Пример 4.5** (на наследование, зависимое от пола). Этот вид наследования не связан с X- или Y-хромосомами, но зависит от их сочетания, которое определяет пол организма. Проявление доминантности или рецессивности некоторых аутосомных генов может зависеть от пола организма. Так, например, некоторые признаки могут быть доминантными у мужчин и рецессивными у женщин или наоборот.

У овец ген *P* обуславливает комолость, а ген *P'* — рогатость. Доминирование этой пары аллелей зависит от пола. У баранов рогатость доминирует над комолостью, а у овец комолость доминирует над рогатостью. Какое потомство в  $F_1$  можно ожидать от скрещивания рогатой овцы с комолым бараном?

**Решение**

1. Овца — рогатая (рецессивный для самок признак), следовательно, ее генотип —  $XXP'P'$ .

2. Баран — комолый (признак, рецессивный для самцов), значит его генотип —  $XYP$ .



### Задания для самостоятельного решения

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 данных видов организмов; б) сколько пар аутосом и половых хромосом содержится в соматических клетках данных организмов.

2. У дрозофилы рецессивный ген *s* укороченного тела локализован в X-хромосоме. Определите в  $F_1$  фенотипы самок и самцов, если скрещены между собой: а) самка, имеющая нормальное тело, гетерозиготная по гену укороченного тела, и гемизиготный самец с укороченным телом; б) самка генотипа  $X^S X^s$  и самец  $X^s Y$ .

3. У дрозофилы рецессивный ген *l*, 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?

4. У кур плимутрок доминантный ген серой окраски оперения *B* локализован в Z-хромосоме. Его рецессивный аллель *b* вызывает черную окраску оперения. Определите: а) фенотипы  $F_1$  (отдельно для петушков и курочек), если гомозиготный серый петух спарен с черной курицей; б) фенотипы  $F_1$  (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.

5. В птицеводстве важно уметь распознавать 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 «маркерами» (метчиками) 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.

6. У тутового шелкопряда белый цвет грены (яиц) обусловлен доминантным геном  $A$ , локализованным в  $Z$ -хромосоме. Рецессивный аллель  $a$  вызывает темную окраску грены. При каких генотипах родителей можно по цвету грены разделить яйца на самцов и самок?

7. 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.

8. 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 пола — нормальными. Определите, какой из двух признаков доминирует и установите генотипы родителей.

9. У ряда млекопитающих (человека, лошади, собаки) гемофилия (склонность к кровотечению) 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?

10. При андрогенетическом развитии у тутового шелкопряда все потомство состоит только из самцов, развитие лигитическим партеногенезом дает исключительно самок, а при естественном партеногенетическом развитии в потомстве появляются как самки, так и самцы. Дайте генетическое объяснение всем трем случаям определения пола у тутового шелкопряда.

11. Удалось локализовать рецессивный ген черной окраски яиц тутового шелкопряда (грены) в  $Z$ -хромосоме. При скрещивании шелкопряда, имеющего черную грену, с самкой с желтой греной получено 120 яиц, из которых вышло 96 гусениц. Сколько яиц имели желтую и темную окраску? Определите генотипы потомства.

12. От скрещивания одной пары дрозофилы получено потомство 300 мух, в том числе 200 самок и 100 самцов. Обычное соотношение полов 1 : 1. Как объяснить такое нарушение соотношения полов в данном случае?

13. В потомстве петухов, гетерозиготных по гену  $Rn$ , сцепленному с полом независимо от кур, преобладают петушки. Соотношение петушков и курочек составляет 2 : 1. Объясните причину этого явления. В какой хро-

мосоме локализован этот ген? Сцеплен ли он с другими? Если да, то какие последствия можно от этого ожидать?

14. У кур породы виандот наблюдаются две формы полосатости — золотистая (*s*) и серебристая (*S*), гены которых находятся в половых хромосомах. Проведите анализ различных вариантов спаривания: серебристо-полосатой курицы с золотисто-полосатым петухом, золотисто-полосатой курицы с серебристо-полосатым петухом. Какие результаты будут в обоих вариантах?

15. Курица имеет серебристо-полосатую, а петух — золотисто-полосатую окраску оперения. Серебристая (*S*) и полосатая (*B*) окраски доминируют над золотистой (*s*) и равномерной окраской (*b*). От скрещивания гомозиготной серебристо-полосатой курицы с золотисто-полосатым петухом получено 20 цыплят. Сколько цыплят будут иметь серебристо-полосатую окраску? Сколько будет курочек и петушков?

16. Рецессивный ген дальтонизма (цветовой слепоты) располагается в *X*-хромосоме. Девушка с нормальным зрением (отец ее был дальтоником) выходит замуж за мужчину с нормальным зрением, отец которого был дальтоником. Определите возможные фенотипы потомства.

17. Рецессивный ген дальтонизма локализован в *X*-хромосоме. От брака женщины с нормальным зрением, родственники которой страдали дальтонизмом, и мужчины с нормальным зрением, у отца которого была цветная слепота, родились три дочери с нормальным зрением и два сына с цветовой слепотой. Каковы генотипы родителей и потомства?

18. При скрещивании серых самок аквариумных рыбок гуппи с пестро окрашенным самцом в первом поколении получены серые самки и пестрые самцы в соотношении 1 : 1. Такое же соотношение наблюдалось во всех последующих поколениях. Как объяснить полученные результаты?

19. Черная кошка принесла котят, у одного из которых черепаховая окраска шерсти, а у трех — черная. Что можно сказать о генотипе котят и о том, каков их пол?

20. Рецессивные гены гемофилии и дальтонизма связаны с *X*-хромосомой. Какое потомство будет получено от брака мужчины, больного гемофилией, и женщины, больной дальтонизмом (гомозиготной по признаку отсутствия гемофилии)?

21. В *X*-хромосоме человека могут располагаться рецессивные гены, определяющие развитие гемофилии и дальтонизма. Девушка имеет отца, страдающего гемофилией, но не дальтонизмом, и здоровую по признаку гемофилии (гомозиготную) мать — дальтоника. Эта девушка выходит замуж за здорового мужчину. Какова вероятность рождения у нее ребенка с одной аномалией, если предположить, что кроссинговер между генами гемофилии и дальтонизма отсутствует?

22. У человека отсутствие потовых желез вызывается рецессивным, сцепленным с *X*-хромосомой геном, а один из видов глухоты — рецессивным аутосомным геном. У нормальной пары родился ребенок с двумя этими аномалиями. Каковы генотипы родителей и ребенка?

23. У птиц гетерогаметными (*ZW*) являются женские особи, а мужские — гомогаметными (*ZZ*). У кур полосатость окраски обусловлена сцепленным с *Z*-хромосомой доминантным геном *B*, а отсутствие полосатости — его рецессивным аллелем *b*. Наличие гребня на голове определяется доминантным аутосомным геном *C*, а его отсутствие — рецессивным аллелем *c*. Две полосатых, имеющих гребешки птицы были скрещены и дали двух

цыплят — полосатого петушка с гребешком и неполосатую курочку, не имеющую гребешка. Определите генотипы родительских особей.

24. Облысение, начинающееся со лба, является признаком, доминантным у мужчин и рецессивным у женщин (поэтому лысые мужчины встречаются чаще). Признак кодируется аутосомным геном. Облысевший мужчина (гетерозиготный по гену лысости) женился на женщине с нормальными волосами, мать которой была лысой. Определите возможные генотипы потомства.

### Контрольные вопросы

1. Что такое половые хромосомы и аутосомы?
2. У каких организмов гетерогаметен мужской пол? У каких организмов гетерогаметен женский пол?
3. Где локализируются 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. Какой пол называют гомогаметным, какой гетерогаметным и почему?
7. Чем отличаются по своему строению и функции X- и Y-хромосомы млекопитающих и Z- и W-хромосомы птиц?
8. Возможно ли в принципе искусственное регулирование пола у млекопитающих, и в каком направлении ведутся исследования для решения этой проблемы?
9. Можно ли изменить пол особей воздействием гормональных факторов?
10. Каковы особенности наследования признака, гены которого находятся в X-хромосоме? Покажите на примере.
11. Расскажите об особенностях наследования признака, гены которого находятся в Z-хромосоме у птиц. Покажите на примере.
12. Как практически можно использовать особенности наследования сцепленных с полом признаков для раннего определения пола у видов, у которых половые различия выявляются в более позднем возрасте?
13. Какие признаки называют ограниченными полом? Как они наследуются?
14. Приведите примеры регуляции пола.
15. Сколько типов гамет, различающихся по половым хромосомам, образуется при гаметогенезе у самки и самца дрозофилы, у курицы и петуха, у коровы и быка, у пчел?
16. Что такое «крисс — кросс» наследование?
17. Каков механизм генетической детерминации пола?
18. Какие признаки называются контролируруемыми полом?
19. Что называется геномом?
20. Какое наследование называется голаандрическим?

## Тема 5

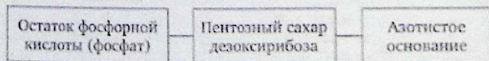
# МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Успехи биохимии и молекулярной биологии дали возможность рассматривать явления наследственности на молекулярном уровне. Хромосома представляет собой нуклеопротеидную структуру — дезоксирибонуклеопротеид, в состав которой входит дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК), основные белки — гистоны, негистоновые белки и небольшое количество РНК. Ведущая роль в наследственности принадлежит ДНК, которая является носителем наследственной информации у всех живых организмов как прокариот, так и эукариот, за исключением некоторых РНК-содержащих вирусов. Количество ДНК в клетках каждого организма относительно постоянно, причем в половых клетках (гаметах) ее содержится в два раза меньше, чем в соматических, что соответствует поведению хромосом в мейозе и при оплодотворении. ДНК исключительно многообразна и вместе с тем обладает видовой специфичностью, способна самоудваиваться (реплицироваться) в процессе митотического цикла, благодаря чему в организме обеспечивается сохранение наследственной информации в онтогенезе. Изменение в строении молекулы ДНК обуславливает изменение соответствующего признака или свойства организма.

### 5.1. Строение дезоксирибонуклеиновой кислоты

ДНК — сложный биополимер, состоящий из нуклеотидов. Каждый нуклеотид включает три компонента: остаток фосфорной кислоты (фосфат), пентозный сахар дезоксирибозу и одно из четырех азотистых оснований: пуриновых — аденин или гуанин либо пиримидиновых — тимин или цитозин.

Строение одного нуклеотида схематически можно представить следующим образом:



Сахар рибоза или дезоксирибоза, соединяясь с азотистыми основаниями, образует нуклеозиды. Соединения их с рибозой дают рибонук-

клеозиды, а с дезоксирибозой — дезоксирибонуклеозиды. Например, соединение рибозы и аденина дает нуклеозид аденозин, а дезоксирибозы и цитозина — дезоксицитидин. Нуклеозиды, присоединяя к своей гидроксильной группе фосфорную кислоту, образуют фосфорные эфиры, которые и называются *нуклеотидами*. Если фосфорная кислота соединяется с рибонуклеозидами, получаются рибонуклеотиды, а если с дезоксирибонуклеозидами — образуются дезоксирибонуклеотиды. Например, в результате соединения фосфорной кислоты с аденозином получается рибонуклеотид адениновая кислота, а с дезоксицитидином — дезоксирибонуклеотид дезоксицитидиловая кислота.

Аналогично образуются все нуклеотиды РНК и ДНК. Сахар в нуклеотидах соединяется с основаниями глюкозидной связью, а с фосфорной кислотой — эфирными связями. Следовательно, по химическому составу любой нуклеотид — это кислота — фосфорный эфир нуклеозидов. Молекула РНК состоит из рибонуклеотидов, а молекула ДНК — из дезоксирибонуклеотидов. Нуклеотиды в молекулах ДНК и РНК связываются между собой через фосфорную кислоту и образуют длинные цепочки. Процесс связывания отдельных нуклеотидов в молекулах ДНК и РНК называется *полимеризацией*.

Специфичность каждого нуклеотида в молекуле ДНК определяется наличием соответствующего азотистого основания, поэтому нуклеотиды принято обозначать начальными буквами азотистых оснований: А — аденин, Г — гуанин, Т — тимин, Ц — цитозин.

Молекула ДНК состоит из двух цепочек нуклеотидов, соединенных комплементарно. Каждый нуклеотид одной цепочки соединяется водородными связями с нуклеотидом другой цепочки строго закономерно: аденин соединяется с тимином двумя, а цитозин с гуанином — тремя водородными связями. Число пуриновых нуклеотидов (А + Г) равно числу пиримидиновых (Ц + Т), т. е. отношение  $(A + G) : (C + T) = 1$ .

Видовая специфичность молекулы ДНК обуславливается числом нуклеотидов и порядком их чередования в данной молекуле. Молекула ДНК у высших организмов содержит более чем  $10^8$  пар нуклеотидов, последовательность которых уникальна. Видовую специфичность молекулы ДНК определяют по коэффициенту специфичности, по соотношению оснований:

$$K = (A + T) : (C + G).$$

Пространственную модель молекулы ДНК установили в 1953 г. Д. Уотсон и Ф. Крик. Согласно их модели, молекула ДНК состоит из двух комплементарных цепочек нуклеотидов, имеет вид правосторонней спирали диаметром около 2 нм, длина шага — 3,4 нм. В каждый виток входят 10 пар нуклеотидов. Азотистые основания ориентированы к центру спирали, расстояние между нуклеотидами равно 0,34 нм.

Таким образом, в структурной организации молекулы ДНК можно выделить: *первичную структуру* — полинуклеотидную цепь, *вторичную структуру* — две комплементарные друг другу и антипараллельные полинуклеотидные цепи, соединенные водородными связями, и *третичную структуру* — трехмерную спираль.

## 5.2. Рибонуклеиновая кислота

Рибонуклеиновые кислоты синтезируются на соответствующих участках молекулы ДНК. Они имеют значительно меньшие размеры, чем молекулы ДНК, и представляют собой одинарную цепь нуклеотидов. Последние содержат остаток фосфорной кислоты (фосфат), пентозный сахар (рибозу) и одно из четырех азотистых оснований — аденин, цитозин, гуанин и урацил. Азотистое основание — урацил — комплементарно аденину.

Биосинтез белка осуществляется при участии трех видов рибонуклеиновых кислот: информационной (матричной) — иРНК (мРНК), рибосомальной — рРНК и транспортной — тРНК. Около 90 % РНК сосредоточено в цитоплазме и 10 % — в ядре. Эти соотношения между ядерной и цитоплазматической РНК в различных клетках неодинаковы. Содержание информационной РНК в клетке составляет 3—10 % от всех клеточных РНК, а основная функция ее заключается в программировании синтеза всех клеточных белков. Рибосомальные РНК составляют основу рибосом клетки (50—65 % общей массы) и 75—90 % всей РНК клетки, рРНК не обладает матричными свойствами, т. е. не несет генетической информации.

Транспортные РНК составляют 15 % всей РНК клетки. РНК-т представлена двадцатью различными формами — по числу аминокислот, входящих в состав молекулы белков. С помощью тРНК аминокислоты доставляются к месту синтеза белка — рибосомам.

## 5.3. Репликация ДНК

Одним из важнейших свойств молекулы ДНК является ее способность к самовоспроизведению. Этот процесс получил название *репликации*. Он происходит в период синтеза (*S-период*) интерфазы митотического цикла. На отдельных участках молекулы ДНК образуются так называемые вилки репликации. В этих местах водородные связи между азотистыми основаниями под действием соответствующих ферментов разрываются, комплементарные нити разъединяются и каждая из них становится матрицей, на которой происходит синтез дочерних нитей. Такой тип репликации получил название *полуконсервативного*: каждая дочерняя молекула ДНК состоит из одной интактной (консервативной) цепи, полученной

от родительской двойной спирали, и одной вновь синтезированной цепи. Теоретически различают еще два механизма репликации ДНК: 1) *консервативный*, который предусматривает образование дочерней двухцепочной молекулы ДНК на родительской нативной молекуле ДНК без разъединения последней; 2) *дисперсионный* связан с расщеплением родительской ДНК в нескольких местах и синтезом на ней новых цепей ДНК, причем каждая дочерняя цепь ДНК состоит из связанных случайным образом коротких участков родительской и новообразованной ДНК.

Процесс репликации протекает при участии комплекса ферментов, главнейшие из которых получили название *ДНК-полимераз*, одновременно на двух комплементарных нитях. Участок молекулы ДНК в том месте, где начали расплетаться комплементарные нити, называется *вилкой репликации*. Этот процесс осуществляется ферментом *геликазой*, который узнает точку начала репликации, разрывая водородные связи между комплементарными основаниями двойной спирали. Вилка репликации образуется у прокариот, плазмид, митохондрий и пластид в одной определенной, генетически фиксированной точке. В молекуле ДНК у эукариот таких «стартовых точек» бывает несколько. У эукариот на каждой комплементарной нити ДНК процесс репликации идет неодинаково, так как они антипараллельны, поэтому одну из нитей называют *лидирующей*, другую — *запаздывающей*. «Лидирующая нить» синтезируется от 5'-конца к 3'-концу при участии фермента ДНК-полимеразы в виде сплошной комплементарной нити.

Синтез «запаздывающей» нити протекает сложнее с участием комплекса ферментов. Вначале образуются отрезки — реплики новой дочерней нити ДНК, прочное соединение которых осуществляет фермент *лигаза*. Эти отрезки новой нити ДНК содержат у эукариот 100—200 нуклеотидов, у прокариот — 1000—2000, их называют *фрагментами Оказаки* по имени описавшего их японского ученого.

## 5.4. Биосинтез

Реализация наследственной информации, закодированной в молекуле ДНК, осуществляется на всех этапах жизнедеятельности клетки и многоклеточного организма в процессе биосинтеза. Процесс синтеза белка в клетке называется *биосинтезом*.

Белкам принадлежит исключительно важная роль в жизнедеятельности каждой клетки и всего многоклеточного организма. Они участвуют в построении мембран, хроматина, рибосом, митохондрий, являются составной частью сложных белков. В качестве ферментов и гормонов они управляют всеми процессами в клетке и многоклеточном организме. Подавляющее большинство метабо-

лических реакций, от которых зависит развитие признака или свойства, находится под контролем ферментов и, следовательно, генов.

В современном понимании единица наследственности — *ген* — это функциональная единица молекулы ДНК, контролирующая последовательность аминокислот в кодируемой полипептидной цепи. Специфичность гена определяется числом нуклеотидов и их уникальной последовательностью. Ген имеет определенную величину, выраженную числом нуклеотидов и молекулярной массой. Средняя длина гена — около 1000 пар нуклеотидов.

Белки — это линейные полимеры, состоящие из аминокислот, соединенные друг с другом пептидной связью. Всего в состав белков входят 20 наиболее универсальных аминокислот. Первичная молекула белка представляет собой цепочку, состоящую из 100—300 различных аминокислот и более, порядок чередования которых определяет специфичность данной молекулы. Каждая из 20 аминокислот может встречаться многократно, но местонахождение контролируется ДНК. В настоящее время для многих молекул белка установлена их первичная структура, т. е. порядок чередования аминокислот в полипептидной цепи.

Процесс биосинтеза сложный и включает ряд этапов — транскрипцию, сплайсинг и трансляцию.

Первый этап биосинтеза — *транскрипция* (переписывание) происходит в ядре клетки. На участке определенного гена молекулы ДНК синтезируется матричная мРНК. Этот синтез осуществляется при участии фермента *ДНК-зависимой РНК-полимеразы*. Синтез мРНК начинается с обнаружения РНК-полимеразой особого участка в молекуле ДНК, который указывает место начала транскрипции — *промотора*. После присоединения к промотору РНК-полимераза раскручивает прилежащий виток спирали ДНК. Две цепи ДНК в этом месте расходятся, и на одной из них (*смысловой*) идет синтез мРНК. Сборка рибонуклеотидов в цепь происходит с соблюдением их комплементарности нуклеотидам ДНК, а также антипараллельно по отношению к матричной цепи ДНК. В связи с тем, что РНК-полимераза способна собирать полинуклеотид лишь от 5'-конца к 3'-концу, матрицей для транскрипции может служить только одна из двух цепей ДНК, а именно та, которая обращена к ферменту своим 3'-концом. Такую цепь называют *кодогенной*.

Продвигаясь вдоль кодогенной цепи ДНК, РНК-полимераза осуществляет точное постепенное переписывание информации до тех пор, пока она не встречает специфическую нуклеотидную последовательность — *терминатор* транскрипции. В этом участке РНК-полимераза отделяется как от матрицы ДНК, так и от вновь синтезированной мРНК. Фрагмент молекулы ДНК, включающий промотор, транскрибируемую последовательность и терминатор, образует единицу транскрипции *транскриптон*.

Дальнейшие исследования показали, что в процессе транскрипции синтезируется так называемая про-мРНК — предшественник зрелой мРНК, участвующей в трансляции. Про-мРНК имеет значительно большие размеры и содержит фрагменты, не кодирующие синтез соответствующей полипептидной цепи. В ДНК наряду с участками, кодирующими рРНК, тРНК и полипептиды, имеются фрагменты, не содержащие генетической информации. Они получили название *интронов*, в отличие от кодирующих фрагментов, которые называются *экзонами*. Длина интрона бывает различной — от 200 до 1000 пар нуклеотидов ДНК. Интроны считываются (транскрибируются) одновременно с экзонами, поэтому про-мРНК значительно длиннее, чем зрелая мРНК. Созревание (*процессинг*) мРНК предполагает модифицирование первичного транскрипта и удаление из него некодирующих интронных участков с последующим соединением (*сплайсинг*) кодирующих последовательностей — *экзонов*.

В ходе процессинга из про-мРНК специальными ферментами (мРНК «вырезаются» интроны, а фрагменты экзона «сращиваются» между собой РНК-лигазой в строгом порядке. В процессе сплайсинга образуется зрелая мРНК, которая содержит только ту информацию, которая необходима для синтеза соответствующего полипептида, т. е. информативную часть структурного гена. Значение и функции интронов до сих пор еще не совсем выяснены, но установлено, что если в ДНК считываются только участки экзонов, зрелая мРНК не образуется.

Следующий этап биосинтеза — *трансляция* (перенесение, передача) — происходит в цитоплазме при участии транспортных тРНК, которые доставляют аминокислоты к рибосоме. Транспортные РНК также синтезируются на ДНК, но функционируют в свободном состоянии в цитоплазме. Одна молекула тРНК состоит из 75—96 нуклеотидов и имеет довольно сложную структуру, напоминающую клеверный лист. Три участка молекулы т-РНК имеют особо важное значение: 1) *антикодон*, состоящий из трех нуклеотидов, определяющих место прикрепления тРНК к соответствующему комплементарному кодону мРНК; 2) *участок, определяющий специфичность данной тРНК*, его способность прикрепляться только к определенной аминокислоте; 3) *акцепторный участок*, к которому прикрепляется соответствующая аминокислота. Акцепторный концевой участок тРНК состоит из трех нуклеотидов — ЦЦА.

Присоединению аминокислоты к тРНК предшествует ее активация ферментом *аминоацил-тРНК-синтетазой*. Этот фермент специфичен для каждой аминокислоты. Активированная аминокислота прикрепляется к соответствующей тРНК и доставляется ею на рибосому.

Синтез полипептидной цепи на рибосоме происходит следующим образом. Молекула мРНК выходит из ядра в цитоплазму и прикрепляется к малой субчастице рибосомы. Она содержит в виде генетического кода информацию о последовательности аминокислот в синтезируемой полипептидной цепи. Местоположение каждой аминокислоты определяется кодоном — тремя строго определенными нуклеотидами (рис. 5.1). Трансляция начинается со стартового кодона (инициатора синтеза) — АУГ. Антикодон тРНК соединяется водородными связями с нуклеотидами кодона мРНК, а противоположный акцепторный конец тРНК с соответствующей аминокислотой прикрепляется к поверхности большой субъединицы рибосомы. Затем антикодон второй тРНК соединяется со следующим кодоном мРНК, а доставленная аминокислота — с предыдущей молекулой аминокислоты и т. д. Схематически этот процесс может быть представлен следующим образом:

Кодоны мРНК	АУГ	—	УУУ	—	ЦЦЦ	—	АГА
Антикодоны тРНК			ААА	—	ГГГ	—	УЦУ
Аминокислоты	Иниц.	—	Фен.	—	Про.	—	Арг.

Молекула мРНК обычно работает сразу на нескольких (5—20) рибосомах, соединенных в полисомы. Последовательность аминокислот в полипептидной цепи определяется последовательностью кодонов в мРНК. Начало синтеза полипептидной цепи называется *инициацией*, а ее рост — *элонгацией*. Трансляция прекращается, когда на участке мРНК появляется один из кодонов-терминаторов: УАА, УАГ или УГА. Окончание синтеза данной полипептидной цепи называется *терминацией*.

Установлено, что в клетках животных полипептидная цепь за одну секунду удлиняется на 7 аминокислот, а мРНК продвигается на рибосоме на 21 нуклеотид. У бактерий этот процесс протекает в 2—3 раза быстрее.

Таким образом, первичная структура белковой молекулы — полипептидная цепочка — кодируется ДНК и синтезируется на рибосоме матричной мРНК.

Биосинтез белка (трансляция) — важнейший этап реализации генетической программы клеток, в процессе которого информация, закодированная в первичной структуре нуклеиновых кислот, переводится в аминокислотную последовательность синтезируемых белков. Иными словами, трансляция — это перевод четырехбуквенного (по числу нуклеотидов) «языка» нуклеиновых кислот на двадцатибуквенный (по числу протеиногенных аминокислот) «язык» белков.

М. Ниренберг и С. Очоа (1962) разработали метод расшифровки генетического кода и установили, какие сочетания нуклеотидов — кодоны мРНК кодируют местонахождение каждой аминокислоты в полипептидной цепочке (см. рис. 5.1).

		Второй нуклеотид							
		У	Ц	А	Г				
Первый нуклеотид	У	УУУ	УЦУ	УАУ	УГУ	Фен Сер Лей	Тир	УГУ	У Ц А Г
		УУЦ	УЦЦ	УАЦ	УГЦ			Цис	
		УУА	УЦА	УАА	УГА			Три	
		УУГ	УЦГ	УАГ	УГГ				
	Ц	ЦУУ	ЦЦУ	ЦАУ	ЦГУ	Лей	Про	ЦГУ	У Ц А Г
		ЦУЦ	ЦЦЦ	ЦАЦ	ЦГЦ			Арг	
		ЦУА	ЦЦА	ЦАА	ЦГА				
		ЦУГ	ЦЦГ	ЦАГ	ЦГГ				
	А	АУУ	АЦУ	ААУ	АГУ	Иле	Тре	АГУ	У Ц А Г
		АУЦ	АЦЦ	ААЦ	АГЦ			Сер	
		АУА	АЦА	ААА	АГА			Арг	
		АУГ	АЦГ	ААГ	АГГ				
	Г	ГУУ	ГЦУ	ГАУ	ГГУ	Вал	Ала	ГГУ	У Ц А Г
		ГУЦ	ГЦЦ	ГАЦ	ГГЦ			Гли	
		ГУА	ГЦА	ГАА	ГГА				
		ГУГ	ГЦГ	ГАГ	ГГГ				

Рис. 5.1. Генетический код мРНК:  
жирным шрифтом выделены кодоны-терминаторы

## 5.5. Генетический код, его свойства

Генетическим кодом называется процесс перевода последовательности нуклеотидов ДНК в последовательность аминокислот в полипептидной цепи. Он состоит из 64 кодонов, кодирующих 20 аминокислот, в том числе терминирующих кодонов.

Одним из важнейших свойств генетического кода является *кодируемость* — четкое соответствие между последовательностями кодонов нуклеиновых кислот и аминокислотами полипептидных цепей. В процессе изучения биосинтеза были установлены основные свойства генетического кода (кода наследственности).

1. Код универсален для всех живых организмов. Кодоны мРНК едины для строго определенной аминокислоты любого организма.

2. Кодон триплетный. Местоположение каждой аминокислоты кодируется сочетанием строго определенных трех нуклеотидов мРНК, образующих один специфический кодон.

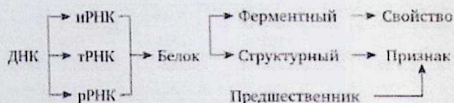
3. Код вырожденный. Одна аминокислота может кодироваться несколькими (от одного до шести) кодонами. Только две аминокислоты кодируются одним триплетом — метионин (АУГ) и триптофан (УГГ).

4. Код неперекрывающийся. Нуклеотидная последовательность считывается в одном направлении подряд, триплет за триплетом.

5. Кодон АУГ, находящийся в начале мРНК, является инициатором синтеза полипептидной цепи. Если данный кодон находится в середине мРНК, то он кодирует аминокислоту метионин.

6. Кодоны УАГ (амбер), УАА (охра) и УГА (опал) являются терминаторами (стоп-сигналами) синтеза. Они получили название «бессмысленных» кодонов, так как не кодируют аминокислоты. Когда считывание генетической информации в мРНК доходит до одного из этих кодонов, дальнейший синтез полипептидной цепочки прекращается, и она отделяется от рибосомы.

В каждой клетке в молекуле ДНК закодирована вся генетическая информация, которая может быть реализована в онтогенезе через биосинтез в виде морфологических признаков, физиологических и биохимических процессов. Схематически это может быть представлено следующим образом:



## 5.6. Регуляция генетического кода

В разное время в каждой клетке одного организма качественный и количественный состав белков различен. Количество и качество белков в клетке детерминируется активностью соответствующих генов, локализованных в ДНК. Механизм, регулирующий активность соответствующих генов, называется *механизмом регуляции генетического кода*. Он был открыт французскими учеными Ф. Жакобом и Ж. Моно (1961) на бактериях кишечной палочки (*E. coli*) и получил название *механизма индукции-репрессии*. Они установили, что синтез белков-ферментов, необходимых клетке в данный момент ее жизнедеятельности, индуцируется у бактерий веществом, которое является субстратом для данного фермента. Например, бактериям кишечной палочки *Escherichia coli* для нормальной жизнедеятельности необходимы вещества, образующиеся в результате гидролиза молочного сахара лактозы. В ее геноме содержатся гены, детерминирующие синтез ферментов, осуществляющих гидролиз молекул лактозы. Если среда, в которой находятся бактерии, лактозы не содержит, эти гены пребывают в репрессированном состоянии и не функционируют. Если в среду ввести лактозу, она будет индуктором, который включает в работу данные гены, и в клетке начинается синтез ферментов, гидролизующих лактозу до более

простых соединений. После удаления лактозы из среды синтез этих ферментов прекратится.

Роль репрессора может выполнять и вещество, синтезируемое в клетке, если содержание его превышает норму. Например, если синтезируются нуклеотиды, аминокислоты и другие вещества и содержание их превышает количество, необходимое данной клетке, каждое из них может быть репрессором и подавлять работу генов, синтезирующих ферменты, необходимые для данного биохимического процесса.

Механизм индукции-репрессии обеспечивает включение (индукцию) в работу тех генов, которые синтезируют необходимые на данном этапе жизнедеятельности клетки ферменты. Работа генов прекращается (репрессируется), когда деградируемый данными ферментами субстрат израсходован или когда синтезируемое данными ферментами вещество находится в избытке. У высших организмов процесс регуляции работы генов осуществляется более сложно: у животных важную роль в этом процессе играют гормоны, клеточные мембраны; у растений — условия внешней среды, в том числе и окружающие клетки.

Раскрытие механизма регуляции генетического кода показало сложное строение локализованного в молекуле ДНК генетического аппарата. Гены, непосредственно кодирующие синтез соответствующих ферментов, называют *структурными генами*. Они входят в состав *оперона*, работу которого регулирует *ген-регулятор*. Как правило, структурные гены в опероне находятся в состоянии репрессии. Ген-регулятор расположен на особом участке молекулы ДНК и кодирует синтез специального белка, называемого *репрессором*. Работой структурных генов управляют находящиеся в опероне гены, не имеющие кодирующих функций. Их называют *акцепторными генами*. Система акцепторных и структурных генов образует один оперон. Акцепторные гены служат местом прикрепления различных белков, регулирующих работу структурных генов.

У кишечной палочки *lac-оперон* содержит три структурных гена, состоящих из 6000 нуклеотидных пар. Каждый из них кодирует синтез соответствующего фермента. Если лактоза, проникая в клетку (ее в данном случае называют индуктором), блокирует белки, кодируемые геном-регулятором, то они теряют способность присоединяться к гену оператору. Ген-оператор переходит в активное состояние и включает в работу структурные гены. РНК-полимераза с помощью *Sar-белка* — *белка-активатора* присоединяется к промотору и, продвигаясь вдоль оперона, синтезирует про-мРНК. При транскрипции мРНК считывает генетическую информацию со всех трех структурных генов в одном опероне. При трансляции на рибосоме происходит синтез трех разных полипептидных цепей в соответствии с содержащимися в мРНК кодонами — последователь-

ностями нуклеотидов, обеспечивающих инициацию и терминацию трансляции каждой цепи.

Тип регуляции работы генов, рассмотренный на примере лактозного оперона, называется *негативной индукцией синтеза белка*.

Другим типом регуляции работы генов служит *негативная репрессия*, изученная у *E. coli* на примере *trp-оперона*, контролирующего синтез аминокислоты триптофана. Этот оперон состоит из 6700 пар нуклеотидов и содержит 5 структурных генов, ген-оператор и два промотора. Ген-регулятор обеспечивает постоянный синтез регуляторного белка, который не влияет на работу *trp-оперона*. При избытке в клетке триптофана последний соединяется с регуляторным белком и изменяет его таким образом, что он связывается с опероном и репрессирует синтез соответствующей мРНК.

Известна также *позитивная индукция*, когда белковый продукт гена-регулятора активирует работу оперона, т. е. является не репрессором, а активатором. Деление это условное, и строение акцепторной части оперона, действие гена-регулятора у прокариот весьма разнообразны.

Число структурных генов в опероне у прокариот колеблется от одного до двенадцати; оперон может иметь либо один, либо два промотора и терминатора. Все структурные гены, локализованные в одном опероне, как правило, контролируют систему ферментов, обеспечивающих одну цель биохимических реакций. Схема регуляции генетического кода, установленная для прокариот, в основном приемлема и для объяснения этого процесса у эукариот. Однако существуют и некоторые различия: у эукариот имеется механизм одновременного подавления активности большой группы генов *белками-гистонами*: молекулы мРНК, не теряя своих функций, могут относительно долго сохраняться в цитоплазме, образуя комплексы с молекулами белка; регуляцию генетического кода выполняют гормоны, являющиеся индукторами.

## 5.7. Ген как единица наследственности

В представлении Г. Менделя единицей наследственности был фактор, контролирующий проявление в доминантном или рецессивном состоянии одного признака. В дальнейшем понятия о гене были развиты в работах Т. Моргана, который показал, что ген — это локус (участок) хромосомы, занимающий в ней строго определенное положение.

В современном понимании *ген* — это функциональная единица молекулы ДНК, контролирующая последовательность аминокислот в кодируемой полипептидной цепи. Специфичность гена определяется числом нуклеотидов и их уникальной последовательностью.

ностями нуклеотидов, обеспечивающих инициацию и терминацию трансляции каждой цепи.

Тип регуляции работы генов, рассмотренный на примере лактозного оперона, называется *негативной индукцией синтеза белка*.

Другим типом регуляции работы генов служит *негативная репрессия*, изученная у *E. coli* на примере *trp-оперона*, контролирующего синтез аминокислоты триптофана. Этот оперон состоит из 6700 пар нуклеотидов и содержит 5 структурных генов, ген-оператор и два промотора. Ген-регулятор обеспечивает постоянный синтез регуляторного белка, который не влияет на работу *trp-оперона*. При избытке в клетке триптофана последний соединяется с регуляторным белком и изменяет его таким образом, что он связывается с опероном и репрессирует синтез соответствующей мРНК.

Известна также *позитивная индукция*, когда белковый продукт гена-регулятора активирует работу оперона, т. е. является не репрессором, а активатором. Деление это условное, и строение акцепторной части оперона, действие гена-регулятора у прокариот весьма разнообразны.

Число структурных генов в опероне у прокариот колеблется от одного до двенадцати; оперон может иметь либо один, либо два промотора и терминатора. Все структурные гены, локализованные в одном опероне, как правило, контролируют систему ферментов, обеспечивающих одну цепь биохимических реакций. Схема регуляции генетического кода, установленная для прокариот, в основном приемлема и для объяснения этого процесса у эукариот. Однако существуют и некоторые различия: у эукариот имеется механизм одновременного подавления активности большой группы генов белками-гистонами: молекулы мРНК, не теряя своих функций, могут относительно долго сохраняться в цитоплазме, образуя комплексы с молекулами белка; регуляцию генетического кода выполняют гормоны, являющиеся индукторами.

## 5.7. Ген как единица наследственности

В представлении Г. Менделя единицей наследственности был фактор, контролирующий проявление в доминантном или рецессивном состоянии одного признака. В дальнейшем понятия о гене были развиты в работах Т. Моргана, который показал, что ген — это локус (участок) хромосомы, занимающий в ней строго определенное положение.

В современном понимании *ген* — это функциональная единица молекулы ДНК, контролирующая последовательность аминокислот в кодируемой полипептидной цепи. Специфичность гена определяется числом нуклеотидов и их уникальной последовательностью.

туру гена вплоть до создания нового, не свойственного данному локусу. Транспозоны могут вызвать глубокие перестройки генома, в том числе делеции, инверсии, транслокации. Для разных генетических локусов от 10 до 90 % всех спонтанных мутаций являются результатом транспозиции МДГ.

В последние годы установлено, что транспозиция и образование большого числа повторов МДГ сходны с ретровирусами птиц и млекопитающих. *Ретровирусами* называют вирусы, у которых генетическая информация записана на РНК (РНК-содержащие вирусы). Когда такой РНК-содержащий вирус проникает в клетку, при участии фермента обратной транскриптазы синтезируются ДНК-копии РНК вируса. ДНК внедряется в различные локусы генома клетки и становится составной частью молекулы ДНК. Такую ДНК называют *провирусом*. На этих ДНК может синтезироваться РНК и даже могут образовываться вирусоподобные частицы, но инфекционный вирус не возникает. Вирусы, информация о которых содержится в ДНК высших организмов, получили названия *эндогенных вирусов* (ЭВ), а кодирующие их генетические элементы — *эндогенных про-вирусов* (ЭП).

Большинство ЭП дефектны и не могут кодировать вирионы, поэтому они не являются инфекционными для родительских клеток, однако некоторые ЭП следует рассматривать как генетические факторы риска, повышающие вероятность начала канцерогенного процесса или появления нового онкогенного вируса.

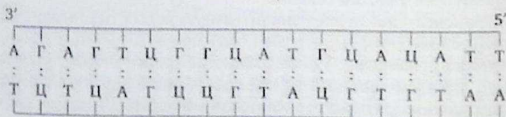
## 5.8. Моделирование синтеза ДНК, РНК, белка и генных мутаций

Рассмотрим следующий пример.

**Пример 5.1.** Одна из цепей фрагмента структурного гена ДНК содержит следующую последовательность оснований: АГАГТЦ-ГТЦАТТЦА-ЦАТТ. Какова последовательность оснований в другой цепи этой же молекулы ДНК? Требуется построить модель ДНК и изобразить модель синтеза иРНК и белка.

*Решение*

В примере дан фрагмент одной цепи молекулы ДНК. На основании комплементарности оснований достроим вторую цепь. Схематичная модель ДНК будет иметь следующий вид:



туру гена вплоть до создания нового, не свойственного данному локусу. Транспозоны могут вызвать глубокие перестройки генома, в том числе делеции, инверсии, транслокации. Для разных генетических локусов от 10 до 90 % всех спонтанных мутаций являются результатом транспозиции МДГ.

В последние годы установлено, что транспозиция и образование большого числа повторов МДГ сходны с ретровирусами птиц и млекопитающих. *Ретровирусами* называют вирусы, у которых генетическая информация записана на РНК (РНК-содержащие вирусы). Когда такой РНК-содержащий вирус проникает в клетку, при участии фермента обратной транскриптазы синтезируются ДНК-копии РНК вируса. ДНК внедряется в различные локусы генома клетки и становится составной частью молекулы ДНК. Такую ДНК называют *провирусом*. На этих ДНК может синтезироваться РНК и даже могут образовываться вирусоподобные частицы, но инфекционный вирус не возникает. Вирусы, информация о которых содержится в ДНК высших организмов, получили названия *эндогенных вирусов* (ЭВ), а кодирующие их генетические элементы — *эндогенных про-вирусов* (ЭП).

Большинство ЭП дефектны и не могут кодировать вирионы, поэтому они не являются инфекционными для родительских клеток, однако некоторые ЭП следует рассматривать как генетические факторы риска, повышающие вероятность начала канцерогенного процесса или появления нового онкогенного вируса.

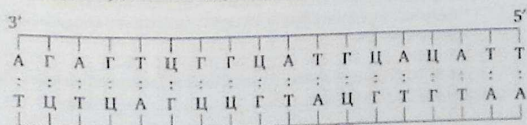
## 5.8. Моделирование синтеза ДНК, РНК, белка и генных мутаций

Рассмотрим следующий пример.

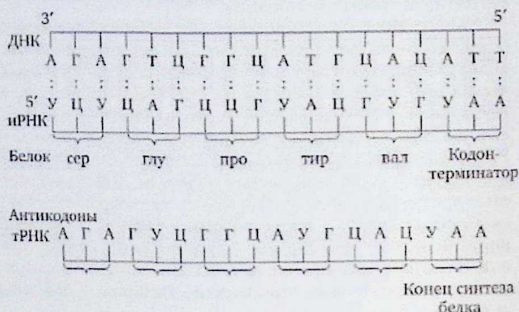
**Пример 5.1.** Одна из цепей фрагмента структурного гена ДНК содержит следующую последовательность оснований: АГАГТЦ-ГТЦАТГЦА-ЦАТГ. Какова последовательность оснований в другой цепи этой же молекулы ДНК? Требуется построить модель ДНК и изобразить модель синтеза иРНК и белка.

*Решение*

В примере дан фрагмент одной цепи молекулы ДНК. На основании комплементарности оснований построим вторую цепь. Схематичная модель ДНК будет иметь следующий вид:



Для ответа на второй вопрос необходимо знать, какая последовательность ДНК является информативной (кодогенной — кДНК). Так как перевод последовательности оснований иРНК в последовательность аминокислот осуществляется в направлении 5'—3', то в кДНК будет исходная последовательность оснований:



Пользуясь таблицей генетического кода, определяем последовательность аминокислот в белковой цепи. Триплету УЦУ соответствует серин, ЦАГ — глутамин, ЦЦГ — пролин, УАЦ — тирозин, ГУГ — валин. Последний триплет в иРНК УАА — кодон-терминатор, являющийся сигналом прекращения синтеза белка.

Если задача сформулирована так, что, зная последовательность аминокислот в белковой молекуле, нужно определить строение гена, определяют вначале последовательность азотистых оснований в иРНК. Затем определяют кодирующую последовательность оснований структурного гена и по принципу комплементарности достраивают последовательность оснований второй цепи.

В силу вырожденности генетического кода (кодирование одной аминокислоты несколькими кодонами) возможно несколько вариантов последовательностей оснований кДНК и, соответственно, иРНК, кодирующих одну и ту же последовательность аминокислот в полипептиде. При задании построить одну последовательность оснований гена обычно выписывают из таблицы генетического кода первый (верхний) кодон.

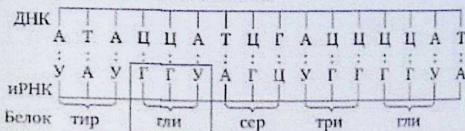
**Пример 5.2.** Отрезок молекулы белка включает следующие аминокислоты: фенилаланин — серин — лейцин — пролин — тирозин.

Требуется определить фрагмент структурного гена, кодирующего данные аминокислоты.

*Решение*

Используя генетический код, определяем последовательность азотистых оснований в иРНК.

ДНК с мутацией (замена основания):

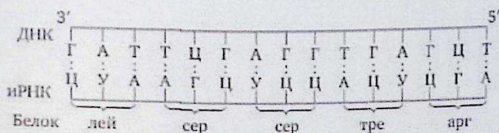


В результате замены Г на Ц в четвертом положении произошло изменение второй аминокислоты аргинина на глицин.

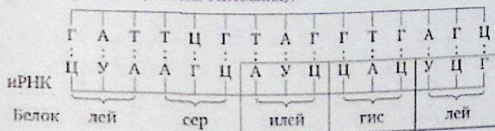
**Пример 5.4.** Последовательность оснований в информативной цепи ДНК следующая: ГАТТЦАГАГГТГАГЦТ. При мутации гена произошла вставка тимина (Т) между шестым и седьмым основаниями. Требуется изобразить первичную структуру участка белковой молекулы, контролируемой нормальным и мутантным генами.

*Решение*

Записываем иРНК:



ДНК с мутацией (вставка основания):

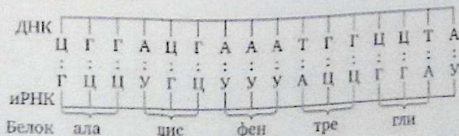


В результате вставки Т между шестым и седьмым основаниями произошло изменение аминокислотной последовательности дистальнее точки мутации.

**Пример 5.5.** Последовательность оснований в информативной цепи ДНК следующая: ЦТАЦАААТТГЦТА.... Произошло выпадение пятого основания. Требуется изобразить первичную структуру фрагмента белка, контролируемого фрагментом нормального и мутантного генов.

*Решение*

Записываем иРНК:



ДНК с мутацией (замена основания):

ДНК	A	T	A	Ц	Ц	A	T	Ц	Г	A	Ц	Ц	Ц	Ц	A	T
	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:
иРНК	У	A	У	Г	Г	У	A	Г	Ц	У	Г	Г	Г	Г	У	A
Белок	тир			гли			сер		три			гли				

В результате замены Г на Ц в четвертом положении произошло изменение второй аминокислоты аргинина на глицин.

**Пример 5.4.** Последовательность оснований в информативной цепи ДНК следующая: ГАТЦГАГТГАЦТ. При мутации гена произошла вставка тимина (Т) между шестым и седьмым основаниями. Требуется изобразить первичную структуру участка белковой молекулы, контролируемой нормальным и мутантным генами.

*Решение*

Записываем иРНК:

ДНК	3'	Г	A	T	T	Ц	Г	A	Г	Г	T	Г	A	Г	Ц	T	5'
		:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	
иРНК		Ц	У	A	A	Г	Ц	У	Ц	Ц	A	Ц	У	Ц	Г	A	
Белок		лей			сер		сер		тре			арг					

ДНК с мутацией (вставка основания):

		Г	A	T	T	Ц	Г	T	A	Г	Г	T	Г	A	Г	Ц
		:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:
иРНК		Ц	У	A	A	Г	Ц	A	У	Ц	Ц	A	Ц	У	Ц	Г
Белок		лей			сер		илей		гис		лей					

В результате вставки Т между шестым и седьмым основаниями произошло изменение аминокислотной последовательности дистальнее точки мутации.

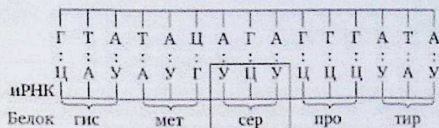
**Пример 5.5.** Последовательность оснований в информативной цепи ДНК следующая: ЦГГАЦГАААТГЦЦТА.... Произошло выпадение пятого основания. Требуется изобразить первичную структуру фрагмента белка, контролируемого фрагментом нормального и мутантного генов.

*Решение*

Записываем иРНК:

ДНК	Ц	Г	Г	A	Ц	Г	A	A	A	T	Г	Г	Ц	Ц	T	A
	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:	:
иРНК	Г	Ц	Ц	У	Г	Ц	У	У	У	A	Ц	Ц	Г	Г	A	У
Белок	ала			шис		фен			тре		гли					

ДНК с мутацией (вставка триплета):



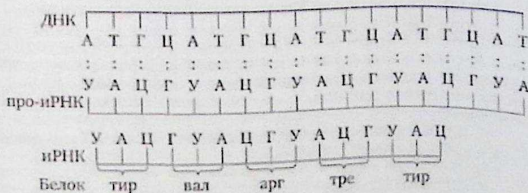
В результате вставки триплета АГА между шестым и седьмым основаниями произошла вставка новой аминокислоты серина без изменения дальнейшей последовательности аминокислот.

Выше было сказано, что у эукариот наблюдаются различия между первичным транскриптом (про-иРНК) и зрелой РНК. Созревание иРНК происходит за счет вырезания некодирующих последовательностей. Зрелая иРНК содержит только ту информацию, которая необходима для синтеза соответствующего полипептида, т. е. информационную часть структурного гена.

**Пример 5.8.** Фрагмент гена представлен 15 основаниями экзона и тремя последующими основаниями интрона — АТЦАТЦАТЦАТЦАТЦАТ. Требуется определить последовательность аминокислот во фрагменте белка, контролируемого данным фрагментом гена.

*Решение*

Отличием решения данной задачи от рассмотренных ранее примеров заключается в том, что сначала надо изобразить первичный транскрипт (про-иРНК), а затем зрелую иРНК, не содержащую последовательности оснований интрона, которая и выполнит роль матрицы при трансляции:



**Пример 5.9.** Требуется определить длину гена, контролирующего синтез белка, если известно, что он состоит из 350 аминокислот, а расстояние между нуклеотидами ДНК составляет  $3,4 \text{ \AA}$  (или  $3,4 \cdot 10^{-4} \text{ мкм}$ , или  $0,34 \text{ нм}$ ). Также нужно определить молекулярную массу гена, если средняя масса нуклеотида равна 340.

*Решение*

В состав белка входят 350 аминокислот. Каждая аминокислота кодируется тремя нуклеотидами. Следовательно, белок, состоящий из 350 аминокислот, кодируется 1050 нуклеотидами. Длина гена равна  $1050 \cdot 3,4 \cdot 10^{-4} = 0,357 \text{ мкм}$ . Масса гена равна  $1050 \cdot 340 = 35700$ .

## Задания для самостоятельного решения

1. В одной из цепочек молекулы ДНК нуклеотиды расположены в следующей последовательности:

ТАТАГТЦАГАЦГТГТТАЦЦ.

Какова последовательность нуклеотидов в другой цепочке этой же молекулы ДНК? Изобразите водородные связи между нуклеотидами.

2. Участок гена имеет следующие нуклеотиды:

АААГАА АГАТА ААТТТАТГТТАААТТА.

Определите соответствующие нуклеотиды в иРНК. Какие аминокислоты кодируются ими?

3. Кодоны информационной РНК следующие:

ЦУЦУАЦАУУГ ААГУГЦУУГЦУЦ.

Какова последовательность структурных генов? Какова последовательность аминокислот в полипептидной цепи белка?

4. Ниже приведены последовательности азотистых оснований в одной из цепей молекулы ДНК:

а) ААЦТАГАГТА;

б) АЦЦЦТГГЦАТЦГ;

в) ТЦЦАГТГАЦЦГ.

Подсчитайте отдельно число четырех видов азотистых оснований двойной цепи молекулы ДНК. Чему равно отношение комплементарных оснований (Г : А и Ц : Т) в молекуле?

5. Составьте модель транскрипции и трансляции, если полипептидная цепь ДНК, комплементарная матричной цепи ДНК, содержит следующую последовательность азотистых оснований:

а) АААТАГТЦЦГААГЦГЦГ;

б) АГЦГЦАЦЦТАГТТАГЦТ.

6. Структурные гены ДНК содержат следующие нуклеотиды:

а) ГЦАТЦГТЦЦАГ;

б) ТАГАГТТЦЦАГАГАГ.

Произошла замена пятого нуклеотида Г на Т. Изобразите первичную структуру участка полипептидной цепи, контролируемой исходным и мутантным генами. Какое число аминокислотных остатков изменилось при мутации?

7. При мутации гена произошло выпадение 5-го и 7-го нуклеотидов на матричной цепи ДНК (выделено):

а) АГАААГЦАГЦЦА;

б) АЦГТТАТЦЦТТА.

Составьте модель транскрипции и трансляции при первоначальной последовательности нуклеотидов ДНК и после их выпадения. Как отразится на составе первичной структуры белков изменение последовательности нуклеотидов в матричной цепи ДНК?

8. Длина молекулы транспортной РНК около 260 Å, она состоит из 70 нуклеотидов. Каково расстояние между соседними нуклеотидами? Какова длина рибосомной РНК, состоящей из 4000—6000 нуклеотидов?

9. Молекула ДНК имеет следующую последовательность нуклеотидов на матричной цепи: ТАЦЦАГАААГТЦЦАГА.

В результате действия мутагенного фактора произошло включение одного нуклеотида Ц между вторым и третьим нуклеотидами. Как изменится последовательность аминокислот в полипептидной цепи?

10. Генетические варианты А и В каппа-казеина молока овец различаются по двум аминокислотам в позициях 5 и 6. Последовательности аминокислот в вариантах А и В каппа-казеина с 1-й по 10-ю позицию следующие:

А) мет-арг-лиз-сер-илей-лей-лей-вал-вал-тре...

В) мет-арг-лиз-сер-фен-фен-лей-вал-вал-тре...

Смоделируйте процессы транскрипции и трансляции. Какие антикодоны должны иметь тРНК, чтобы указанные аминокислоты включились в полипептидную цепь?

11. Участок молекулы рибонуклеазы поджелудочной железы состоит из следующих аминокислот:

...глю-гли-асп-про-тир-вал-про-вал-гис-фен-асп-ала-сер-вал...

Определите структурные гены участка молекулы ДНК, кодирующие аминокислота рибонуклеазы. Определите все возможные варианты кодирования нуклеотидами ДНК и иРНК указанных аминокислот.

12. Отрезок молекулы белка включает следующие аминокислоты:

арг-вал-илей-лиз-фен-мет-три...

Определите все возможные варианты кодирования нуклеотидами ДНК и иРНК указанных аминокислот.

13. Одна из цепей фермента имеет следующую последовательность аминокислот:

тре-сер-асп-мет-сер-лиз-тир...

Какие антикодоны имеет тРНК? Какова последовательность структурных генов?

14. Молекула белка состоит из 420 аминокислот. Определите количество триплетов, кодирующих синтез этого белка. Определите длину гена, если расстояние между нуклеотидами равно  $3,4 \text{ \AA}$  ( $0,34 \text{ нм}$ ).

15. Альфа( $S_1$ )-казеин — белок коровьего молока имеет генетические варианты В и С, различающиеся лишь по одной аминокислоте в позиции 192, остальные аминокислоты у них идентичны. В состав альфа( $S_1$ )-казеина входят 199 аминокислотных остатков. Последовательность аминокислот с 189-й по 196-ю позиции в вариантах В и С альфа( $S_1$ )-казеина следующая:

В) ... -глю-асп-сер-глю-лиз-тре-мет-про;

С) ... -глю-асп-сер-гли-лиз-тре-мет-про.

Определите кодоны аминокислот и последовательность нуклеотидов в мРНК, контролирующей синтез соответствующего участка белка, последовательность нуклеотидов в антикодонах тРНК и нуклеотидов в матричной и во второй, ей комплементарной цепи ДНК. Какие изменения произошли в последовательности нуклеотидов в кодонах мРНК и ДНК, соответствующих аминокислоте, по которой различаются генетические варианты белков?

16. Гормон поджелудочной железы — инсулин регулирует углеводный обмен и активность генов ДНК печени. В печени происходит гликолиз и синтез глюкогена из глюкозы, уменьшающей содержание глюкозы в крови, и синтез глюкозы из неуглеводистых веществ, увеличивающих ее содержание в крови. Инсулин выступает в роли индуктора (активизирует оперон, образующий

ферменты гликолиза и синтеза гликогена) и репрессора (подавляющего оперон синтеза глюкозы).

Начертите схему регуляции синтеза белка, изобразив инсулин в роли индуктора и репрессора. Для выполнения задания необходимо знать теорию регуляции синтеза белка.

Регуляторные системы активности генов, связанных с синтезом мРНК и белков в клетке, представлены Жакобом и Моно в теории индукции (возбуждения) и репрессии (подавления) синтеза белка. На графическом изображении ДНК покажите оперон (структурные гены), гены «оператор» и «регулятор», синтез и-РНК на структурных генах.

17. Используя данные о комплементарности азотистых оснований при синтезе иРНК на ДНК-матрице и таблицу генетического кода, составьте модели транскрипции и трансляции наследственной информации от гена к белку при указанных ниже последовательностях азотистых оснований в матричной цепи молекулы ДНК:

а) АААЦЦГТТГТТГАТЦА;

б) ТТЦТАЦЦАГГАТАГТЦА.

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

а) ТГТТТЛАААЦЦТЦАЦТТ;

б) АГЦПЦАГГАТТЦАТТТА.

19. Одна из цепей молекулы ДНК, являющаяся матрицей для синтеза иРНК, содержит следующую последовательность нуклеотидов:

АГЦГТАТГТАГТТЦГА.

Какова последовательность аминокислот фрагмента белка, контролируемого данным фрагментом гена?

20. Фрагмент молекулы белка включает следующие аминокислоты: фенилаланин — лейцин — изолейцин — метионин — валин — валин — серин — пролин — аланин — пролин — лизин — гистидин. Определите фрагмент структурного гена, кодирующего данные аминокислоты.

21. Фрагмент гена представлен 15 основаниями экзона и пятью последующими основаниями интрона:

3' АГААТАПЦАТЦЦЦАААГ 5'.

Смодулируйте транскрипцию и трансляцию данного фрагмента гена.

22. Информативный фрагмент структурного гена содержит следующую последовательность оснований:

АТГАААЦЦАГТТЦАТАААГТ.

Произошла замена основания А на Ц в пятом нуклеotide и добавление нуклеотида с основанием Г после второго нуклеотида. Изобразите первичную структуру участка полипептидной цепи, контролируемого исходным и мутантным участками гена.

23. Одна из цепочек молекулы ДНК имеет следующую последовательность нуклеотидов:

ГЦЦАЦЦТЦЦЦЦТАГТГТ...

1) Постройте комплементарную цепочку данной молекулы ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих цитозин, в ней будет?

2) Постройте иРНК на данной цепочке ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих аденин, в ней будет?

3) Постройте полипептидную цепь, кодируемую данной ДНК. Сколько молекул лейцина в ней будет?

4) Выпишите все транспортные РНК, участвующие в этом синтезе. Сколько разных типов тРНК принимают в нем участие?

5) Определите, как изменится состав аминокислот, если под влиянием ионизирующей радиации выбит 12-й нуклеотид ДНК (считать нужно слева). Укажите номера измененных аминокислот.

24. Одна из цепочек молекулы ДНК имеет такую последовательность:

АГТАЦЦАГТЦЦТАГТАЦЦ.

1) Постройте комплементарную цепочку данной молекулы ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих аденин, в ней будет?

2) Постройте иРНК на исходной цепочке ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих урацил, в ней будет?

3) Постройте полипептидную цепь, кодируемую данной ДНК. Сколько молекул серина в ней может быть?

4) Выпишите все транспортные РНК, участвующие в этом биосинтезе. Сколько разных типов тРНК принимает в нем участие?

5) Под влиянием ионизирующих излучений были выбиты 12-й и 13-й нуклеотиды. Какие изменения произошли в полипептидной цепочке (укажите номер аминокислоты)?

25. Цитохром С для многих видов сельскохозяйственных животных (комплекс дыхательной цепи) имеет следующую последовательность аминокислот: аспарагин — пролин — лизин — лейцин — тирозин — изолейцин — пролин — глицин — треонин — лизин — метионин...

1) Постройте участок иРНК, кодирующий данную цепь цитохрома С с учетом генетического кода. Сколько нуклеотидов иРНК содержит?

2) Сколько урациловых нуклеотидов входит в состав иРНК? При построении иРНК учитывайте первый кодон для каждой аминокислоты.

3) Выпишите транспортные РНК, участвующие в данном синтезе. Сколько разных типов тРНК принимает участие в данном синтезе?

4) Выпишите основную цепочку нуклеотидов ДНК, кодирующих полипептид цитохрома С. Сколько тиминовых нуклеотидов она содержит?

26. Подсчитайте, что тяжелее: белок или ген, если известно, что молекулярный вес одного нуклеотида около 300, а аминокислоты — около 110

## Контрольные вопросы

1. Сколько встречается пар оснований в двойной спирали ДНК? Назовите их.

2. В чем заключается комплементарность азотистых оснований в цепи ДНК?

3. Каково биологическое значение ДНК?

4. В чем заключается различие молекул ДНК и РНК?

5. Как и когда происходит авторепродукция молекул ДНК?

6. Чем отличается нуклеозид от нуклеотида?

7. Что такое транскрипция и трансляция?

8. Что такое кодон и антикодон? Какова их биологическая роль?

9. Можно ли между понятиями «кодон» и «триплет» ставить знак равенства?
10. Каким образом ДНК сохраняет, передает и реализует наследственную информацию?
11. Какую функцию выполняет каждый входящий в оперон фрагмент ДНК?
12. Каковы свойства генетического кода?
13. Что такое «ген» в современном понятии?
14. Что называется первичной структурой белка?
15. Как кодируется первичная структура белка молекулами информационной РНК?
16. Как осуществляется регуляция действия генов?
17. Что такое полуконсервативная ауторепликация?
18. Что такое репликационная вилка?
19. Каковы различия молекул мРНК, рРНК, тРНК?
20. Как устроена схема процесса белкового синтеза?

## Тема 6

# НАСЛЕДУЕМОСТЬ И ПОВТОРЯЕМОСТЬ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

### 6.1. Коэффициент наследуемости, методы его вычисления

Селекция сельскохозяйственных животных направлена на изменение свойств популяции в желательном направлении. Большой интерес для селекции представляет разнообразие признака. Оно может быть обусловлено как наследственностью, так и факторами среды. Например, одни признаки организма (содержание жира и белка в молоке, толщина шерсти у овец и др.) в большей степени определяются наследственностью, другие (удой молока, живая масса, настриг шерсти с овец и др.) — условиями внешней среды.

Если разнообразие признака обусловлено только факторами среды, то отбор фенотипически лучших особей не улучшит селекционируемые признаки следующего поколения. Для улучшения следующих поколений нужно знать величину генетического разнообразия признака, называемую наследуемостью и обозначаемую  $h$ . Чем сильнее признак зависит от наследственности, тем более полно он передается потомству и поэтому эффективность селекции по этому признаку будет выше. Наследуемость и повторяемость являются параметрами, определяющими и уточняющими генетическую сущность селекции.

Под термином «наследуемость» понимают долю фенотипической изменчивости, обусловленной генетическими факторами. Этот термин следует отличать от термина «наследственность» — свойство организмов передавать свои признаки и особенности потомству. В генетике и селекционной работе пользуются также термином «наследование», под которым надо понимать механизм и закономерность передачи наследственных свойств от родителей потомкам.

Фенотипическая вариация популяции ( $\sigma_p^2$ ) сложна. Она образуется под влиянием разнообразия генотипов у особей популяции, что создает наследственную изменчивость и выражается генотипической вариацией. Кроме того, фенотипическая вариация включает изменчивость, возникающую под действием средовых факторов, т. е. изменчивость паратипическую. Поэтому фенотипическая вариация может быть выражена формулой

$$\sigma_p^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2.$$

Следовательно, для установления генетической структуры популяции по количественным признакам определяют три типа вариантов: фенотипическую ( $\sigma_p^2$ ), генотипическую ( $\sigma_G^2$ ) и средовую ( $\sigma_E^2$ ). Доступна для непосредственного определения только  $\sigma_p^2$ , остальные две можно установить косвенно, математическим анализом.

Генотипическая вариация ( $\sigma_G^2$ ) также является сложной величиной. Она образуется изменчивостью, связанной с аддитивным действием генов ( $\sigma_a^2$ ), изменчивостью, вызванной доминантными генами ( $\sigma_d^2$ ), и изменчивостью, вытекающей из межallelельного взаимодействия генов (эпистаз) ( $\sigma_j^2$ ). Разложение генотипической вариации может быть выражено так:

$$\sigma_G^2 = \sigma_a^2 + \sigma_d^2 + \sigma_j^2.$$

Тогда фенотипическая вариация включает следующие компоненты:

$$\sigma_p^2 = \sigma_a^2 + \sigma_d^2 + \sigma_j^2 + \sigma_E^2.$$

Паратипическая (средовая) вариация ( $\sigma_E^2$ ) образуется не только в результате изменчивости условий внешней среды, но и в результате влияния на признак материнского организма, возраста матери на эмбрион и др.

В общей генетической вариации большая доля приходится на аддитивную вариацию ( $\sigma_a^2$ ). Поэтому, беря ее отношение к фенотипической вариации, получают *коэффициент наследуемости в узком смысле слова*:  $h_1^2 = \sigma_a^2 / \sigma_p^2$ . Если взять отношение всех генетических вариантов, то получают *коэффициент наследуемости в широком смысле слова*:  $h_2^2 = \sigma_G^2 / \sigma_p^2$ . Сюда входят аддитивная и неаддитивная вариации. Отношение  $\sigma_E^2 / \sigma_p^2$  указывает на долю влияния внешней среды на фенотипическую изменчивость признака. Этот показатель называют паратипической изменчивостью.

В племенной работе необходимо стремиться к уменьшению паратипической изменчивости, создавая для этого наиболее благоприятные и стабильные условия кормления и содержания животных, на фоне которых более полно осуществляется реализация наследственной обусловленности признака.

Повышение генетической обусловленности признака, увеличивающей показатели  $h_1^2$  и  $h_2^2$ , достигается определенной системой отбора и подбора пар и всей системой племенной работы, позволяющей повысить использование аддитивной, доминантной и межallelельной наследственности.

Для того чтобы выявить долю генетической обусловленности признаков в общей изменчивости, вычисляют *коэффициент наследуемости*. Коэффициент наследуемости показывает, какая доля фенотипической изменчивости признака животных данной популяции обусловлена генетическим разнообразием.

Коэффициент наследуемости выражается в долях единицы или в процентах. Величина  $h^2$  не может быть больше единицы и меньше нуля, т. е. отрицательной.

Чем больше величина  $h^2$ , тем больше изменчивость признака обусловлена генетическими факторами и тем меньше изменчивость, вызываемая факторами среды ( $\sigma_E^2$ ). При  $h^2$  менее 0,05 улучшение признака за счет массовой селекции малоэффективно. При  $h^2 > 0,3$  селекция достаточно эффективна. Вычисленные коэффициенты наследуемости могут характеризовать только данную популяцию и в данных условиях среды отбора.

Коэффициент наследуемости может быть определен разными способами: путем применения метода корреляции и дисперсионного анализа. В первом случае вычисляется прямолинейная корреляция или регрессия между родственниками (мать — дочь, отец — сын, между сибсами, полусибсами и т. д.). Во втором — измеряется факториальная дисперсия наследственных влияний.

С учетом связи между родственниками коэффициент наследуемости может быть рассчитан по следующим, широко используемым формулам:

1. Если изучаемый признак можно учесть у обоих родителей (промеры, число позвонков, настриг шерсти и т. д.), то  $h^2 = r_{M/D}$ .

2. Если признак ограничен полом и может быть учтен только у одного из родителей (молочность, яйценоскость и т. д.), то  $h^2 = 2r_{M/D}$  или  $h^2 = 2R_{M/D}$ .

Формула  $h^2 = 2r_{M/D}$  используется в тех случаях, когда различия в разнообразии признаков родителей и потомков незначительны.

При разной интенсивности отбора среди родителей и потомков показатели разнообразия признака резко различаются. В таких случаях целесообразно пользоваться формулой:

$$h^2 = 2R_{M/D}$$

Коэффициент наследуемости, вычисленный по коэффициенту прямолинейной регрессии более точен, так как не реагирует на изменения всех видов генетической информации, получаемой от родителей.

В случаях, когда матери не учтены или неизвестны, а имеются только сведения об отцах, коэффициент наследуемости определяется как учетверенный коэффициент корреляции между полусибсами по отцу по формуле  $h^2 = 4r_{n/c}$ .

При анализе популяций используется коэффициент реализованной наследуемости  $h_V^2$ , который определяется по формуле

$$h_V^2 = \frac{\bar{X}_1 - \bar{X}_2}{\bar{X}_3 - \bar{X}_2}$$

где  $\bar{x}_1$  — среднее значение признака у потомков, полученных от отобранных для племенной работы родителей;  $\bar{x}_2$  — среднее значение признака у исходной популяции;  $\bar{x}_3$  — среднее значение признака у отобранных родителей.

При вычислении коэффициента наследуемости можно применять дисперсионный анализ с различными типами статистических комплексов, используя формулу  $h^2 = \eta^2 = \frac{C_x}{C_y}$ , где  $C_x$  — факториальная дисперсия;  $C_y$  — общая дисперсия (по Н. А. Плохинскому), или формулу Д. Снедекора  $h^2 = \frac{\sigma_x^2}{\sigma_x^2 + \sigma_z^2}$ .

## 6.2. Использование коэффициента наследуемости для прогноза эффекта селекции

Величина коэффициента наследуемости ( $h^2$ ) может быть использована для перспективного планирования, расчетов ожидаемого улучшения в стаде в результате селекции. Используя коэффициент наследуемости, можно прогнозировать селекционный эффект.

Одним из основных показателей, выражающих изменения количественных признаков под влиянием селекции, служит величина селекционного эффекта ( $R$ ), который показывает эффективность отбора (ответ на отбор).

Для определения эффекта отбора по матерям используют величину  $h^2$ , вычисленную через коэффициент корреляции между показателями матерей и дочерей ( $h^2 = 2r_{м/д}$ ). С целью же выявления эффекта отбора по отцам используют половину величины  $h^2$ , вычисленной через коэффициент корреляции между полусестрами, т. е.  $h^2 = 4r_{п/с}/2$ .

*Эффект отбора ( $R$ )* — разница между средней величиной учитываемого признака у потомства животных, отобранных в племенное ядро ( $\bar{x}_F$ ), и средним значением того же признака у всех животных исходной популяции до отбора ( $\bar{x}_n$ ).

Поэтому  $R_{\text{покол}} = \bar{x}_F - \bar{x}_n$ , откуда  $\bar{x}_F = \bar{x}_n + R_{\text{покол}}$ . Следовательно, среднее значение учитываемого при отборе признака у потомства племенного ядра ( $\bar{x}_F$ ) больше среднего значения его у животных исходной популяции ( $\bar{x}_n$ ) на величину  $R_{\text{покол}}$ , но меньше, чем его среднее значение у животных племенного ядра ( $\bar{x}_p$ ). Эффект отбора показывает сдвиг (прирост, изменение) в среднем значении признака за одно поколение (при нормальных условиях кормления, содержания, использования животных и ухода за ними) и является мерой теоретического эффекта селекции. Это та часть селекционного дифференциала родителей, которая реализуется в следующем поколении (у потомков).

Селекционный дифференциал ( $SD$ ) — разница между средней величиной признака у животных, отобранных для селекции группы, и средней величиной признака в популяции:

$$SD = \bar{x}_{\text{отобр.гр}} - \bar{x}_{\text{попул.}}$$

На величину селекционного дифференциала влияет ряд факторов. Чем меньше доля отобранных животных, тем больше селекционный эффект. Селекционный дифференциал для производителей всегда выше, чем маток, так как производителей всегда оставляют меньше, чем маток. У одноплодных животных  $SD$  меньше, чем у многоплодных.

Соотношение между величинами  $R$  и  $SD$  определено коэффициентом наследуемости  $h^2$ , а именно:  $R_{\text{потомк}} = SD \cdot h^2$ . Следовательно, чем больше коэффициент наследуемости признака и селекционный дифференциал, тем выше эффект селекции  $R$ , выявляемый у потомства отобранных родителей.

Из формулы следует, что  $h^2 = \frac{R_{\text{потомк}}}{SD}$ . Эта величина называется коэффициентом реализованной наследуемости.

Поскольку  $\bar{x}_F = \bar{x}_n + R_{\text{потомк}}$ , то  $\bar{x}_F = \bar{x}_n + SD \cdot h^2$ .

Например, у коров, отобранных в племенное ядро, жирномолочность была 3,9 % ( $\bar{x}_p = 3,9\%$ ), а у животных исходной популяции — 3,8 % ( $\bar{x}_n = 3,8\%$ ). Наследуемость содержания жира в молоке в данном стаде была 0,4 ( $h^2 = 0,4$ ). Селекционный дифференциал в этом случае равен  $SD = \bar{x}_p - \bar{x}_n = 3,9 - 3,8 = 0,1\%$ . Отсюда эффект отбора  $R_{\text{потомк}} = SD \cdot h^2 = 0,1 \cdot 0,4 = 0,04\%$ . Поэтому у потомков коров племенной группы среднее значение жира в молоке должно быть

$$\bar{x}_F = \bar{x}_{\text{попул.}} + R_{\text{потомк}} = 3,8 + 0,04 = 3,84\%$$

Величина  $R_{\text{потомк}}$  характеризует ожидаемую прибавку к среднему стаду ( $\bar{x}_n$ ) только за счет генетического совершенствования да (популяции), обусловленного действием отбора.

Формула  $R_{\text{потомк}} = SD \cdot h^2$  рассчитана на случай полной замены маток (особей) исходной популяции потомками, полученными от животных отобранной группы в тех же самых условиях среды. В реальной практике такие случаи обычно не встречаются. Происходит лишь частичная замена (ремонт) маток стада. В связи с этим для правильного определения эффекта отбора величину генетического прогресса популяции (стада) определяют обычно не на поколение, а в расчете на один год. Для этого в формулу вводится показатель интервала между поколениями ( $I$ ) в годах, представляющий собой промежуток времени между рождением родителей и их потомков. Практически это возраст, в котором исходные особи приносят первое потомство (средний промежуток времени между рождением первых потомков); он приведен в табл. 6.1.

Вид животных	Средняя продолжительность интервала между поколениями	
	самцы	самки
Крупный рогатый скот	3,0—4,0	4,5—6,0
Овцы	2,0—3,0	4,0—4,5
Свиньи	1,5—2,0	1,5—2,0
Лошади	8,0—12,0	8,0—12,0
Куры	1,0—1,5	1,0—1,5

В связи с этим

$$R_{\text{год}} = \frac{SD \cdot h^2}{l}, \quad (6.1)$$

Интервал между поколениями ( $l$ ) у крупного рогатого скота в среднем равен 5 годам, и тогда  $R_{\text{год}}$  для рассмотренного примера составит  $R_{\text{год}} = \frac{0,1 \cdot 0,4}{5} = \frac{0,04}{5} = 0,008\%$  в год.

В молочном скотоводстве эффект селекции больше обусловлен влиянием быков, интенсивность отбора которых на племя значительно выше, поэтому эффект селекции рассчитывают отдельно по коровам ( $R_k$ ) и быкам ( $R_b$ ).

Например, удой коров племенной группы хозяйства превышает средний удой по стаду на 500 кг, коэффициент наследуемости составляет 0,3. Матери используемых быков имеют удой на 600 кг больше удою коров стада, регрессия удою дочерей быков на удой матерей быков составляет 0,10. Тогда ожидаемый эффект селекции на поколение составит

$$R_{\text{покол}} = (SD_k \cdot h_k^2 + SD_{\text{мо}} \cdot h_b^2) / 2 = \\ = (500 \cdot 0,3 + 600 \cdot 0,1) / 2 = 105 \text{ кг.}$$

Следовательно, за счет влияния отобранных коров в племенную группу и влияния отцов с определенным уровнем продуктивности их матерей (МО) увеличение удою дочернего поколения составит 105 кг, а в пересчете на среднегодовой показатель:

$$R_{\text{год}} = \frac{R_{\text{покол}}}{5} = \frac{105}{5} = 21 \text{ кг молока.}$$

Из практических соображений при проведении расчетов лучше использовать вместо селекционного дифференциала ( $SD$ ) стандар-

тизированный (нормированный) селекционный дифференциал, называемый *интенсивностью селекции* (отбора), т. е.  $SD/\sigma = i$ . Следовательно,  $SD = i \cdot \sigma$ . Используя полученное выражение, можно определить теоретический, т. е. ожидаемый эффект селекции:  $R_{\text{покол}} = i \cdot \sigma \cdot h^2$ . Отсюда

$$\bar{x}_F = \bar{x}_{\text{попул}} + i \cdot \sigma \cdot h^2; \quad R_{\text{год}} = \frac{i \cdot \sigma \cdot h^2}{l}$$

Если  $SD = \bar{x}_p - \bar{x}_n$ , то  $i = \frac{\bar{x}_p - \bar{x}_n}{\sigma}$ , так как  $SD = i \cdot \sigma$  и  $\bar{x}_p = \bar{x}_n + SD$ , следовательно,  $\bar{x}_p = \bar{x}_n + i \cdot \sigma$ .

Согласно формуле  $SD = i \cdot \sigma$ , величина селекционного дифференциала зависит от интенсивности селекции (доли животных исходной популяции, включенных в отобранную группу) и от разнообразия признака (сигмы). Его значение тем выше, чем жестче отбор и чем выше разнообразие учитываемого при отборе признака ( $\sigma$ ).

Величина  $i = SD/\sigma$  показывает, на сколько сигм средняя величина признака животных отобранной (племенной) группы ( $\bar{x}_p$ ) отличается от средней величины того же признака у исходной популяции ( $\bar{x}_n$ ). Это зависит и от того, какая доля особей исходной популяции вошла в группу отобранных животных, т. е. в племенное ядро. Сигма ( $\sigma$ ) является показателем разнообразия признака (мерой разброса отдельных вариантов вокруг средней).

Деление на  $\sigma$  (нормирование или стандартизация) позволяет сравнивать также нормированные величины разных признаков у особей различных популяций (стад).

Нормированное (разделенное на  $\sigma$ ) отклонение — величина неименованная (относительная), что очень удобно для сравнения различных признаков (удоя, живой массы, жирномолочности и др.), т. е. нормирование позволяет использовать среднее квадратическое отклонение для оценки отдельных вариантов по отношению к средней величине данной совокупности (популяции).

По этому же принципу селекционная граница (селекционная точка) определяется как

$$x_u = \bar{x}_{\text{попул}} + u \cdot \sigma,$$

откуда  $u = \frac{d}{\sigma} = \frac{x_u - \bar{x}_{\text{попул}}}{\sigma}$ , так как  $d$  — это разница между средним значением признака в популяции и границей отбора ( $x_u$ ). Величина  $u$  показывает, на сколько сигм ( $\sigma$ ) отклоняется от средней ( $\bar{x}_{\text{попул}}$ ) селекционная граница ( $x_u$ ). Зная величину  $u$ , по табл. 6.2 можно отыскать долю отобранных особей ( $p$ ) и интенсивность селекции ( $i$ ). Это позволяет определить эффект отбора на поколение без селекционного дифференциала (по формуле  $R_{\text{покол}} = i \sigma h^2$ ).

Интенсивность отбора при разной доле оставляемых в стаде особей

Доля отбираемых особей для оставления в стаде ( $p$ )	Величина отсекаемой абсциссы, выраженная в долях сигмы ( $u$ )	Интенсивность отбора ( $i$ )	Доля отбираемых особей для оставления в стаде ( $p$ )	Величина отсекаемой абсциссы, выраженная в долях сигмы ( $u$ )	Интенсивность отбора ( $i$ )
1,00	—	0	0,40	+0,25	0,9667
0,95	-1,64	0,1094	0,35	+0,39	1,0563
0,90	-1,28	0,1954	0,30	+0,52	1,1617
0,85	-1,04	0,2732	0,25	+0,67	1,2748
0,80	-0,84	0,3504	0,20	+0,84	1,4015
0,75	-0,67	0,4249	0,15	+1,04	1,5486
0,70	-0,52	0,4970	0,10	+1,28	1,7590
0,65	-0,39	0,5688	0,05	+1,64	2,0800
0,60	-0,25	0,6445	0,04	+1,75	2,1575
0,55	-0,13	0,7193	0,03	+1,88	2,2700
0,50	0,00	0,7978	0,02	+2,05	2,4400
0,45	+0,13	0,8791	0,01	+2,33	2,6400

**Пример 6.1.** Допустим, что в исходной популяции (стаде) коров среднее содержание жира в молоке ( $\bar{x}_n$ ) было 3,8 %,  $\sigma = 0,2$  % и  $h^2 = 0,4$ . В племенное ядро из этой популяции были отобраны животные с жирномолочностью ( $x_n$ ) 4,1 % и выше. Какова будет средняя жирномолочность их дочерей?

*Решение*

Величина отсекаемой абсциссы в этой точке ( $d$ ) будет равна  $d = x_n - \bar{x}_n = 4,1 - 3,8 = 0,3$  %. Если выразить в долях сигмы, то получим

$$u = \frac{d}{\sigma} = \frac{0,3}{0,2} = 1,5.$$

Согласно данным табл. 6.2, при  $u = 1,28$   $i = 1,7590$ , а при  $u = 1,64$   $i = 2,0800$ . Методом интерполяции находим, что при  $u = 1,50$   $i$  составит 1,9324. После этого по формуле  $R_{\text{покол}} = i\sigma h^2$  определяем эффективность отбора за поколение. Она будет равна 0,155 % ( $0,9324 \cdot 0,2 \cdot 0,4$ ).

Следовательно, отобрав в племенное ядро коров с жирномолочностью 4,1 % и выше, получим от них потомков, средняя жирномолочность ( $\bar{x}_F = \bar{x}_n + R_{\text{покол}}$ ) которых составит примерно 3,96 % ( $3,8 + 0,155$ ).

Можно поставить вопрос и несколько иначе: каких коров следует отбирать в племенное ядро, чтобы средняя жирномолочность их потомков ( $\bar{x}_F$ ) была равна 3,85 %, т. е. следует найти границу селекции ( $x_n$ ).

Согласно формуле  $R_{\text{покол}} = \bar{x}_F - \bar{x}_n$   $R_{\text{покол}} = 0,05$  % ( $3,85 - 3,8$ ),  $i = \frac{R}{\sigma h^2} = \frac{0,05}{0,2 \cdot 0,4} = 0,625$ . В табл. 6.2 находим, что при  $i = 0,5688$   $u = -0,39$ ,

а при  $i = 0,6445$  и составит примерно  $-0,25$ . Интерполируя эти значения, находим, что при  $i = 0,625$  и составит примерно  $-0,28$ . Так как  $d = x_n - \bar{x}_n$ , откуда искомая величина  $x_n = \bar{x}_n + d$ . Так как  $u = d/\sigma$ , то  $d = u\sigma = (-0,28) \cdot 0,2 = -0,056 = -0,06$ .

Согласно этим данным, селекционная точка должна быть равной 3,74 % ( $x_n = \bar{x}_n + d = 3,80 + (-0,06) = 3,80 - 0,06 = 3,74$  %).

Следовательно, для достижения поставленной цели в племенное ядро надо отбирать коров из исходной популяции с жирномолочностью 3,74 % и выше.

Доля отбираемых для этого коров из исходной популяции ( $p$ ) при  $i = 0,625$  составит примерно 0,61, т. е. в племенное ядро войдет примерно 61 % коров исходной популяции.

В селекционной работе приходится иметь дело с определенным количеством коров (долей), отбираемых в племенное ядро, потомство которых затем используют для ремонта стада.

Допустим, что из исходной популяции (стада) для этих целей оставляют 20 % коров ( $p = 0,20$ ). Популяция та же ( $\bar{x}$  жирномолочности 3,8 %;  $\sigma = 0,2$  %;  $h^2 = 0,4$ ). Каких коров следует оставить из плем, чтобы жирномолочность потомства повышалась? Согласно данным табл. 6.2 при  $p = 0,20$  имеем  $u = 0,84$ , а  $i = 1,4015$ .

По формуле  $d = u\sigma$  имеем  $d = 0,17$  ( $0,84 \cdot 0,2$ ). Отсюда положение селекционной точки (границы отбора) составит 3,97 % ( $x_n = \bar{x}_n + d = 3,80 + 0,17$ ). Следовательно, в племенное ядро надо отбирать коров с жирномолочностью 3,97 % и выше.

К каким результатам это приведет? При отборе коров с жирномолочностью 3,97 % и выше эффект селекции будет равен примерно 0,11 ( $R_{\text{покол}} = i\sigma h^2 = 1,4015 \cdot 0,2 \cdot 0,4 = 0,11212$ ). Отсюда ожидаемая средняя жирномолочность потомства составит 3,91 % ( $3,80 + 0,11$ ).

Приведенные выше формулы и материалы таблицы позволяют селекционеру решить ряд задач, связанных с прогнозированием результатов отбора.

**Пример 6.2.** Средний удой коров в стаде равен 3500 кг,  $\sigma = 700$  кг и  $h^2 = 0,3$ . Требуется определить селекционную границу ( $x_n$ ) и долю животных, отбираемых в племенное ядро ( $p$ ) с таким расчетом, чтобы в следующем поколении средний удой в результате генетического совершенствования стада ( $\bar{x}_F$ ) достиг 3600 кг.

*Решение*

Известно, что  $R_{\text{покол}} = \bar{x}_F - \bar{x}_n$ . Отсюда  $R_{\text{покол}} = 100$  кг ( $3600 - 3500$ );

$$i = \frac{R_{\text{покол}}}{\sigma h^2} = \frac{100}{700 \cdot 0,3} = 0,48.$$

По табл. 6.2 при  $i = 0,48$  (в таблице имеется значение 0,4970), и  $u = -0,55$  находим, что  $p = 0,71$ . Следовательно, в племенное ядро войдет примерно 71 % коров исходной популяции. Граница отбора ( $x_n$ ) составит

$$x_n = \bar{x}_n + u\sigma = 3500 + (-0,55) \cdot 700 = 3500 - 385 = 3115 \text{ кг.}$$

Таким образом, при отборе из исходной популяции коров с удоем 3115 кг и выше в племенное ядро войдет 71 % животных. Средний удой

отобранных коров составит  $\bar{x}_{отоб} = \bar{x}_n + i\sigma = 3500 + 0,48 \cdot 700 = 3836$  кг. Следовательно, при отборе таких коров средний удой животных следующего поколения в результате их генетического совершенствования увеличится на 100 кг.

**Пример 6.3.** Необходимо определить минимальную границу отбора ( $\bar{x}_{min}$ ), средний удой отобранных для воспроизводства коров ( $\bar{x}_{отоб}$ ) и величину селекционного дифференциала ( $Sd$ ), если в группу отбора войдет 80 % коров, а средний удой по стаду ( $\bar{x}_{ст}$ ) равен 3000 кг,  $\sigma = 500$  кг,  $h^2 = 0,5$ .

*Решение*

Расчеты дают следующее:  $\bar{x}_{min} = \bar{x}_{ст} + \sigma i = 3000 + 500 \cdot (-0,84)$  при  $p = 0,80$ , т. е. 80 %.

Получаем, что  $\bar{x}_{min} = 3000 - 420 = 2580$  кг, это минимальный удой, при котором коровы войдут в отбираемую на племя группу. Средний удой отобранной группы составит  $\bar{x}_{отоб} = \bar{x}_{ст} + i\sigma = 3000 + 0,35 \cdot 500 = 3175$  кг, где  $i$  взято из табл. 6.2 для уровня отбора 80 %. Селекционный дифференциал составит  $Sd = \bar{x}_{отоб} - \bar{x}_{ст} = 3175 - 3000 = 175$  кг. Следовательно, если отобрать 80 % коров стада для воспроизводства, то и удой в среднем будет на 175 кг больше среднего удою по стаду. Тогда ожидаемый удой их дочерей  $\bar{x}_{доч} = \bar{x}_{ст} + h^2 Sd = 3000 + 0,5 \cdot 175 = 3087,5$  кг. Селекционный эффект за год составит  $R_{год} = \frac{175 \cdot 0,5}{5} = 17,5$  кг (при  $l = 5$  годам).

### 6.3. Коэффициент повторяемости, его использование для селекции животных

Под *повторяемостью* понимают способность организма сохранять свои показатели на определенном уровне при постоянстве факторов среды, а при изменении условий сохранить свое ранговое место в сравнении с другими особями.

Коэффициент повторяемости ( $r_w$ ) выражается коэффициентом корреляции между признаками, взятыми в разные возрастные периоды, в разные сезоны года, и т. п. Например, определяют величину  $r_w$  между признаками плодовитости свиноматок в разные возрастные сроки, повторяемость удою коров по разным лактациям (например, первой и высшей), качество шерсти на разных точках тела овцы и т. п. Чем больше совпадают уровни признака по сопоставляемым срокам, тем выше коэффициент повторяемости  $r_w$ . Его величина находится в границах от 0 до 1 и выражается дробью.

Способность животных сохранять высокую повторяемость признака в разные возрастные периоды позволяет использовать  $r_w$  для прогнозирования уровня признака по величине, полученной в более раннем возрасте. Так, если коэффициент повторяемости между удоем коров за первые три месяца лактации и удоем за всю первую лактацию высокий, можно дать достаточно точную оценку будущей продуктивности животного по укороченным отрезкам лактации.

Между  $h^2$  и  $r_w$  имеется определенная связь. Коэффициент повторяемости рассматривается как верхний предел наследуемости; чем больше величина  $r_w$ , тем больше значение  $h^2$ .

Сходное реагирование животных при смене условий выявляется коэффициентом повторяемости. Например, если коровы при улучшенном кормлении будут сохранять по удою те же ранги (порядковые уровни), что и при среднем уровне кормления, то величина  $r_w$  окажется достаточно высокой. Это означает, что генетический потенциал животных уже выявлен и их можно оценивать по продуктивности при среднем уровне кормления.

Таким образом, коэффициент повторяемости можно использовать в селекционной работе для суждения о степени генотипического разнообразия в стаде и о верхней границе коэффициента наследуемости, а также для прогнозирования последующей продуктивности животного на основании данных, полученных в раннем возрасте.

Определение коэффициента повторяемости осуществляется с использованием коэффициента корреляции между двумя смежными показателями у одной и той же группы животных, например молочность в 1-й и 2-й лактации, настриг шерсти в 1-й и 2-й стрижке и т. д., по формуле

$$r_w = r = \frac{\sum xy - \frac{\sum x \cdot \sum y}{n}}{\sqrt{C_x \cdot C_y}}, \quad (6.2)$$

где  $x$  и  $y$  — показатели признаков в сопоставляемых группах;

$$C_x = \sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n}; \quad C_y = \sum y^2 - \frac{(\sum y)^2}{n}.$$

Можно пользоваться ранговым коэффициентом корреляции ( $r_s$ ) по Спирмену:

$$r_w = 1 - \frac{6 \cdot \sum (d)^2}{n \cdot (n^2 - 1)},$$

где  $d$  — разность рангов животных по первому и второму определению величины признака.

Третий способ определения  $r_w$  заключается в применении дисперсионного метода, при котором величину коэффициента повторяемости определяют по формуле

$$r_w = \frac{G_A^2}{G_A^2 + G_2^2},$$

где введены дисперсия по фактору А, т. е.  $G_A^2$  и случайная дисперсия  $G_2^2$ .

## 6.4. Решение типовых задач

**Пример 6.4.** Требуется вычислить коэффициент наследуемости длины шерсти у овец цыгайской породы, имея следующие данные: длина шерсти в сантиметрах у матерей: 9,0; 9,5; 8,5; 9,5; 9,0; 11,0; длина шерсти в сантиметрах у дочерей: 8,9; 8,0; 7,0; 9,1; 8,5; 8,0. Также нужно определить эффект селекции, если длина шерсти у овец в хозяйстве в среднем составляет 8,0 см.

*Решение*

Так как признак (длина шерсти) может быть учтен у обоих родителей, то для вычисления коэффициента наследуемости можно воспользоваться формулой  $h^2 = r_{m/d}$ .

В качестве примера взята малая выборочная совокупность, следовательно, для расчета коэффициента корреляции необходимо использовать формулу (6.2) и вспомогательные таблицы, применяемые для малых выборок.

Обозначим показатели длины шерсти у матерей через  $x$ , у дочерей — через  $y$ . В этом случае вспомогательная таблица примет следующий вид:

$x$	$y$	$x^2$	$y^2$	$xy$
9,0	8,9	81,00	79,21	80,10
9,5	8,0	90,25	64,00	76,00
8,5	7,0	72,25	49,00	59,50
9,5	9,1	90,25	82,81	86,45
9,0	8,5	81,00	72,25	76,50
11,0	8,0	121,00	64,00	88,00
$\Sigma = 56,5$	$\Sigma = 49,5$	$\Sigma = 535,75$	$\Sigma = 411,27$	$\Sigma = 466,55$

Рассчитываем  $C_x$  и  $C_y$ :

$$C_x = \sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n} = 535,75 - \frac{3192,25}{6} = 535,75 - 532,04 = 3,71,$$

$$C_y = \sum y^2 - \frac{(\sum y)^2}{n} = 411,27 - \frac{2450,25}{6} = 411,27 - 408,37 = 2,90.$$

Подставляем вычисленные значения в формулу для расчета коэффициента корреляции:

$$r = \frac{\sum x \cdot y - \frac{\sum x \cdot \sum y}{n}}{\sqrt{C_x \cdot C_y}} = \frac{466,55 - \frac{56,5 \cdot 49,5}{6}}{\sqrt{3,71 \cdot 2,90}} = \frac{466,55 - 466,12}{\sqrt{10,759}} = \frac{0,43}{3,28} = 0,13.$$

Отсюда  $h^2 = r = 0,13$ .

Эффект селекции рассчитываем по формуле (6.1).

Для расчета эффекта селекции необходимо определить величину селекционного дифференциала:  $SD = \bar{x}_{отоб} - \bar{x}_{воыл}$ . Отобранной группой является группа матерей. Для расчета средней величины признака в этой группе используем формулу для вычисления средней арифметической в малой выборке:

Градации фактора (i) родителей	Луч	Ветер	Алмаз	Сумма по градациям (r = 3)
$\sum V_i^2$	92,49	80,10	73,74	$\sum \sum V_i^2 = 246,33$
$(\sum V_i)^2$	462,25	400,00	368,64	—
$H_i = \frac{(\sum V_i)^2}{n}$	92,45	80,00	73,73	$\sum H_i = 246,18$

$$H_2 = \frac{(\sum \sum V_i^2)}{N} = \frac{(60,7)^2}{15} = \frac{3684,49}{15} = 245,63;$$

$$C_2 = \sum \sum V_i^2 - H_2 = 246,33 - 245,63 = 0,70;$$

$$C_3 = \sum H_i - H_2 = 246,18 - 245,63 = 0,55;$$

$$C_2 = \sum \sum V_i^2 - \sum H_i = 246,33 - 246,18 = 0,15;$$

$$\eta^2 = \frac{C_3}{C_2} = \frac{0,55}{0,15} = 0,785 = 0,78;$$

$$F_2 = \frac{C_2}{C_3} \cdot \frac{N-r}{r-1} = \frac{0,55}{0,15} \cdot \frac{15-3}{3-1} = 0,36 \cdot 6 = 21,6;$$

$F_{cr} = (4,0 - 7,2 - 13,8)$  при  $v_2 = r - 1 = 2$ ,  $v_3 = N - r = 12$ ;  $F_2 > 13,8$ .

**Вывод.** Наследуемость жирномолочности в потомстве 3 быков-производителей высокая при уровне вероятности  $p < 0,001$ .

**Пример 6.6.** Требуется определить коэффициент повторяемости настрига шерсти овец, имея следующие данные:

настриг шерсти за 1-ю стрижку (кг) — 4,0; 6,0; 6,5; 4,5; 6,0; 6,5; 5,0; 6,0; 7,0; 5,5;

настриг шерсти за 2-ю стрижку (кг) — 6,0; 9,0; 5,5; 6,0; 6,5; 5,5; 6,5; 6,5; 7,5; 7,5.

**Решение**

Величину  $r_{xy}$  рассчитываем по формуле  $r_{xy} = r$ . Так как данная выборка малая ( $N = 10$ ), то для вычисления коэффициента корреляции между двумя смежными периодами (между 1-й и 2-й стрижками овец) следует использовать формулу (6.2).

Обозначим через  $x$  настриг шерсти в 1-ю стрижку, через  $y$  — настриг во 2-ю стрижку. Для получения необходимых величин заполняем вспомогательную таблицу:

x	y	x <sup>2</sup>	y <sup>2</sup>	xy
4,0	6,0	16,00	36,00	24,00
6,0	9,0	36,00	81,00	54,00
6,5	5,5	42,25	30,25	35,75
4,5	6,0	20,25	36,00	27,00

x	y	x <sup>2</sup>	y <sup>2</sup>	xy
6,0	6,5	36,00	42,25	39,00
6,5	5,5	42,25	30,25	35,75
5,0	6,5	25,00	42,25	32,50
6,0	6,5	36,00	42,25	39,00
7,0	7,5	49,00	56,25	52,50
5,5	7,5	30,25	56,25	41,25
$\Sigma x = 57,0$	$\Sigma y = 66,5$	$\Sigma x^2 = 333,0$	$\Sigma y^2 = 452,75$	$\Sigma xy = 380,75$

Подставив вычисленные значения в формулы, получаем:

$$C_x = \Sigma x^2 - \frac{(\Sigma x)^2}{n} = 333,0 - \frac{57^2}{10} = 333,0 - 324,9 = 8,1;$$

$$C_y = \Sigma y^2 - \frac{(\Sigma y)^2}{n} = 452,75 - \frac{66,5^2}{10} = 452,75 - 442,2 = 10,55;$$

$$r = \frac{\Sigma x \cdot y - \frac{\Sigma x \cdot \Sigma y}{n}}{\sqrt{C_x \cdot C_y}} = \frac{380,75 - \frac{57,0 \cdot 66,5}{10}}{\sqrt{8,1 \cdot 10,55}} = \frac{380,75 - 379,0}{9,13} = \frac{1,75}{9,13} = 0,19.$$

Следовательно,  $r_w = r = 0,19$ .

**Вывод.** Вычисленная величина коэффициента повторяемости свидетельствует о слабой степени повторяемости настрига шерсти у овец данной группы.

### Задания для самостоятельного решения

1. Вычислите коэффициент наследуемости настрига шерсти (кг) тонкорунных овец по приведенным в табл. 6.3 данным.

Таблица 6.3

Настриг шерсти матерей ( $x_1$ ) и дочерей ( $x_2$ )

$x_1$	$x_2$	$x_1$	$x_2$	$x_1$	$x_2$	$x_1$	$x_2$	$x_1$	$x_2$
5,5	5,5	6,5	7,5	8,0	5,5	4,5	6,0	4,5	6,0
5,5	6,5	5,5	6,0	6,7	7,3	5,0	5,2	7,4	6,3
4,7	5,6	6,1	5,7	5,3	6,5	4,8	5,2	6,5	7,2
6,5	5,7	7,8	6,8	5,7	6,4	6,4	6,7	6,2	7,8

2. Вычислите коэффициент наследуемости плодовитости у серебристо-черных лисиц по следующим данным:  
 матери ( $x_1$ ) — 5; 5; 6; 7; 4; 6; 4; 3; 6; 6; 5; 5; 7; 6;  
 дочери ( $x_2$ ) — 2; 5; 7; 4; 6; 5; 2; 5; 8; 7; 0; 6; 3; 6; 5; 7.
3. Вычислите коэффициент наследуемости удоя коров за лактацию по приведенным в табл. 6.4 данным.

$$\bar{x}_{\text{среб}} = \frac{\sum x}{n} = \frac{56,5}{6} = 9,42 \text{ см.}$$

Величина  $\bar{x}_{\text{допуга}}$  — это средний показатель длины шерсти у овец в хозяйстве, т. е. 8,0 см. Следовательно,  $SD = 9,42 - 8,0 = 1,42$  см.

Скорость смены поколений ( $l$ ) у овец составляет 4,0—4,5 года, т. е. можно воспользоваться любым из этих показателей. Подставляя все необходимые величины в формулу для вычисления эффекта селекции, получаем:

$$R = \frac{SD \cdot h^2}{l} = \frac{1,42 \cdot 0,13}{4} = \frac{0,1846}{4} = 0,0461 = 0,05 \text{ см.}$$

**Вывод:** наследственность длины шерсти у овец низкая. При данном уровне отбора и наследуемости признака эффект селекции за год составит 0,05 см.

**Пример 6.5.** Требуется определить наследственность жирномолочности в потомстве трех быков-производителей: Луча, Ветра и Алмаза, если известно, что жирномолочность их дочерей составляет:

дочери Луча — 4,2; 4,2; 4,3; 4,4; 4,4;

дочери Ветра — 3,8; 3,9; 4,0; 4,1; 4,2;

дочери Алмаза — 3,8; 3,8; 3,8; 3,9; 3,9.

**Решение**

Для определения коэффициента наследуемости признака в данном примере можно использовать дисперсионный анализ. С этой целью составляем однофакторный дисперсионный комплекс, в котором градациями фактора ( $i$ ) будут родители, в частности быки-производители; вариантами комплекса для каждого ( $V_i$ ), т. е. градациями комплекса, — жирномолочность их дочерей (табл. 6.2).

Таблица 6.2

Однофакторный дисперсионный комплекс  
для расчета коэффициента наследуемости

Градация фактора ( $i$ ) родителей	Луч	Ветер	Алмаз	Сумма по градациям ( $r = 3$ )
$V_i$ (варианты градаций)	4,2; 4,2; 4,3; 4,4; 4,4	3,8; 3,9; 4,0; 4,1; 4,2	3,8; 3,8; 3,8; 3,9; 3,9	—
$n$	5	5	5	$N = 15$
$\sum V_i$	21,5	20,0	19,2	$\sum \sum V_i = 60,7$
$\bar{x}_i = \frac{\sum V_i}{n}$	4,3	4,0	3,84	$\bar{x}_g = \frac{\sum \sum V_i}{N} = 4,05$
$V_i^2$	17,64; 17,64; 18,49; 19,36; 19,36	14,44; 15,21; 16,00; 16,81; 17,64	14,44; 14,44; 14,44; 15,21; 15,21	—

Удои за лактацию у матерей ( $x_1$ ) и их дочерей ( $x_2$ ), кг

$x_1$	$x_2$	$x_1$	$x_2$	$x_1$	$x_2$	$x_1$	$x_2$	$x_1$	$x_2$
3899	3725	3203	4918	5352	6037	3692	5206	4913	4166
3035	5422	4227	5211	3148	4064	5255	4851	3484	3249
3692	4701	4288	4346	3149	5363	5000	6011	3152	3720
3295	4622	3281	3486	2793	4183	3020	4984	3752	3720
3483	3463	3158	3483	3050	5288	3295	4100	3000	4355

4. Вычислите коэффициент наследуемости яйценоскости кур, используя данные табл. 6.5.

Таблица 6.5

Яйценоскость кур ( $x$ ) и их дочерей ( $y$ ), шт.

$x$	$y$	$x$	$y$	$x$	$y$	$x$	$y$	$x$	$y$
225	170	212	163	207	209	203	241	171	194
193	232	189	201	205	220	221	236	175	189
271	208	200	181	213	185	230	201	180	193
208	189	256	194	190	180	234	236	181	198
201	179	183	165	200	231	212	217	190	199

5. Среднее содержание жира в молоке коров стада составляет 3,8%. Наследуемость признака 0,4. В племядро отобраны коровы с содержанием жира в молоке 3,9% и выше. Определите, какой процент жира будет в следующем поколении?

6. Определите эффект селекции по стаду кур при отборе в селекционную группу особей живой массой 2,0 кг и яйценоскостью 210 яиц в год. Средняя живая масса кур по стаду — 1,8 кг, средняя яйценоскость по стаду — 170 яиц,  $\sigma = 20$  яиц,  $h^2$  живой массы кур — 0,35,  $h^2$  яйценоскости — 0,22.

7. От двух быков-производителей Вольного и Ветерка и одних и тех же коров получено по 30 дочерей. Все животные находились в одинаковых условиях кормления и содержания. Вычислите коэффициенты наследуемости высшего суточного удоя, сравнивая пары мать — дочь одного и другого быка (табл. 6.6). Какого быка лучше выбрать для использования в стаде?

Таблица 6.6

Высшие суточные удои (кг) матерей ( $x_1$ ) и дочерей быков Вольного ( $x_2$ ) и Ветерка ( $x_3$ )

$x_1$	$x_2$	$x_3$	$x_1$	$x_2$	$x_3$	$x_1$	$x_2$	$x_3$
10,0	17,3	13,0	17,0	16,0	15,0	19,9	17,1	19,5
12,8	14,0	17,0	17,1	18,0	19,9	20,3	21,4	21,8
13,0	15,0	21,1	17,2	16,3	16,2	20,7	13,2	13,2
14,8	17,0	19,1	17,4	19,3	17,0	21,8	19,3	29,0

$x_1$	$x_2$	$x_3$	$x_1$	$x_2$	$x_3$	$x_1$	$x_2$	$x_3$
15,3	19,0	21,2	17,5	16,2	17,3	22,5	19,0	15,8
15,8	22,4	25,5	17,9	16,0	16,1	22,5	29,0	18,5
16,1	18,0	16,0	18,0	21,3	22,4	23,0	12,0	21,0
16,2	16,2	15,3	18,3	16,0	23,0	23,5	12,9	12,3
16,7	17,9	15,0	19,0	15,3	19,6	24,1	14,0	23,8
17,0	12,9	13,2	19,3	17,0	18,7	29,0	14,0	21,0

8. Изучение наследуемости хозяйственно-полезных признаков и постоянства их проявления в различные периоды жизни овец позволило получить следующие данные.

По наследуемости живой массы, кг:

матерей — 70; 67; 68; 73; 70; 70; 73; 71; 68; 70;

дочерей — 68; 65; 70; 70; 68; 67; 70; 68; 71; 65.

По повторяемости настрига шерсти за смежные стрижки, кг:

1-ю — 5,0; 4,5; 4,6; 5,0; 7,0; 5,5; 7,0; 7,0; 4,0; 4,5; 5,0;

2-ю — 7,0; 5,8; 7,6; 6,2; 8,9; 6,3; 8,0; 7,5; 5,8; 5,7; 4,5.

Используя полученные данные, определите:

а) степень наследуемости живой массы овец в хозяйстве;

б) ожидаемый эффект селекции за год по живой массе овец, если средняя живая масса овец в хозяйстве 65 кг;

в) предполагаемую живую массу у потомков, которую вы планируете при данном уровне отбора;

г) степень повторяемости настрига шерсти.

9. Вычислите коэффициент повторяемости содержания жира в молоке коров за смежные лактации (I—II, II—III, III—IV и т. д.) у дочерей быка Вольного (табл. 6.7).

Таблица 6.7

Содержание жира в молоке за лактацию, %

n	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1	3,80	3,90	3,90	3,83	3,90	3,80	3,90	3,92	3,93	3,94
2	4,00	4,20	4,30	4,31	4,30	4,40	4,40	4,40	4,40	4,40
3	3,90	4,05	3,98	4,05	4,01	4,00	4,00	3,94	4,00	4,20
4	4,20	4,00	4,00	4,21	4,23	4,24	4,30	4,30	4,40	4,40
5	3,90	3,78	4,00	3,95	3,98	4,00	4,00	3,98	4,00	4,00
6	3,87	3,91	3,78	3,80	3,83	3,90	3,90	3,88	3,87	3,90
7	3,90	3,91	3,93	3,90	3,99	4,00	4,00	4,03	4,04	4,10
8	3,90	3,90	3,90	3,86	3,89	3,99	4,00	4,00	4,00	4,02
9	4,00	3,90	4,00	4,02	4,03	4,04	4,05	4,08	4,10	4,10
10	3,90	4,00	3,91	3,89	3,92	3,89	3,95	3,99	4,00	4,02

n	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
11	4,40	3,90	4,00	4,03	4,05	4,10	4,08	4,10	4,15	4,20
12	3,89	4,10	3,90	3,89	3,88	3,90	3,91	3,93	3,95	3,97
13	4,00	3,95	3,91	3,92	4,01	4,01	4,97	3,97	3,99	4,03
14	3,85	4,00	3,95	3,96	3,96	3,97	3,96	3,97	3,97	3,98
15	3,91	3,91	3,91	3,93	3,94	3,95	3,96	3,97	3,98	3,99

10. Определите коэффициент наследуемости живой массы уток пекинской породы, если известно, что их средняя масса была равна 3 кг. В элитную группу (племядро) отобрана птица со средней живой массой 4 кг. Средняя живая масса молодняка, полученного от птицы элитной группы, составила 3,4 кг.

11. Определите величину селекционного дифференциала в случае, если удой коров стада за 305 дней лактации составил 4000 кг, а удой коров, отобранных в племенное ядро, — 5300 кг. Каков будет прогнозируемый эффект отбора в этом стаде при  $h^2$ , равном 0,2?

12. Каков будет эффект отбора за год, если живая масса молодняка мясных кур в 56-суточном возрасте была 1500 г, а масса молодняка, отобранного на племя — 1600 г;  $h^2 = 0,35$ ?

13. Яйценоскость кур исходной популяции — 240 яиц, а средняя яйценоскость несушек, отобранных в племенное ядро, составляла 274 яйца. Коэффициент наследуемости яйценоскости в этом стаде — 0,18. Определите, каким будет эффект отбора при интервале между поколениями в 1 год; 2 года.

14. Каких коров следует отбирать в племенное ядро, чтобы в следующем поколении жирномолочность их потомства была равна 3,95 %? Жирность молока животных исходной популяции составляла в среднем 3,78 %;  $\sigma = 0,23$  %;  $h^2 = 0,5$ .

15. В стаде 1200 коров. Средняя жирномолочность — 3,70 %,  $\sigma = 0,191$  %,  $h^2 = 0,7$ . Определите границу отбора, среднюю отобранной группы и количество коров в отбираемой группе, с тем чтобы средняя жирномолочность коров следующего поколения составила 3,80 %.

16. Определите эффективность отбора овец по настригу шерсти, если в отаре со средним настригом 4,0 кг на племя отбирают баранов с настригом шерсти 5,5 кг, а маток — 4,5 кг при коэффициенте наследуемости ( $h^2$ ) равном: а) 0,40; б) 0,25.

17. Изучение наследуемости хозяйственно полезных признаков и постоянства их проявления в различные периоды жизни свиней позволяло получить следующие данные:

По наследуемости многоплодия свиноматок, голов:

матерей — 9; 9; 11; 11; 10; 11; 10;

дочерей — 10; 9; 10; 9,6; 10,5; 11; 12,6.

По повторяемости молочности свиноматок, кг:

в возрасте 16 мес. — 90; 88; 79; 74; 75;

в возрасте 26 мес. — 107; 95; 85; 81; 85.

Используя полученные данные, определите:

а) степень наследуемости многоплодия свиноматок;

б) ожидаемый эффект селекции за год, если среднее многоплодие сви-

в) предполагаемое многоплодие у потомков, которое вы планируете при данном уровне отбора;

г) степень повторяемости молочности у свиноматок разного возраста.

18. Изучение наследуемости хозяйственно-полезных признаков и постоянства их проявления в различные периоды жизни крупного рогатого скота позволило получить следующие данные.

По наследуемости содержания жира в молоке, %:

матерей — 3,80; 4,00; 3,90; 4,20; 4,00; 3,90;

дочерей — 3,83; 4,81; 4,05; 4,20; 3,95; 3,91.

По повторяемости содержания жира в молоке за смежные лактации:

5-ю: — 3,89; 4,30; 4,01; 4,21; 4,03; 3,98; 3,93; 4,04; 3,95;

6-ю: — 3,80; 4,40; 4,23; 4,12; 4,00; 4,00; 3,90; 4,08; 3,98.

Используя полученные данные, определите:

а) степень наследуемости жира в молоке;

б) ожидаемый эффект селекции, если среднее содержание жира в молоке коров стада составляет 3,80 %;

в) предполагаемое содержание жира в молоке у будущего поколения при данном уровне отбора;

г) степень повторяемости содержания жира в молоке коров за смежные лактации.

19. Какой следует установить селекционный дифференциал удоя при отборе молочного скота, если требуется повысить средний удой за три поколения с 3600 до 4500 кг при  $h^2 = 0,30$ ?

20. Определите коэффициент наследуемости удоя, если известно, что средний удой группы лучших коров стада был 4404 кг, а худших — 3380 кг. Продуктивность дочерей, полученных от лучших коров, равнялась 3934, а от группы худших — 3793 кг.

21. Изучение наследуемости хозяйственно-полезных признаков и постоянства их проявления в различные периоды жизни птиц позволило получить следующие данные:

По наследуемости яйценоскости у кур (шт.):

матерей — 175; 205; 195; 210; 175;

дочерей — 195; 175; 185; 210; 185.

По повторяемости яйценоскости у кур:

в возрасте 40 недель — 210; 200; 185; 195; 180;

в возрасте 70 недель — 210; 215; 190; 200; 190.

Используя полученные данные, определите:

а) степень наследуемости яйценоскости у кур;

б) ожидаемый эффект селекции, если средняя яйценоскость в хозяйстве — 170 шт.;

в) предполагаемую яйценоскость кур будущих поколений при данном уровне отбора;

г) степень повторяемости яйценоскости у кур в разные периоды жизни.

## Контрольные вопросы

1. Назовите основные различия между количественными и качественными признаками.

2. Что такое выборочная и генеральная совокупности?

3. Какие генетико-статистические параметры характеризуют фенотипи-

4. Дайте определение понятий «наследственность», «наследов», «наследуемость».
5. Какие коэффициенты используют при определении связи между признаками?
6. Опишите основные методы определения коэффициентов наследственности и повторяемости.
7. Какие статистические величины используют при проведении персонного анализа?
8. Как определяется селекционный дифференциал и какое значение он имеет?
9. Расскажите об эффекте селекции. Какие генетические параметры влияют на него?
10. Что собой представляют коэффициент реализованной наследственности и реализованный селекционный эффект?
11. Что такое интервал между поколениями и как он используется?
12. Что такое интенсивность селекции и как она определяется?
13. Что собой представляет граница отбора или селекционная точка?
14. Как определяют долю животных, отбираемых в племенное ядро?
15. В чем заключается взаимосвязь между наследуемостью и повторяемостью признака?
16. Как прогнозируется эффект селекции за поколение и за один год?

микрореволюции, при этом популяцией можно считать массив животных конкретной породы, разводимой в определенной географической или экологической зоне, или массив стада, включающий несколько тысяч животных. Породы сельскохозяйственных животных являются сложными полигетерозиготными популяциями, отличающимися от панмиктической и природных популяций тем, что они созданы трудом человека и генотипы внутри породы, приведенные в определенную систему, поддерживаются в этом состоянии целенаправленным отбором и подбором.

Учение о популяции впервые сформулировал датский исследователь В. Иогансен (1903). Им же были введены такие термины, как *популяция* и *чистая линия*. В отличие от популяции, *чистая линия* — это потомство одного самоопыляющегося растения. У перекрестноопыляющихся растений чистую линию можно получить при принудительном опылении (инцухте). Чистая линия гомозиготна, хотя гомозиготность относительна, так как могут возникать мутации и перекрестное опыление. У животных нет чистых линий. Инбридинг полностью не обеспечивает гомозиготность.

Изучая изменчивость количественных признаков у самоопылителей, В. Иогансен установил наличие двух типов изменчивости: генетической и ненаследственной. Он пришел к выводу, что следует различать фенотипическую и генетическую изменчивость, и ввел термины «фенотип» и «генотип».

В. Иогансен впервые показал различную эффективность отбора в чистых линиях и популяциях. Он, проводя работу на фасоли, установил, что отбор в популяциях эффективен, а в чистых линиях — нет. Это объясняется тем, что в чистой линии все особи имеют одинаковый генотип, т. е. идентичный набор генов, а наблюдающиеся различия по массе семян обусловлены различными условиями среды. Очень ценным в его работе был вывод о том, что в популяции потомство полностью не наследует признаки родителей, так как отбор проводят по фенотипам, которые генетически не всегда одинаковы. Выводы В. Иогансена имеют большое практическое значение. Они объясняют причину возврата значения признака потомства к средней величине, а также указывают на необходимость оценивать организмы не только по фенотипу, но и по генотипу.

Генетика популяций после В. Иогансена была развита в работах С. С. Четверикова (1926), который показал, что как естественные, так и популяции культурных растений и животных насыщены мутантными генами, что является важным фактором повышения генетической изменчивости популяций, дающей материал для отбора и эволюции ее. В дальнейшем исследованиями по выяснению эволюционной роли генетических закономерностей популяций занимались как советские, так и зарубежные ученые (Р. Фишер, 1930; Н. П. Дубинин, 1934; Д. Холден, 1932; С. Райт, 1932).

В естественных и искусственных условиях разведения животных встречаются разные типы популяций:

1) *генетическая (панмиктическая) популяция*, под которой понимают популяцию, имеющую большую численность особей, свободно спаривающихся между собой, не подвергающихся действию отбора, миграции и мутации. В результате этого генетическая структура популяции не изменяется и может находиться в состоянии равновесия. Панмиктическая популяция в определенной мере является понятием теоретическим, абстрактно-модельным. Такая популяция не существует в конкретных условиях среды, но вскрытые для нее закономерности в определенной мере могут быть перенесены и на конкретные популяции, в которых нарушены условия панмиксии;

2) *гетерогенная популяция* — искусственно созданное стадо на базе разных пород или линий одного вида животных;

3) *«замкнутая» популяция* — группа особей, спаривающихся только между собой (разведение «в себе»). Генофонд подобной популяции определяется относительной чистотой аллелей каждого локуса популяции и называется *аллелотипом*;

4) *исходная популяция* — исходный селекционный материал, с которым ведется целенаправленная племенная работа;

5) *контрольная популяция* — специальное стадо, предназначенное для квалифицированной оценки селекционного прогресса;

6) *идеальная популяция* — реально не существующая популяция, используется как математическая модель для решения вопросов популяционной генетики и теоретической селекции.

Каждая генетическая популяция имеет определенную генетическую структуру и генофонд.

*Генофондом* называют совокупность всех генов, которые имеют члены популяции.

*Генетической структурой популяции* называются соотношения (частоты) доминантного и рецессивного аллелей и частоты гомозиготных AA, aa и гетерозиготных Aa генотипов, определяемых в процентах или долях единицы. Например, генетическая структура популяции может быть записана таким образом: 25 % AA : 50 % Aa : 25 % aa или 0,25 AA : 0,5 Aa : 0,25 aa.

Генетическая структура популяции может изменяться под воздействием скрещивания, отбора, мутаций, миграций, генетико-автоматических процессов, а может оставаться неизменной, т. е. находится в состоянии равновесия. Популяция может иметь равновесие по одним локусам и неравновесное состояние по другим.

## 7.1. Закон Харди — Вайнберга

Закон, характеризующий генетическую структуру панмиктических популяций, сформулирован в 1908 г. одновременно и незави-

симо друг от друга английским математиком Г. Харди и немецким врачом В. Вайнбергом. Они, применив математический анализ, изучали соотношение генотипов (групп крови) в популяциях людей и выявили математическую закономерность постоянства генотипического состава панмиктических популяций.

Если обозначить два аллеля одного локуса через  $A$  и  $a$ , то закономерность в соотношении частот образовавшихся генотипов ( $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ ) в потомстве может быть выражена вероятностями  $p$  и  $q$  появления генотипов по формуле бинома:

$$(P_A + q_a)^2 = P_{AA}^2 + 2P_A \cdot q_a + q_{aa}^2.$$

При этом всегда  $p + q = 1$  и  $p^2 + 2pq + q^2 = 1$ .

Этот теоретический вывод можно выразить с помощью решетки Пеннета (табл. 7.1).

Таблица 7.1

Сочетание гамет отца и матери, определяющих частоту генотипов у потомства по аллелям  $A$  и  $a$

Частота гамет матери с аллелями $A$ и $a$	Частота гамет отца с аллелями $A$ и $a$	
	$P_A$	$q_a$
$P_A$	$P_A P_A = P_{AA}^2$	$P_A q_a$
$q_a$	$P_A q_a$	$q_a q_a = q_{aa}^2$

Из таблицы следует, что частота генотипов у потомства составляет  $P_{AA}^2 + 2P_A q_a + q_{aa}^2$ , что соответствует коэффициентам бинома второй степени  $(p + q)^2$ . Частоты гомозиготных генотипов —  $P_{AA}^2$  и  $q_{aa}^2$ , а гетерозиготного генотипа —  $2P_A q_a$ . Такое соотношение генотипов остается неизменным в ряде поколений до тех пор, пока какая-либо причина (отбор, мутация, миграция и др.) не изменит частоту одного из аллелей, что приведет к нарушению генетической структуры популяции и частоты каждого генотипа.

Например, если в популяции, состоящей из 500 животных, в локусе доминантный аллель  $A$  имел частоту  $P_A$ , равную 0,8, а рецессивный аллель  $a$  —  $q_a = 0,2$ , то согласно формуле Харди — Вайнберга теоретическое соотношение генотипов по данному локусу составит

$$P_{AA}^2 + 2P_A q_a + q_{aa}^2 = 0,8^2 AA + 2 \cdot 0,8A \cdot 0,2a + 0,2^2 aa.$$

Умножая каждый член этого многочлена на число животных ( $n = 500$  голов), получают следующее соотношение животных с разными генотипами:

$$\begin{aligned} 500 \cdot 0,8^2 AA + 500 \cdot 2 \cdot 0,8A \cdot 0,2a + 500 \cdot 0,2^2 aa &= \\ &= 320 AA + 160 Aa + 20 aa. \end{aligned}$$

Если в этой популяции отбор будет направлен на повышение частоты доминантного аллеля  $A$ , в результате чего она достигнет уровня 0,9, а частота аллеля  $a$  снизится до 0,1, то структура популяции изменится и будет следующей:

$$500 \cdot 0,9^2 AA + 500 \cdot 2 \cdot 0,9A \cdot 0,1a + 500 \cdot 0,1^2 aa = \\ = 405AA + 90Aa + 5aa.$$

Если в конкретном стаде частота доминантных аллелей того или иного локуса неизвестна, то ее можно определить по частоте рецессивного генотипа  $aa$ , который легко обнаруживается визуально. Так, если в стаде, где  $n = 500$  (голов), выявлено два альбиносных теленка ( $n_{aa}$ ), то частота генотипа  $aa$  составит  $q_{aa}^2 = \frac{n_{aa}}{n} = \frac{2}{500} = 0,004$ .

Для определения частоты аллеля  $a$  вычисляют корень квадратный из величины  $q_{aa}^2$ , в результате чего получают, что  $q_a = \sqrt{q_{aa}^2} = \sqrt{0,004} \approx 0,063$ . Отсюда частота доминантного аллеля равна  $p_A = 1 - q_a = 1 - 0,063 = 0,937$ , где  $a$  — фактическое число рецессивных гомозиготных генотипов  $n_{aa} = 2$ . Теоретически ожидаемая частота генотипов в соответствии с формулой Харди — Вайнберга составит

$$500 \cdot 0,94^2 AA + 500 \cdot 2 \cdot 0,94A \cdot 0,06a + 500 \cdot 0,06^2 aa = \\ = 441,8AA + 56,4Aa + 1,8aa.$$

Следовательно, если в стаде можно визуально обнаружить животных, имеющих рецессивный генотип  $aa$ , приводящий к слепоте, альбинизму и т. п., то теоретически генетическая структура популяции определяется вышеприведенным расчетом.

Для оперативного расчета концентрации гомозиготных и гетерозиготных генотипов (например,  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ ) в популяциях при изменении концентрации доминантных и рецессивных аллелей ( $A$  и  $a$ ) можно пользоваться данными, приведенными в табл. 7.2.

Таблица 7.2

Изменение в частоте генотипов в популяциях при изменениях концентрации аллелей

Концентрация доминантного аллеля $A$	Частота зигот с генотипами			Концентрация рецессивного аллеля $a$
	$AA$ ( $p^2$ )	$Aa$ ( $2pq$ )	$aa$ ( $q^2$ )	
0,99	0,9801	0,0198	0,0001	0,01
0,95	0,9025	0,0950	0,0025	0,05
0,90	0,8100	0,1800	0,0100	0,10
0,80	0,6400	0,3200	0,0400	0,20
0,70	0,4900	0,4200	0,0900	0,30
0,60	0,3600	0,4800	0,1600	0,40

Концентрация доминантного аллеля $A$	Частота зигот с генотипами			Концентрация рецессивного аллеля $a$
	$AA$ ( $P^2$ )	$Aa$ ( $2pq$ )	$aa$ ( $q^2$ )	
0,50	0,2500	0,5000	0,2500	0,50
0,40	0,1600	0,4800	0,3600	0,60
0,30	0,0900	0,4200	0,4900	0,70
0,20	0,0400	0,3200	0,6400	0,80
0,10	0,0100	0,1800	0,8100	0,90
0,05	0,0025	0,0950	0,9025	0,95
0,01	0,0001	0,0198	0,9801	0,99

При наличии в локусе трех аллелей частоты каждого аллеля при суммировании дают единицу. Например, для трехаллельной системы трансферрина (D, E, H) это составит  $P_D + q_E + Z_H = 1$ . Соотношение генотипов при таком трехаллельном локусе выразится многочленом

$$P_D^2 + q_E^2 + Z_H^2 + 2P_D \cdot q_E + 2P_D \cdot Z_H + 2q_E \cdot Z_H = 1.$$

Закон Харди — Вайнберга может проявляться в чистом виде в следующих случаях:

- 1) если популяция достаточно многочисленна;
- 2) если в ней происходит свободное спаривание особей любого генотипа;
- 3) не происходит удаления генов и введения новых;
- 4) отсутствует влияние отбора;
- 5) не наблюдается мутаций, миграций и случайного дрейфа генов.

Достичь этого в хозяйственных условиях практически невозможно, поэтому весьма трудно соблюдать все требования данного закона, но тем не менее он имеет немаловажное значение в практической селекции.

Закон Харди — Вайнберга позволяет определить количество и соотношение некоторых генов в конкретном стаде, прогнозировать направление изменения свойств популяции при изменении соотношения генотипов в результате целенаправленного отбора или скрещивания.

## 7.2. Генное равновесие и стабилизирующее скрещивание

На панмиксию (возможность свободного скрещивания) могут оказывать влияние отбор, миграция и мутационный процесс.

После этого сопоставляют фактическое (Ф) и теоретическое (Т) число овец по каждому генотипу и вычисляют хи-квадрат. Затем с учетом числа степеней свободы определяют достоверность сделанного вывода.

Выявлено три генотипа овец. Поэтому частоты аллелей можно определить не по формуле Харди — Вайнберга, а по формуле максимального правдоподобия Р. Фишера. Используя эту формулу, можно легко подсчитать фактическое число аллелей в генотипах, так как фенотипы АА и Аа четко различаются между собой. Общее число аллелей локуса в данной популяции равно  $2n = 2 \cdot 500 = 1000$ . Частоту аллеля (А) определяют по формуле

$$P_A = \frac{2n_{AA} + n_{Aa}}{2n} = \frac{2 \cdot 280 + 200}{2 \cdot 500} = 0,76,$$

отсюда частота  $q_a = 1 - P_A = 1 - 0,76 = 0,24$ .

Теоретически ожидаемое число овец по формуле Харди — Вайнберга составит:

для генотипа АА:  $nP_{AA}^2 = 500 \cdot 0,76^2 = 500 \cdot 0,5776 = 288,8$  голов;

для генотипа аа:  $nq_{aa}^2 = 500 \cdot 0,24^2 = 500 \cdot 0,0576 = 28,8$  голов;

для генотипа Аа:  $n \cdot 2P_Aq_a = 500 \cdot 2 \cdot 0,76 \cdot 0,24 = 182,4$  головы.

Сопоставление фактически полученных данных с теоретически ожидаемым числом овец вычисляют с помощью показателя хи-квадрат, исходя из формулы  $\chi^2 = \sum \frac{(\Phi - T)^2}{T}$ . Расчет дает следующее:

Генотипы	АА	Аа	аа	n
Фактические (Ф)	280	200	20	500
Теоретические (Т)	288,8	182,4	28,8	500
(Ф - Т) <sup>2</sup>	-8,8 <sup>2</sup> = 77,44	17,6 <sup>2</sup> = 309,76	-8,8 <sup>2</sup> = 77,44	—
(Ф - Т) <sup>2</sup> /Т	77,44/288,8 = = 0,268	309,76/182,4 = = 1,698	77,44/28,8 = = 2,69	—

Суммируя полученные данные по каждому генотипу, получают величину хи-квадрата (0,268 + 1,698 + 2,69 = 4,66). Число степеней свободы (V) для такого примера составляет число генотипов минус число аллелей, т. е.  $V = 3 - 2 = 1$ . Из таблицы значений хи-квадрата находят его теоретическую величину. При  $V = 1$  хи-квадрат равен 10,8 (табл. 7.3).

Таблица 7.3

Стандартные значения критерия  $\chi^2$  при разных уровнях вероятности

Число степеней свободы (V)	Уровень вероятности (P)			Число степеней свободы (V)	Уровень вероятности (P)		
	0,95	0,99	0,999		0,95	0,99	0,999
1	3,8	6,6	10,8	16	46,3	32,0	39,3
2	6,0	9,2	13,8	17	27,6	33,4	40,8
3	7,8	11,3	16,3	18	28,9	34,8	42,3
4	9,5	13,3	18,5	19	30,1	36,2	43,8

Число степеней свободы (V)	Уровень вероятности (P)			Число степеней свободы (V)	Уровень вероятности (P)		
	0,95	0,99	0,999		0,95	0,99	0,999
5	11,1	15,1	20,5	20	31,4	37,6	45,3
6	12,6	16,8	22,5	25	37,7	44,3	52,6
7	14,1	18,5	24,3	30	43,8	50,9	59,7
8	15,5	20,1	26,1	40	55,8	63,7	73,4
9	16,9	21,7	27,9	50	67,5	76,2	86,7
10	18,3	23,2	29,6	60	79,1	88,4	99,6
11	19,7	24,7	31,3	70	90,5	100,4	112,3
12	21,0	26,2	32,9	75	96,2	106,4	118,5
13	22,4	27,7	34,5	80	101,9	112,3	124,8
14	23,7	29,1	36,1	90	113,1	124,1	137,1
15	25,0	30,6	37,7	100	124,3	135,8	149,4

Так как фактическое значение хи-квадрата (4,71) меньше таблического (10,8), то можно сделать вывод, что в данной популяции достоверно сохраняется генное равновесие в локусе, обуславливающем форму ушной раковины овец.

Метод хи-квадрат для выявления нарушения генного равновесия в популяции удобен, если сопоставляемые признаки наследуются кодоминантно, при этом в фенотипе проявляются оба аллеля локуса. В этом случае частоту каждого фенотипа легко выявить визуально.

### 7.3. Основные факторы, влияющие на генетическую структуру популяции

На генетическую структуру популяции оказывают влияние мутационный процесс, отбор (естественный или искусственный), случайный дрейф генов (генетико-автоматический процесс), миграции особей, скрещивание (межпородное, межвидовое) и инбридинг.

**Мутации.** Мутационный процесс (естественный или искусственный) усиливает изменчивость особей в популяции. Действие мутаций на организм может быть нейтральным, вредным или полезным. В естественных популяциях значительно распространены рецессивные мутации. В гомозиготном состоянии они чаще всего приводят к гибели организмов, в гетерозиготном состоянии служат резервом скрытой наследственной изменчивости. В популяциях сельскохозяйственных животных тоже имеется большой запас скрытых мутаций. Многие из них, так называемые полезные, используются в се-

лекции. Мутации могут быть генной природы, типа хромосомных aberrаций и геномные.

Судьба генных и хромосомных мутаций зависит от влияния отбора, силы его давления и направления. В популяциях, подвергающихся искусственному отбору, мутационный процесс может усиливаться и закрепляться направленным отбором, проводимым человеком. В результате появляются новые морфологические особенности у животных данного вида, которые человек закрепляет селекцией, формируя породы или породные группы.

**Генетический груз.** Наличие и распространение в популяции скрытых рецессивных генов называется *генетическим грузом*. С одной стороны, генетический груз является скрытым источником генетической изменчивости, а с другой — он ухудшает приспособленность популяции в результате действия вредных аллелей и снижения жизнеспособности и плодовитости особей.

Ф. Г. Добржанский (1965) предложил понимать под генетическим грузом отклонение признака (жизнеспособности, плодовитости и др.) от адаптивной нормы на две сигмы в сторону уменьшения ( $-2\sigma$ ), принимая за адаптивную норму приспособленность гетерозигот ( $Aa$ ). Согласно Крау (1958), оптимальной нормой развития признака у особей популяции следует считать величину, отклоняющуюся от среднего уровня признака гетерозиготных особей на  $\pm 2\sigma$ .

Например, для какой-то популяции крупного рогатого скота средняя живая масса теленка при рождении составляет 30 кг, а стандартное отклонение ( $\sigma$ ) этого показателя равно 4 кг, тогда адаптивная норма живой массы новорожденного будет находиться в границах

$$\bar{x} + 2\sigma = 30 + 2 \cdot 4 = 38 \text{ кг и } \bar{x} - 2\sigma = 30 - 2 \cdot 4 = 22 \text{ кг.}$$

Действительно, часто при живой массе новорожденного ниже 22 кг ухудшается его жизнеспособность, при массе же плода выше 38 кг наблюдаются неблагоприятные роды и гибель матери, а также плода. Следовательно, живую массу от 22 до 38 кг можно считать оптимально адаптивной нормой для новорожденного теленка данного стада (породы).

Различают три типа генетического груза: мутационный, сбалансированный и переходный.

*Мутационный груз* возникает при мутировании доминантного аллеля  $A$  в рецессивный аллель  $a$ , т. е.  $A \rightarrow a$ . Чем чаще происходит такой процесс, тем больше насыщается популяция аллелем  $a$ . Отбор противостоит насыщению популяции рецессивными аллелями, устраняя их через гомозиготные генотипы  $aa$  как менее приспособленные.

Общий генетический груз создается суммарным действием генетических грузов отдельных локусов.

*Сбалансированный генетический груз* обусловлен действием уравновешивающего отбора, который устраняет гомозиготные генотипы  $aa$ , но поддерживает в популяции присутствие аллеля  $a$  в результате более высокой жизнеспособности гетерозиготных особей  $Aa$ , т. е. когда имеет место сверхдоминирование ( $Aa > AA$ ). У гетерозиготных особей в генотипе имеются аллели  $A$  и  $a$ , при этом возможность приспособления к среде расширяется, что положительно влияет на жизнеспособность организмов.

*Переходный (субституционный) генетический груз* обусловлен тем, что адаптивный аллель может утрачивать свои свойства в определенных условиях, а действие нового аллеля еще не достигло адаптивного уровня. Тогда генетический груз создается за счет присутствия исходного аллеля.

**Отбор.** Наибольшее влияние на изменение генетической структуры популяции оказывают естественный и искусственный отбор, в результате действия которых изменяются частоты аллелей и генотипов и происходит нарушение генного равновесия. Естественный отбор обусловлен влиянием разнообразных факторов внешней среды на отдельные организмы и всю популяцию. Он способствует повышению приспособленности организмов к различным условиям жизни. Компонентами приспособленности являются показатели выживаемости, плодовитости, скорости развития, эффективности спаривания, продолжительности репродуктивного возраста.

Искусственный отбор осуществляет человек, изменяя условия кормления и содержания, устраняя нежелательных особей или вводя в популяцию необходимых в селекции индивидуумов.

В современном понятии *отбор* — это сохранение более приспособленных к определенным жизненным условиям и технологии производства особей или выбор человеком особей, соответствующих его требованиям и устранение менее приспособленных, худших экземпляров.

Изменение структуры популяции под действием отбора зависит от типа наследования (доминирование, неполное доминирование, рецессивность, сверхдоминирование), пенетрантности гена, типа отбора (естественный, искусственный).

Отбор может способствовать сохранению в популяции особей с определенными аллелями (отбор в пользу аллеля) или, наоборот, вызывать их устранение (отбор против аллеля). При направленности отбора в пользу доминантных аллелей, имеющих приспособительную ценность, в популяции быстро повышается концентрация доминантных аллелей ( $A$ ) и существенно увеличивается доля гомозиготных генотипов ( $AA$ ). При этом гетерозиготы сохраняются. Концентрация рецессивных генотипов ( $aa$ ) снижается. Если доми-

нантный аллель  $A$  летален, то отбор будет направлен против этого аллеля и устраняет из популяции особей с этим аллелем уже в первом же поколении. Если доминантный ген имеет полудетальное действие или неполную пенетрантность, то он устраняется отбором постепенно на протяжении ряда поколений.

Рецессивные аллели ( $a$ ), возникающие в результате мутации, чаще находятся в гетерозиготном ( $Aa$ ) состоянии (в скрытом) и реже в виде гомозиготных рецессивных генотипов ( $aa$ ). Отбором быстрее устраняются генотипы ( $aa$ ), а частота гетерозигот при этом повышается и, следовательно, повышается источник рецессивных аллелей, которые будут постоянно выщепляться в последующих поколениях, что переводит их в гомозиготы ( $aa$ ). Поэтому отбор рецессивных аллелей проходит менее эффективно, чем доминантных и осуществляется в течение многих поколений. Рассмотрим эту ситуацию на численном примере.

**Пример 7.2.** Имеется стадо животных следующей генетической структуры:  $0,36AA + 0,48Aa + 0,16aa$ . Требуется определить, к чему приведет отбор против рецессивного гена, если из воспроизводства будет исключены все рецессивные гомозиготы в каждом поколении, начиная с родительских исходных форм.

*Решение*

В исходной популяции частота рецессивного гена равна  $0,4$ ; доминантного —  $0,6$ . После выбраковки рецессивов исходной популяции необходимо пересчитать соотношение в популяции доминантного гомо- и гетерозигот:  $0,36AA + 0,48Aa$ :

$$AA = \frac{0,36}{0,36 + 0,48} = \frac{0,36}{0,84} = 0,43; Aa = \frac{0,48}{0,36 + 0,48} = \frac{0,48}{0,84} = 0,57.$$

Таким образом, структура исходной популяции после выбраковки рецессивов будет  $0,43AA + 0,57Aa$ . Чтобы получить генетическую структуру популяции следующего поколения, необходимо определить частоты гамет с аллелями ( $A$ ) и ( $a$ ). Генотип  $AA$  продуцирует гаметы одного типа ( $A$ ), и их частота будет равна частоте генотипа  $AA$  —  $0,43$ . Генотип  $Aa$  продуцирует два типа гамет, половину гамет ( $A$ ) и половину ( $a$ ). Исходя из этого, частота гамет с аллелем ( $A$ ) будет равна  $P_A = 0,43 + 0,5 \cdot 0,57 = 0,715$ , а частота рецессивного аллеля  $q_a = 0,5 \cdot 0,57 = 0,285$ .

Зная частоту аллелей ( $A$ ) и ( $a$ ), можно определить структуру популяции в первом поколении ( $F_1$ ):

$\begin{matrix} \nearrow \\ \searrow \end{matrix}$	$\sigma$	$P_A = 0,715$	$q_a = 0,285$
$P_A = 0,715$		$P_A^2 = 0,511$	$P_A q_a = 0,204$
$q_a = 0,285$		$P_A q_a = 0,204$	$q_a^2 = 0,081$

Выбракуем рецессивов и повторим расчеты, аналогичные рассмотренным ранее:

$$AA = \frac{0,511}{0,511 + 0,408} = \frac{0,511}{0,919} = 0,556; Aa = \frac{0,408}{0,511 + 0,408} = \frac{0,408}{0,919} = 0,444.$$

хромосом, которая создает гетерозиготное состояние в результате соединения разных хромосом в один агрегат. Численность животных с таким хромосомным дефектом в популяции уменьшается под действием естественного отбора. В последние годы в селекционную практику включают тестирование животных по кариотипу. В этом случае селекционер может направленно устранять из племенной части популяции животных с различного рода хромосомными аномалиями, которые создают в клетках состояние гетерозиготности.

**Частотно-зависимый отбор.** В природных и контролируемых человеком популяциях некоторые фенотипы встречаются редко, что создает для них некоторые преимущества, в частности для размножения. Формирование редких фенотипов зависит от частоты гена, следовательно, при низкой частоте создается преимущество для появления редких фенотипов и повышения их приспособленности. При высокой частоте того же аллеля отбор действует против этого аллеля и это сопровождается снижением приспособленности. Следовательно, воздействие отбора на аллели, характеризующие низкую и высокую частотой, приводит к сбалансированному полиморфизму, при котором наступает устойчивое равновесие и перестает проявляться гетерозис. Выраженная таким образом зависимость получила название *частотно-зависимого отбора*.

Частотно-зависимый отбор часто наблюдается в природных популяциях, однако может иметь практическое значение в селекции животных. Например, если требуется повысить частоту желательного фенотипа, то в условиях искусственного отбора можно повлиять на повышение редкого аллеля, определяющего этот фенотип, создавая благоприятные условия среды. Повышение частоты аллеля будет сопровождаться повышением приспособленности животных — носителей нужного аллеля. Следовательно, этим путем можно увеличить число животных, обладающих более высокой приспособленностью, т. е. повышенной выживаемостью и более интенсивным размножением, что соответствует целям селекции. В природных популяциях частотно-зависимый половой отбор проявляется в том, что особи (самцы) с редкими фенотипами предпочтительнее при спаривании, чем самцы с распространенным фенотипом. При частотно-зависимом отборе приспособленность является функцией частот аллелей.

**Тип отбора.** На генетическую структуру популяции наибольшее влияние оказывает тип отбора. Различают стабилизирующий, направленный (методический), дизруптивный (разрывающий), дивергентный, технологический, косвенный.

**Стабилизирующий отбор** сохраняет в ряде поколений наиболее приспособленных членов модального класса и устраняет крайние их варианты (с минимальным и максимальным значением фенотипа) как менее приспособленные. При этом происходит стабилизация генотипической структуры популяции, а частота генов близ-

ка к равновесному состоянию, уменьшается размах изменчивости и признак приближается к средней величине. Устранение из популяции особей из крайних классов варьирования происходит под воздействием естественного отбора, особенно при неблагоприятных для жизнедеятельности условиях среды. Например, в экстремальных условиях Севера естественный отбор исключает из популяции как мелких, слабых, так и очень крупных животных, которым трудно зимой обеспечить себя необходимым количеством корма.

Для популяций сельскохозяйственных животных стабилизирующий отбор имеет меньшее значение, так как чаще всего человек устраняет из популяции животных, имеющих величину признака меньше, чем его средняя величина, но оставляет средних и превышающих средний уровень.

*Направленный (методический) отбор* находит широкое применение в животноводстве, так как он обеспечивает изменение среднего значения селекционного признака у потомков в желательном для селекционера направлении при одновременном сужении генетической и фенотипической изменчивости. Такой отбор приводит за несколько поколений к значительному сдвигу средней величины признака в максимальную или минимальную сторону, в соответствующую целям селекции. Направленный отбор способствует совершенствованию существующих и выведению новых высокопродуктивных пород, линий и кроссов животных.

*Дизруптивный (разрывающий) отбор* возникает в результате действия разнообразных внешних факторов, на которые генотипы данной популяции реагируют по-разному, в результате популяция распадается на субпопуляции. Часть особей накапливаются в зоне меньших величин варьирующего признака, а другие сосредотачиваются в зоне средних или более высоких величин. Дизруптивный отбор благоприятен для особей с крайней величиной признака, но направлен против промежуточных (ближе к средним) форм. При дизруптивном отборе будут отмечаться две-три модальные вершины вариационной кривой. Такой отбор наблюдается у гибридного потомства при отдаленной гибридизации и у помесей, полученных при межпородном скрещивании.

*Дивергентный отбор* или отбор в двух направлениях применяют, когда необходимо получить животных с противоположным уровнем продуктивности (например, высокой и низкой живой массы). При этом популяция разделяется на популяционные группы, различающиеся между собой по генотипам и фенотипам.

Установлено, что сила отбора проявляется в разной степени, в зависимости от того, ведется ли отбор на усиление или уменьшение признака. Если искусственный отбор направлен на усиление признака, то его эффект меньше, чем если бы он был направлен в сторону уменьшения.

В условиях интенсификации животноводства и перевода этой отрасли на промышленную технологию особое значение приобретает совершенствование животных по приспособленности к новым условиям содержания и эксплуатации. Отбор животных, наилучше приспособленных к таким условиям, называют *технологическим отбором*.

Отбор по признакам, чаще всего морфологическим, не имеющим прямой хозяйственной ценности, но связанным с развитием других желательных хозяйственно-полезных качеств животных, называют *косвенным отбором*. Такой отбор основывается на законе корреляции или соотносительной изменчивости. Например, установлена положительная связь между глубиной молочных колодцев и удо-ем у коров; между молочностью коровы и длиной грудной клетки, шириной между ребрами, углом между ребрами и позвоночником; между длиной кля и мясными качествами кур и индеек и др.

*Дрейф генов (генетико-автоматический процесс)* наблюдается в изолированных популяциях при ограниченной численности ее членов, что связано с изменением частот генов под влиянием случайных причин. Вследствие этих причин частоты аллелей могут или повышаться, или понижаться. Колебание частот в результате случайного дрейфа генов находится в границах тройной статистической ошибки ( $\pm 3m$ ). Чем меньше численность популяции, тем больше колебания частот аллелей в поколениях. В силу этого происходит отклонение частот фактических генотипов от их теоретической частоты, вытекающей из формулы Харди — Вайнберга, т. е. наблюдается нарушение генного равновесия.

В популяциях, где число особей больше 500, случайный дрейф генов не оказывает влияния на изменение частот, но при меньшей численности особей происходит изменение частот под действием дрейфа генов. Случайный дрейф генов в малых популяциях может привести даже к полной утрате одного аллеля и довести локус до мономорфного состояния по другому аллелю.

Генетико-автоматический процесс приобретает большое значение при разведении сельскохозяйственных животных в замкнутых и малочисленных породах и стадах. Это особенно важно, если в популяции присутствует или возникает неблагоприятный аллель, так как несмотря на выбраковку таких животных, частота данного аллеля быстро возрастает, выщепляясь из гетерозиготных генотипов. Повышение гомозиготности в малых популяциях часто сопровождается вынужденным инбридингом, что еще больше усиливает действие случайного дрейфа генов и увеличивает гомозиготность и мономорфизм в малых популяциях. Поэтому при проведении селекционной работы в малых популяциях возможность отрицательного влияния дрейфа генов должно быть учтено в селекции.

*Миграция особей.* В природных популяциях, а также при разведении сельскохозяйственных животных может происходить миграция особей, т. е. переход особей из одной популяции в другую. Это вызывает усреднение концентрации аллелей, а скорость этого процесса прямо пропорциональна численности мигрирующих особей. С влиянием такого процесса селекционер особенно часто встречается в современном животноводстве, когда распространен перевоз животных из популяции одной страны (или стада) в популяцию другой в целях ускоренного совершенствования исходной породы путем скрещивания с производителями улучшающей породы.

**Пример 7.3.** В качестве примера изменения частоты генов под влиянием ввода в популяцию (или вывода из нее) особей из другой популяции предположим, что в стаде коров бестужевской породы, насчитывающем 5000 особей, структура генотипов и частота аллелей следующая: особей с генотипом  $AA$  — 2000 голов, с генотипом  $Aa$  — 2500, с генотипом  $aa$  — 500; частота аллеля  $A$  равна  $P_A = \frac{2n_{AA} + n_{Aa}}{2N} = \frac{2 \cdot 2000 + 2500}{2 \cdot 5000} = 0,65$ , частота аллеля  $a$   $q_a = 1 - P_A = 1 - 0,65 = 0,35$ .

В основное стадо ввели 3000 коров, из которых генотип  $AA$  был у 1250 голов, генотип  $Aa$  — у 500, генотип  $aa$  — у 1250 голов. Следовательно, частота аллеля  $A$  введенных коров равна 0,50, частота аллеля  $a$  — 0,50. Таким образом, в смешанной популяции произошли изменения по генотипам и частотам аллелей  $A$  и  $a$ . Соотношение генотипов в смешанной популяции:  $3250AA + 3000Aa + 1750aa$ . Частота аллеля  $A$  составила 0,59 вместо 0,65 в основном стаде коров, частота аллеля  $a$  — 0,41 вместо прежних 0,35.

Влияние миграции особей на генную частоту популяции можно определить, используя формулу

$$q_1 = tq_m + (1 - t)q_0 = t(q_m - q_0) + q_0,$$

где  $q_1$  — частота аллеля ( $a$ ) в смешанной популяции;  $q_m$  — частота аллеля ( $a$ ) в группе особей, вводимых в исходную (основную) популяцию;  $q_0$  — частота аллеля ( $a$ ) в исходной популяции;  $t$  — доля вновь вводимых особей по отношению к их общему поголовью вместе с особями исходной популяции.

**Скрещивание.** Любое скрещивание (вводное, поглотительное, воспроизводительное, переменное) способствует образованию гетерозиготных генотипов и включению в популяцию новых аллелей и генотипов; при этом происходит изменение частот аллелей, меняется структура генотипов и их соотношение, утрачивается генное равновесие, повышается комбинативная изменчивость, особенно при скрещивании контрастных между собой пород и при межвидовом скрещивании. Возникают новые свойства и признаки, которые сохраняются человеком в процессе селекции.

Скрещивание приводит к гетерозиготности, при которой проявляется гетерозис в первом поколении помесей или гибридов. Гетерозиготность помесей и гибридов первого поколения способствует повышению продуктивности и жизнеспособности. При разведении помесей сила гетерозиготного эффекта в поколениях может снижаться, так как в популяции может уменьшаться доля гетерозигот и увеличиваться численность гомозиготных организмов. Поэтому для его сохранения в неплеменных хозяйствах применяют переменное скрещивание помесей поочередно, то с одной, то с другой ценной породой, что в ряде поколений может удерживать определенный уровень гетерозиготности.

Влияние скрещивания на генетическую структуру можно проследить по изменению частот генотипов и аллелей, сравнивая эти показатели между животными исходной группы и последующих поколений. Например, при поглотительном скрещивании, когда помесных самок каждого поколения спаривают с производителями улучшающей породы, концентрация генов этой породы у помесей увеличивается, а частота генов улучшаемой породы уменьшается. С генетической точки зрения поглотительное скрещивание обеспечивает замещение большинства генов местной породы (улучшаемой) генами более ценной улучшающей породы.

**Пример 7.4.** В Ульяновской области много лет используется поглотительное скрещивание между животными бестужевской и голштинской пород. Эти породы различаются по частоте аллелей и генотипов. Рассмотрим схему этого скрещивания на примере одной пары аллелей. Допустим, в популяции бестужевского скота частота гена  $P_A = 0,3$ ;  $q_a = 0,7$ , у голштинов  $P_A = 0,8$ ;  $q_a = 0,2$ . Каждая порода с учетом этих частот имеет свою структуру: для бестужевского скота  $0,09AA + 0,42Aa + 0,49aa$ ; для голштинской породы  $0,64AA + 0,32Aa + 0,04aa$ . При скрещивании этих пород в  $F_1$  возникает новая структура популяции:  $0,24AA + 0,62Aa + 0,14aa$ . Резко возросла гетерозиготность.

Далее продолжается скрещивание помесей с быками голштинской породы (частоты  $P_A = 0,8$  и  $q_a = 0,2$ ). Помеси дадут гаметы  $0,24A + 0,31A = 0,55A$  и  $0,45a$ . В  $F_2$  появится новая структура популяции:  $0,44AA + 0,47Aa + 0,09aa$ :

$\varnothing (F_1)$ \ $\sigma (\sigma)$	$P_A = 0,8$	$q_a = 0,2$
$P_A = 0,55$	$P_A^2 = 0,44$	$P_A q_a = 0,11$
$q_a = 0,45$	$P_A q_a = 0,36$	$q_a^2 = 0,09$

При дальнейшем скрещивании помесей с быками голштинской породы к четвертому-пятому поколению структура популяции приблизится к генетической структуре голштинского скота. Более глубокое поглотительное скрещивание не рекомендуется, чтобы не снизить адаптивных особенностей улучшаемой породы.

Родственное скрещивание (инбридинг) изменяет генетическую структуру популяций, увеличивая долю гомозиготных (AA) и (aa), и снижая долю гетерозиготных (Aa) генотипов. Соотношение частот генотипов у потомства уже не будет выражаться уравнением Харди — Вайнберга  $P_A^2 + 2P_Aq_a + q_{aa}^2 = 1$ . Для определения частоты генотипов при инбридинге в формулу Харди — Вайнберга вводится показатель величины инбридинга, выраженный с помощью коэффициента инбридинга  $F$ . Если инбридинг повторяется в ряде поколений, то коэффициент инбридинга увеличивается, при этом доля гетерозиготных генотипов в инбридированных поколениях уменьшается. С. Райт предложил для расчета частоты генотипов использовать следующую формулу:

$$\underbrace{(p^2 + F \cdot pq)}_{AA} : \underbrace{(2pq - F \cdot 2pq)}_{Aa} : \underbrace{(q^2 + F \cdot pq)}_{aa}$$

**Пример 7.5.** Предположим, что в группе кроликов частота доминантного аллеля дикой окраски ( $P_A$ ) составляла 0,7, а рецессивного ( $q_a$ ) аллеля (альбинизм) — 0,3.

Коэффициент инбридинга ( $F$ ) будет равен 0,25, т. е. имело место спаривание отца с дочерью ( $F = 0,5^{2-1-1} = 0,25$ ). В результате инбридинга в потомстве 1-го поколения соотношение генотипов и частота аллелей изменятся и будут иметь следующие значения.

*Исходное родительское поколение*

Гомозиготы:  $P_A = 0,7$ ;  $P_A^2 = 0,49$ ;  $q_a = 0,3$ ;  $q_{aa}^2 = 0,09$ .

Гетерозиготы:  $2P_Aq_a = 2 \cdot 0,7 \cdot 0,3 = 0,420$ .

Соотношение генотипов родительских форм составит  $0,49AA + 0,42Aa + 0,09aa = 1$ .

*Поколение инбридированных потомков*

Гомозиготы:  $P_{AA}^2 + P_Aq_aF = 0,49 + 0,7 \cdot 0,3 \cdot 0,25 = 0,49 + 0,025 = 0,5425$ ;  $q_{aa}^2 + P_Aq_aF = 0,09 + 0,7 \cdot 0,3 \cdot 0,25 = 0,1425$ .

Гетерозиготы:  $2P_Aq_a - 2P_Aq_aF = 2 \cdot 0,7 \cdot 0,3 - 2 \cdot 0,7 \cdot 0,3 \cdot 0,25 = 0,42 - 0,42 \cdot 0,25 = 0,42 - 0,105 = 0,315$ .

Соотношение генотипов у инбредного потомства равно  $0,5425AA + 0,315Aa + 0,1425aa = 1$ .

Анализ показал, что в результате инбридинга доля гомозиготных генотипов повысилась с 0,58 (0,49 + 0,09) до 0,685 (0,5425 + 0,1425), а доля гетерозиготных генотипов понизилась с 0,420 до 0,315.

В задачу селекционера входит совершенствование всей популяции методами современной генетики, основанными на генетических закономерностях. Селекционер должен ясно представлять степень и роль влияния генетических факторов (мутаций, отбора, случайного дрейфа генов, миграции, метода разведения) на генетическую структуру популяции. При этом необходимо выявлять вредные мутации, появляющиеся в стаде, и генеалогическим анализом устанавливать пути их передачи. Особенно должно учитываться влияние длительного и тесного инбридинга, способствующего по-

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  $a = \frac{n_2}{N}$ .

Те же частоты, выраженные в процентах, составят: частота фенотипа  $A = \frac{n_1 \cdot 100}{N}$ ; частота фенотипа  $a = \frac{n_2 \cdot 100}{N}$ . Эти формулы применяются не только для «идеальной» популяции, но и для любой группы особей.

**Пример 7.6.** В отаре каракульских овец насчитываются 536 особей ширази и 272 особи араби. Требуется вычислить частоты фенотипов ширази и араби.

*Решение*

В данном случае  $n_1 = 536$ ,  $n_2 = 272$ , а  $N = 536 + 272 = 808$ .

Отсюда частоты фенотипов составят:

$$P_{\text{ширази}} = \frac{n_1}{N} = \frac{536}{808} = 0,663 \text{ (66,3 \%)};$$

$$P_{\text{араби}} = \frac{n_2}{N} = \frac{272}{808} = 0,337 \text{ (33,7 \%)}.$$

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.  $0,663 + 0,337 = 1$ .

#### 7.4.2. Вычисление частот генотипов при фенотипическом проявлении гетерозиготности

При наследовании антигенов и в некоторых других случаях кодоминирования и промежуточного наследования гетерозиготы ( $AB$ ) отличаются по фенотипу от гомозигот ( $AA$ ) и гомозигот ( $BB$ ). В таких случаях для вычисления частот генотипов могут быть использованы формулы:

$$\text{частота генотипа } AA = \frac{n_1}{N};$$

$$\text{частота генотипа } BB = \frac{n_2}{N};$$

$$\text{частота генотипа } AB = \frac{n_3}{N},$$

где  $N$  — общее число особей в популяции;  $n_1$  — число особей генотипа  $AA$ ;  $n_2$  — число особей генотипа  $BB$ ;  $n_3$  — число гетерозигот генотипа  $AB$ .

**Пример 7.7.** У крупного рогатого скота шортгорнской породы красная масть доминирует над белой. Гетерозиготы имеют чалую масть. Красная масть обусловлена геном ( $R$ ). В популяции шортгорнского скота имеются 500 красных, 460 чалых и 159 белых коров. Требуется определить частоты красной, чалой и белой мастей.

явлению нежелательных фенотипов, снижению жизнеспособности и воспроизводительной функции. Следует также осуществлять подбор родительских пар, при котором уменьшился бы риск распространения вредных аллелей, причем надо помнить, что даже сто-процентная выбраковка носителей вредных аллелей не может сразу очистить популяцию, так как гетерозиготные организмы будут служить источником их распространения. Очищение популяции от носителей вредных аллелей требует проведения генетико-селекционной работы в ряде поколений.

При селекционной работе надо учитывать и влияние внешних условий на генетическую структуру популяции, так как разные генотипы членов популяции неодинаково реагируют на конкретные факторы среды. Необходимо отбирать для использования тех особей, которые хорошо приспособлены к новой промышленной технологии производства, и закреплять желательные признаки и свойства в поколениях.

#### **7.4. Определение наблюдаемых в популяции частот фенотипов, генотипов и аллелей**

Для характеристики популяций используют такие понятия, как частота аллелей гена, частота генотипа и фенотипа. Для упрощения структуры популяции принято рассматривать не весь генофонд, а одну пару аллелей, например, аллели  $A$  (доминантный) и  $a$  (рецессивный).

Исходя из этого, одним из основных показателей популяции является частота гена, и при анализе обычно оперируют не понятием особь, а частотой (концентрацией) аллеля, так как в популяции имеется определенная связь между частотами аллелей  $A$  и  $a$  и частотой особей с генотипами  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ .

Определение частот генотипов, фенотипов и аллелей зависит от характера признака, его наследования (доминантное, рецессивное, кодоминантное), сложности локуса (двух-, трехаллельный и др.).

##### **7.4.1. Определение частот фенотипов**

Частотой определенного фенотипа в популяции называют относительное количество особей, характеризующихся данным фенотипом. Частота фенотипов может быть вычислена в процентах от общего поголовья группы, стада, породы, которые принимаются за 100 %. В популяционной генетике общее число особей чаще принимают за единицу. В этом случае частота того или другого фенотипа выражается в долях единицы. При отсутствии возможности исследовать всю популяцию обследуют выборку (часть особей) и частоту выражают в процентах или долях от числа особей выборки.

### Решение

Доминантный аллель, вызывающий красную масть у шортторнского скота, —  $R$ , следовательно, его аллель, обуславливающий белую масть, будет  $r$ . Отсюда гетерозиготные особи имеют формулу генотипа  $Rr$ , доминантные гомозиготы —  $RR$ , рецессивные гомозиготы —  $rr$ . Общее количество животных  $N = 500 + 460 + 159 = 1119$ . Долевая частота определенного признака  $P$  выражается отношением особей, имеющих данный признак ( $n$ ), к общему количеству всех особей  $N$ .

Допустим,  $RR = n_1$ ;  $rr = n_2$ ;  $Rr = n_3$ . В результате имеем:

$$\text{частота красной масти (генотип } RR): P = \frac{500}{1119} = 0,447 \text{ (44,7 \%);}$$

$$\text{частота белой масти (генотип } rr): P = \frac{159}{1119} = 0,142 \text{ (14,2 \%);}$$

$$\text{частота чалой масти (генотип } Rr): P = \frac{460}{1119} = 0,411 \text{ (41,1 \%).}$$

Сумма частот должна быть равна единице. Это подтверждается проверкой:  $0,447 + 0,142 + 0,411 = 1$ .

**Пример 7.8.** У свиней антигены  $G^a$  и  $G^b$ , связанные с аллелями  $G^a$  и  $G^b$  двухаллельной системы, наследуются кодоминантно. 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  $G^a/G^a$ ), у остальных 111 особей найдены оба антигена (генотип  $G^a/G^b$ ). Требуется определить частоты генотипов свиней системы  $G$ .

### Решение

Для вычисления частот генотипов системы  $G$  в исследованной группе свиней используют приведенные выше формулы. В результате имеем:

$$\text{частота генотипа } G^a/G^a = \frac{n_1}{N} = \frac{15}{300} = 0,05 \text{ (или 5 \%);}$$

$$\text{частота генотипа } G^b/G^b = \frac{n_2}{N} = \frac{17}{300} = 0,058 \text{ (или 5,8 \%);}$$

$$\text{частота генотипа } G^a/G^b = \frac{n_3}{N} = \frac{111}{300} = 0,37 \text{ (или 37 \%).}$$

### 7.4.3. Вычисление частот аллелей по данным о частотах генотипов

Зная частоты генотипов в популяции (или в группе животных), можно установить частоты аллелей.

**Пример 7.9.** Церулоплазмин ( $Cp$ ) — белок сыворотки крови, участвующий в обмене меди в организме. В стаде крупного рогатого скота чернопестрой породы выявлено следующее распределение генотипов:  $Cp^A/Cp^A$  — 432 коровы,  $Cp^B/Cp^B$  — 237 и  $Cp^A/Cp^B$  — 644 коровы. Требуется определить частоту аллелей  $A$  и  $B$ .

### Решение

В данном примере признак имеет кодоминантное наследование в двухаллельной системе. Частоты генотипов церулоплазмينا определяются по общей формуле  $P = \frac{n}{N}$ . Общее число животных:  $N = 432 + 237 + 644 =$

$= 1313$ ;  $n_1$  — число гомозигот  $Cp^A/Cp^A$ ;  $n_2$  — число гомозигот  $Cp^B/Cp^B$ ;  $n_3$  — число гетерозигот  $Cp^A/Cp^B$ . Имеем:

$$\text{частота } Cp^A/Cp^A = \frac{n_1}{N} = \frac{432}{1313} = 0,329 \text{ (32,9 \%)};$$

$$\text{частота } Cp^B/Cp^B = \frac{n_2}{N} = \frac{237}{1313} = 0,181 \text{ (18,1 \%)};$$

$$\text{частота } Cp^A/Cp^B = \frac{n_3}{N} = \frac{644}{1313} = 0,490 \text{ (49,0 \%)}.$$

Зная частоты генотипов в популяции, можно установить частоту генов (аллелей):

$$P_A = \frac{2n_1 + n_3}{2N}; \quad P_B = \frac{2n_2 + n_3}{2N},$$

где  $P_A$  — частота аллеля  $A$ ;  $P_B$  — частота аллеля  $B$ . Имеем:

$$P_A = \frac{2 \cdot 432 + 644}{2 \cdot 1313} = \frac{1508}{2626} = 0,574,$$

$$P_B = \frac{2 \cdot 237 + 644}{2 \cdot 1313} = \frac{1118}{2626} = 0,426.$$

Проверяем, что сумма частот аллелей  $A$  и  $B$  равняется единице:  $P_A + P_B = 0,574 + 0,426 = 1$ .

**Пример 7.10.** Предположим, что из 2400 кур птицефермы у 864 оперенные черные (генотип  $BB$ ), у 384 — белые (генотип  $bb$ ) и у 1152 кур — голубые (генотип  $Bb$ ). Требуется вычислить частоты аллелей  $B$  и  $b$ .

*Решение*

Используя соответствующие формулы, находим:

$$\text{частота аллеля } B — P_B = \frac{2 \cdot 864 + 1152}{2 \cdot 2400} = 0,6 \text{ (или 60 \%)};$$

$$\text{частота аллеля } b — q_b = \frac{2 \cdot 384 + 1152}{2 \cdot 2400} = 0,4 \text{ (или 40 \%)}.$$

Правильность вычисления проверяют суммированием частот аллелей ( $p + q = 1$ ). В данном случае  $p + q = 0,6 + 0,4 = 1$ .

**Пример 7.11.** При исследовании крупного рогатого скота чернопестрой породы в стаде выявлено следующее соотношение генотипов животных по локусу трансферрина:  $Tf^A/Tf^A$  — 59 голов,  $Tf^D/Tf^D$  — 111,  $Tf^E/Tf^E$  — 4,  $Tf^A/Tf^D$  — 154,  $Tf^A/Tf^E$  — 10,  $Tf^D/Tf^E$  — 24.

Требуется определить частоту генов  $A$ ,  $D$  и  $E$ , контролирующих локус трансферрина.

*Решение*

В этом примере признак имеет кодоминантное наследование в трехаллельной системе локуса трансферрина. Частоты каждого генотипа при трехаллельной системе локуса вычисляют по формуле  $P = \frac{n}{N}$ , где  $N = 59 + 111 + 4 + 154 + 10 + 24 = 362$ :

$$P_{AA} = \frac{59}{362} = 0,163; \quad P_{DD} = \frac{111}{362} = 0,307; \quad P_{EE} = \frac{4}{362} = 0,011;$$

$$P_{AD} = \frac{154}{362} = 0,425; \quad P_{AE} = \frac{10}{362} = 0,028; \quad P_{DE} = \frac{24}{362} = 0,066.$$

Проверка:  $0,163 + 0,307 + 0,011 + 0,425 + 0,028 + 0,066 = 1$ .

Вычисление частот аллелей производят по следующим формулам:

$$P_A = \frac{2n_1 + n_4 + n_5}{2N}; P_D = \frac{2n_2 + n_4 + n_6}{2N}; P_E = \frac{2n_3 + n_5 + n_6}{2N},$$

где  $n_1, n_2, n_3$  — число гомозиготных особей AA, DD, EE;  $n_4, n_5, n_6$  — число гетерозигот AD, AE, DE. При этом сумма частот трех аллелей должна быть равна 1, т. е.  $p + q + z = 1$ . Определим частоты аллелей локуса трансферрина:

$$P_A = \frac{2 \cdot 59 + 154 + 10}{2 \cdot 362} = \frac{282}{724} = 0,389;$$

$$P_D = \frac{2 \cdot 111 + 154 + 24}{2 \cdot 362} = \frac{400}{724} = 0,553;$$

$$P_E = \frac{2 \cdot 4 + 10 + 24}{2 \cdot 362} = \frac{42}{724} = 0,058;$$

$$p + q + z = 0,389 + 0,553 + 0,058 = 1.$$

Для определения структуры популяции при кодоминантном наследовании в трехаллельной системе используют формулу Бернштейна

$$p^2 + q^2 + z^2 + 2pq + 2pz + 2zq = 1,$$

где  $p, q, z$  — частоты аллелей изучаемого локуса.

Формула Бернштейна позволяет вычислить ожидаемые частоты генотипов при равновесном состоянии популяции. Предположим, что частоты аллелей в популяции составляют:  $pA_1 = 0,6$ ;  $qA_2 = 0,25$ ;  $zA_3 = 0,15$ . Ожидаемые частоты генотипов согласно формуле Бернштейна составят:

$$A_1A_1 = p^2 - 0,6^2 = 0,36;$$

$$A_2A_2 = q^2 - 0,25^2 = 0,0625;$$

$$A_3A_3 = z^2 - 0,15^2 = 0,0225.$$

$$A_1A_2 = 2pq = 2 \cdot 0,6 \cdot 0,25 = 0,3;$$

$$A_1A_3 = 2pz = 2 \cdot 0,6 \cdot 0,15 = 0,18;$$

$$A_2A_3 = 2qz = 2 \cdot 0,25 \cdot 0,15 = 0,075.$$

Проверка подтверждает правильность вычислений:

$$0,36 + 0,0625 + 0,0225 + 0,3 + 0,18 + 0,075 = 1.$$

## 7.5. Равновесие генотипов в популяциях

Как уже отмечалось выше (см. подтему 7.2), генетическое равновесие выражается формулой Харди — Вайнберга. Если в панмик-

тической популяции ген  $A$  встречается с частотой  $p$ , а его аллель  $a$  — с частотой  $q$ , при этом  $p + q = 1$ , то в первом же поколении устанавливается равновесие генотипов  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ , которое сохраняется и в последующих поколениях. Равновесие задается выражением

$$p_{AA}^2 + 2pq_{Aa} + q_{aa}^2,$$

где  $p^2$  — частота доминантных гомозигот;  $q^2$  — частота рецессивных гомозигот;  $2pq$  — частота гетерозигот. В этом выражении коэффициенты при генотипах  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$  отвечают равенству  $p^2 + 2pq + q^2 = 1$ .

Генное равновесие определяется по формуле Харди — Вайнберга

$$p^2 \cdot q^2 = \left( \frac{2pq}{2} \right)^2.$$

Генное равновесие можно выявить также с помощью метода хи-квадрат.

Рассмотрим примеры.

**Пример 7.12.** Группа особей состоит из 90 % гомозигот  $BB$  и 10 % гомозигот  $bb$ . Требуется доказать, что при условии случайного скрещивания и отсутствии отбора в первом же поколении установится равновесие генотипов  $BB$ ,  $Bb$  и  $bb$  согласно закону Харди — Вайнберга.

*Решение*

Частоты аллелей в исходной группе животных  $P_B = 0,9$ ;  $q_b = 0,1$ . 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. Такое же соотношение будет среди яйцеклеток с аллелями  $B$  и  $b$ . Генотипы потомства можно подсчитать с помощью решетки Пеннета:

	♂	$P_B = 0,9$	$q_b = 0,1$
♀	$P_B = 0,9$	$p_{BB}^2 = 0,81$	$P_B q_b = 0,09$
	$q_b = 0,1$	$P_B q_b = 0,09$	$q_b^2 = 0,01$

Согласно данным решетки, у 81 % особей первого поколения будет генотип  $BB$ , 18 % особей окажутся гетерозиготами ( $Bb$ ), а 1 % — рецессивами. Наблюдаемое соотношение генотипов  $0,81BB + 0,18Bb + 0,01bb$  соответствует закону Харди — Вайнберга. Действительно:

частота генотипа  $BB = p^2 = 0,9^2 = 0,81$ ;

частота генотипа  $Bb = 2pq = 2 \cdot 0,9 \cdot 0,1 = 0,18$ ;

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  $b$ , а 1 % особей  $bb$  даст 1 % гамет с алле-

дей в 185 голов было 17 животных с носовым кровоточением, которые погибли во время скачек. Требуется определить частоту носового кровотоечения, частоты доминантного ( $F$ ) и рецессивного ( $f$ ) аллелей. Какова частота гетерозиготных лошадей — носителей гена носового кровотоечения? Какова вероятность появления лошадей с носовым кровотоением в следующем поколении при случайном спаривании фенотипически здоровых животных? Сохраняется ли в популяции гениое равновесие после элиминации животных с генотипом  $ff$ ?

*Решение*

Формула Харди — Вайнберга позволяет вычислить частоты генотипов и в тех случаях, когда доминантные гомозиготы  $FF$  фенотипически не отличаются от гетерозигот  $Ff$ . Больные животные с носовым кровотоением имеют генотип  $ff$ , здоровые —  $FF$  и  $Ff$ .

Частота животных с носовым кровотоением составляет

$$P_{ff} = \frac{n}{N} = \frac{17}{185} = 0,091.$$

В формуле Харди — Вайнберга частота рецессивных гомозигот  $ff$  равна  $q^2$ . В данном примере  $q^2 = P_{ff} = 0,091$ . Извлечение из этой величины квадратного корня даст частоту рецессивного аллеля  $f$ :  $q_f = \sqrt{0,091} = 0,301$ . Зная, что  $p + q = 1$ , можно вычислить частоту аллеля  $F$ :  $P_f = 1 - q_f = 1 - 0,301 = 0,699$ . Пользуясь формулой  $p_{AA}^2 + 2pq_{Aa} + q_{aa}^2 = 1$ , можно вычислить частоты генотипов:

$$FF = p^2 = 0,699^2 = 0,488 \text{ (48,8 \%)};$$

$$Ff = 2pq = 2 \cdot 0,699 \cdot 0,301 = 0,421 \text{ (42,1 \%)};$$

$$ff = q^2 = 0,301^2 = 0,091 \text{ (9,1 \%)}.$$

Частоты животных с генотипом  $ff$ , вычисленные по формулам  $P = n/N$  и Харди — Вайнберга, одинаковы. Количество гомозиготных животных  $FF$  составляет

$$n_1 = 0,488 \cdot 185 = 90 \text{ голов.}$$

В связи с элиминацией больных животных с генотипом  $ff$  ( $n_2 = 0$ ) произойдет изменение частоты генов  $F$  и  $f$  в рассматриваемой популяции.

Число гетерозиготных животных  $Ff$  — носителей гена  $f$  среди исследуемого поголовья составляет  $n_3 = 0,421 \cdot 185 = 78$  голов (или  $n_3 = 185 - (90 + 0) = 95$ ).

Частоты при изменении состава генов определяются по формулам

$$P_f = \frac{2n_1 + n_3}{2N}, \quad q_f = \frac{2n_2 + n_3}{2N}.$$

$$P_f = \frac{2 \cdot 90 + 78}{2 \cdot 185} = \frac{258}{370} = 0,767 \text{ (76,6 \%)};$$

$$q_f = \frac{2 \cdot 0 + 78}{2 \cdot 185} = \frac{78}{370} = 0,233 \text{ (23,3 \%)}.$$

$P_i = 0,767$	$q_j = 0,233$
$P_f = 0,767$	$P_f q_j = 0,179$
$q_j = 0,233$	$q_j^2 = 0,054$

Вероятность появления животных с генотипом  $ff$  составляет 0,054, или 5,4 %, на 3,7 % меньше, чем в предыдущем поколении. Ожидаемые генотипы  $FF$  составляют 58,8 %, гетерозиготы — 35,8 % (на 6,3 % меньше, чем в предыдущем поколении). Состояние популяции по формуле Харди — Вайнберга показывает генное равновесие:

$$p^2 \cdot q^2 = 0,044; \left( \frac{2Pq}{2} \right)^2 = 0,044.$$

**Пример 7.14.** При обследовании 1000 коров джерсейской породы выявлены различные типы гемоглобина. В стаде оказалось 700 особей с гемоглобином типа  $AA$ , 250 — с гемоглобином  $AB$  и 50 особей  $BB$ . Следует определить методом хи-квадрат, сохранено в такой популяции генное равновесие по locus гемоглобина или оно нарушено.

*Решение*

Частоты  $Hb^A$  и  $Hb^B$  можно определить по формуле максимального правдоподобия:

$$p_A = \frac{2n_{AA} + n_{AB}}{2N} = \frac{2 \cdot 700 + 250}{2 \cdot 1000} = \frac{1650}{2000} = 0,825;$$

$$q_B = \frac{2n_{BB} + n_{AB}}{2N} = 1 - 0,825 = 0,175.$$

Далее определяем теоретические частоты распределения коров по генотипам гемоглобина. По формуле Харди — Вайнберга число гомозиготных генотипов  $AA$  составит  $NP_{AA}^2 = 1000 \cdot 0,825^2 = 680,6$  головы; число гетерозиготных генотипов —  $N \cdot 2p_A q_A = 1000 \cdot 2 \cdot 0,825 \cdot 0,175 = 288,8$  головы; число гомозиготных генотипов  $BB$  —  $Nq_{BB}^2 = 1000 \cdot 0,175^2 = 30,6$  головы.

Проверку правильности расчета делаем путем суммирования:

$$680,6 + 288,8 + 30,6 = 1000 \text{ голов.}$$

Далее, используя метод  $\chi^2$ , вычисляем состояние популяции по генам locus гемоглобина. Для этого сопоставляем фактическое ( $\Phi$ ) и теоретическое ( $T$ ) число генотипов и подставляем данные в формулу  $\chi^2 = \sum \frac{(\Phi - T)^2}{T}$ . Для определения значения хи-квадрат проводим вычисление по предлагаемому алгоритму:

Генотип	AA	AB	BB
Фактическое ( $\Phi$ )	700	250	50
Теоретическое ( $T$ )	680,6	288,8	30,6

Генотип	AA	AB	BB
(Ф - Т) <sup>2</sup>	376,36	1505,44	376,36
$\frac{(Ф - Т)^2}{Т}$	$\frac{376,36}{680,6} = 0,553$	$\frac{1505,44}{288,8} = 5,213$	$\frac{376,36}{30,6} = 12,29$

Суммируя последнюю строку, получаем фактическую величину хи-квадрат:  $\chi^2 = 0,553 + 5,213 + 12,29 = 18,06$ .

Число степеней свободы ( $\nu$ ) для полиморфных систем равно числу генотипов (в примере их три) минус число аллелей (в примере их два), т. е.  $\nu = 3 - 2 = 1$ . По стандартным таблицам определяем теоретическую величину  $\chi^2$  при  $\nu = 1$  и значимости  $p = 0,001$ . Она составляет 10,8. Так как  $\chi^2$  фактическое больше  $\chi^2$  теоретического ( $18,06 > 10,8$ ), то между числами теоретических и фактических генотипов имеет место достоверная разность, что указывает на нарушение генного равновесия в данной популяции скота по локусу гемоглобина.

## 7.6. Определение генетического сходства популяций

При сравнительном исследовании генетической структуры пород и популяций в некоторых случаях обнаруживаются аллели, специфичные для отдельных пород. Однако значительно чаще различия между породами и популяциями заключаются в неодинаковой частоте встречаемости аллелей. Для оценки степени генетического сходства популяций по частотам совокупности аллелей предложены различные методы, среди которых наиболее распространенным является способ оценки по формуле Майяла и Линдстрема:

$$r = \frac{\sum x \cdot y}{\sqrt{\sum x^2 \cdot \sum y^2}},$$

где  $x$  и  $y$  — частоты одних и тех же аллелей животных сравниваемых популяций;  $r$  — коэффициент (индекс) генетического сходства.

Чем больше индекс  $r$ , тем больше степень генетического сходства популяций.

**Пример 7.15.** При изучении эритроцитарных антигенов крови популяций скота были получены данные, приведенные в табл. 7.4.

Таблица 7.4

Частоты эритроцитарных антигенов у черно-пестрого скота разных популяций

Порода	Частоты аллелей					
	A	F	J	L	M	Z
Черно-пестрая (x)	0,14	0,19	0,10	0,28	0,05	0,53
Голландская (y)	0,25	0,85	0,08	0,27	0,15	0,16

## Определение генетического сходства по частоте аллелей локуса группы крови

Аллель локуса	Частота аллелей	
	линия $p_i$	линия $q_i$
BGK	0	0,0375
BGKE <sub>1</sub> F'O'	0,100	0,0625
BGO <sub>1</sub>	0,125	0
SO <sub>1</sub>	0,075	0,200
BC <sub>1</sub> Q	0	0,025
BO <sub>1</sub> Y <sub>2</sub> D'	0,075	0,050
GJ <sub>4</sub>	0,150	0,375
O <sub>4</sub>	0,225	0
O <sub>2</sub> F'	0	0,125
J <sub>4</sub> E <sub>2</sub>	0,240	0,125
Сумма	1,0	1,0

Решение

Рассчитываем последовательно значения  $\sqrt{p_i q_i}$ :

BGK	$\sqrt{0 \cdot 0,0375} = 0$
BGKE <sub>1</sub> F'O'	$\sqrt{0,100 \cdot 0,0625} = 0,075$
BGO <sub>1</sub>	$\sqrt{0,125 \cdot 0} = 0$
SO <sub>1</sub>	$\sqrt{0,075 \cdot 0,200} = 0,122$
BC <sub>1</sub> Q	$\sqrt{0 \cdot 0,025} = 0$
BO <sub>1</sub> Y <sub>2</sub> D'	$\sqrt{0,075 \cdot 0,050} = 0,061$
GJ <sub>4</sub>	$\sqrt{0,15 \cdot 0,375} = 0,237$
O <sub>4</sub>	$\sqrt{0,225 \cdot 0} = 0$
O <sub>2</sub> F'	$\sqrt{0 \cdot 0,125} = 0$
J <sub>4</sub> E <sub>2</sub>	$\sqrt{0,24 \cdot 0,125} = 0,173$
Сумма	$r = \sum_i \sqrt{p_i q_i} = 0,68$

Полученная величина ( $r = 0,68$ ) указывает на большое генетическое сходство обеих линий по десяти аллелям локуса В.

## Задания для самостоятельного решения

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. Определите частоту рецессивного гена ( $c$ ), вызывающего болезнь, и его аллеля ( $C$ ). Какова частота гетерозиготных телят  $Cc$ ? Какова вероятность появления больных телят в следующем поколении при свободном спаривании фенотипически здоровых животных?

2. Одним из полиморфных белков сыворотки молока является  $\beta$ -лактоглобулин ( $\beta$ -Lg). У крупного рогатого скота большинства отечественных пород встречаются два типа этого белка:  $\beta$ -LgA и  $\beta$ -LgB. По наличию одного из них или обоих различают три фенотипа:  $\beta$ -LgA;  $\beta$ -LgB и  $\beta$ -LgAB.

При исследовании сыворотки молока 520 особей симментальского скота установлено следующее распределение их по типам  $\beta$ -лактоглобулина:  $\beta$ -LgA — 39 особей;  $\beta$ -LgB — 275;  $\beta$ -LgAB — 206 особей. Вычислите частоту фенотипов.

3. У свиней система групп крови  $M$  включает 7 фенотипов. При иммунологическом исследовании 748 свиней породы лаандрас было установлено следующее распределение животных по фенотипам: группа  $Ma$  — 34 особи,  $Mb$  — 242,  $Mc$  — 170,  $Mab$  — 14,  $Mac$  — 12,  $Mbc$  — 68, группа крови  $M$  — 208 особей. Вычислите частоту фенотипов.

4. При обследовании швицезебуидного скота было выявлено 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.

5. Среди крупного рогатого скота обычно встречаются животные с гемоглобином типа  $A$  и гемоглобином типа  $B$ , контролируемые кодоминантными аллелями  $Hb^A$  и  $Hb^B$ . При изучении стада джерсейского скота установлено следующее его распределение по генотипам: 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 частоту генотипов.

6. Амилаза — фермент, расщепляющий крахмал. У крупного рогатого скота чаще всего встречаются два типа этого фермента: амилаза типа  $B$  и типа  $C$ ; контролируются они аллелями  $Am^B$  и  $Am^C$ . Наследование кодоминантное. При изучении стада бестужевского 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 частоту аллелей.

7. На кролиководческой ферме среди молодняка кроликов породы шиншилла произошло выщепление альбиносов. Из 5437 особей 19 оказались альбиносами. Определите: частоту аллелей альбинизма у шиншилл по формуле Харди — Вайнберга; частоту гетерозигот, допуская, что популяция находится в состоянии равновесия.

8. Постальбумин ( $Pa$ ) — один из полиморфных белков сыворотки крови, типы которого контролируются аллелями  $Pa^A$  и  $Pa^B$ . 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: наблюдаемую частоту генотипов; частоту аллелей; ожидаемую частоту генотипов по формуле Харди — Вайнберга.

9. В результате исследования популяций ярославского и швицкого скота на типы трансферрина получены следующие данные:

Порода	Тип 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.

10. В результате исследования некоторых популяций скота получены следующие данные о частоте аллелей трансферринового локуса:

Популяция скота	Частота аллелей трансферрина		
	TfA	TfD	TfE
Бестужевская	0,437	0,468	0,095
Голштинская	0,361	0,609	0,030
Бестужевская × голштинская	0,433	0,493	0,074

Используя формулу Майала — Линдстрема, вычислите по этим данным: а) индекс сходства между популяциями бестужевского и голштинского скота;

б) индекс сходства между популяциями бестужевского и бестужевско-голштинского скота;

в) индекс сходства между популяциями голштинского и бестужевско-голштинского скота.

11. У зеркального карпа отсутствие чешуек (голось) обусловлено доминантным геном *N*, который в гомозиготном состоянии (*NN*) имеет летальное действие. Чешуйчатость (нормальное состояние) контролируется его рецессивным аллелем *n*. При ловле рыбы в сеть попали 428 чешуйчатых и 32 голых карпа. Определите частоту генов чешуйчатости и голости всех возможных генотипов. Какова вероятность появления карпов с генотипом *NN* в следующем поколении?

12. В высокопродуктивной голштинской породе крупного рогатого скота выявлена рецессивная мутация *BLAD*. Большинство телят с этой мутацией погибают в возрасте 3-7 месяцев. В стаде было протестировано 1611 животных, из них 8 оказались гомозиготами по гену *BLAD*. Определите в популяции частоту гомозиготных генотипов по гену *BLAD*, частоту рецессивного гена и гетерозиготного генотипа. Сколько животных в данной популяции были носителями гена *BLAD* в гетерозиготном состоянии? Сколько в популяции было здоровых животных, не несущих в генотипе мутации *BLAD*?

13. У норки серебристо-соболиная окраска (бос) контролируется доминантным геном *F*, но в гомозиготном состоянии имеет летальное действие. Стандартная (коричневая) окраска обусловлена рецессивным аллелем *f*. На ферме имеются 920 голов коричневых и 80 серебристо-соболиных норок. Определите частоты генов *F* и *f*. Определите частоты возможных генотипов при условии случайного скрещивания лисиц с окраской бос и коричневых.

14. У серебристо-черных лисиц черная окраска меха обусловлена рецессивным геном *p*, платиновая — доминантным геном *P*, а серебристая — доминантным геном *q*. Частота аллеля *p* в популяции составляет 0,2. Определите частоты генов *P* и *Q* и частоты возможных генотипов при условии случайного скрещивания лисиц с окраской бос и коричневых.

особи гибнут в период эмбрионального развития. На звероферме получено 160 серебристо-черных, 180 платиновых и 185 серебристо-беломордых лисиц. Какова частота доминантного и рецессивного генов  $P$  и  $q$ . Определите частоту гомо- и гетерозигот. Какой метод разведения следует предложить для получения как можно большего количества платиновых лисиц: разведения «в себе» или возвратное скрещивание?

15. Типы гемоглобина у овец обусловлены кодоминантными аллелями гена  $Hb$ . При генотипе  $Hb^{A/A}$  в эритроцитах содержится гемоглобин типа  $A$ , при генотипе  $Hb^{B/B}$  — гемоглобин типа  $B$ , а у гетерозигот  $Hb^{A/B}$  — оба типа —  $AB$ . У овец породы советский меринос распределение по типам гемоглобина было следующим:  $Hb^{A/A}$  — у 14 овец,  $Hb^{B/B}$  — у 268, гемоглобин  $Hb^{A/B}$  — у 125 овец. Определите частоты аллелей  $Hb^A$  и  $Hb^B$ . Рассчитайте ожидаемые частоты генотипов. Совпадают ли наблюдаемая частота генотипов с ожидаемой?

16. У крупного рогатого скота карликовость (ахондроплазия) обусловлена рецессивным аутосомным геном, а его аллель ( $A$ ) контролирует нормальное развитие организма. В стаде черно-пестрого скота из 820 телок две были карликовыми. Какова частота гена карликовости и гетерозиготных животных в стаде? Какова вероятность появления карликовых телят в следующем поколении при случайном спаривании фенотипически здоровых животных?

17. У крупного рогатого скота мозговая грыжа обусловлена аутосомным рецессивным геном ( $c$ ). Доминантный аллель ( $C$ ) контролирует нормальное развитие черепного свода. В стаде симментальского скота среди рожденных 520 телок оказались два теленка с мозговой грыжей. Особи с такой аномалией нежизнеспособны. Определите частоту мозговой грыжи в стаде. Какова частота доминантных, рецессивных аллелей и гетерозигот  $Cc$  — носителей гена мозговой грыжи? Какова вероятность появления телят с мозговой грыжей в следующем поколении при случайном спаривании фенотипически здоровых животных?

18. При выведении крупного рогатого скота бестужевской породы использовалась симментальская порода. На основании данных таблицы определите генетическое сходство по типам трансферрина и амилазы между симментальской, сычевской и бестужевской породами.

Типы трансферрина и амилазы у трех пород крупного рогатого скота

Порода	n	Трансферрин			Амилаза	
		A	B	E	B	C
Симментальская	1363	0,14	0,85	0,01	0,94	0,06
Сычевская	2150	0,27	0,70	0,03	0,84	0,16
Бестужевская	1077	0,49	0,47	0,04	0,85	0,15

19. Популяция состоит из 80% особей с генотипом  $DD$  и 20% — с генотипом  $dd$ . Проведите генетический анализ популяции следующего поколения. Определите частоты генотипов и аллелей в данной популяции.

20. В хозяйствах Ульяновской области более 20 лет проводится поглонительное скрещивание коров и телок бестужевской породы с голштинскими быками. Допустим, что частота доминантного гена у бестужевского скота  $P_A = 0,3$ , частота рецессивного гена  $q_a = 0,7$ ; у голштинского скота соответственно  $P_a = 0,6$ ;  $q_A = 0,4$ . При скрещивании бестужевских коров с голштинским быком рождаются помеси  $F_1$ , которых впоследствии вновь осеменяют

спермой голштинского быка, и т. д. Определите структуру популяций бестужевского, голштинского скота и помесей  $F_1$ . Сохранится в дальнейшем в популяции генетическое равновесие или оно будет нарушено?

21. Среди беспородных собак было обнаружено 245 коротконогих животных и 24 с нормальными ногами. Коротконогость ( $A$ ) у собак доминирует над нормальной длиной ног. Определите частоты аллелей и всех генотипов в данной популяции.

22. На территории, населенной лисицами, на каждые 10 000 особей приходится 991 рыжих и 9 белых. Какова концентрация фенотипов и генотипов? Какова частота в этой популяции доминантного и рецессивного аллелей?

23. У лисиц платиновая окраска доминирует над серебристо-черной. В зверосовхозе имеются 456 платиновых и 131 серебристо-черная лисица. Определите частоты доминантного и рецессивного аллелей и численность гетерозигот в этой популяции.

24. В большой панмиктической популяции доля особей ( $AA$ ) составляет 0,09. Какая часть этой популяции должна быть гетерозиготной?

25. У мясного скота шортгорнской породы особи генотипа  $RR$  имеют красную масть,  $Rr$  — чалую и  $rr$  — белую. В этой породе в Англии было зарегистрировано 4169 красных животных, 3780 чалых и 756 белых. Определите частоты аллелей ( $R$ ) и ( $r$ ), выразив их в процентах.

26. В панмиктической популяции доля особей  $AA$  составляет 0,09. Какая часть популяции должна быть гетерозиготной?

27. При изучении распространения безухости в популяции каракульских овец по гену безухости установлено следующее соотношение генотипов:  $729AA : 111Aa : 4aa$ . Соответствует ли это соотношению теоретически ожидаемому, рассчитанному по формуле Харди — Вайнберга?

28. У крупного рогатого скота черная масть доминирует над красной. Доминирование полное, и признак наследуется моногенно. В стаде ОПХ «Тимирязевское» находятся 84 черных и 16 красных коров. Требуется определить частоты генов  $A$  (черная масть),  $a$  (красная масть) и частоты всех генотипов, пользуясь формулой Харди — Вайнберга.

29. При обследовании 900 коров бестужевской породы выявлены различные типы гемоглобина. В стаде оказалось 388 особей с гемоглобином типа  $A$ , 410 — с гемоглобином типа  $AB$  и 102 особи — с гемоглобином типа  $B$ . Необходимо определить, находится ли данная популяция в состоянии равновесия по locusу гемоглобина, т. е. соответствует ли фактическое распределение генотипов рассчитанному по формуле Харди — Вайнберга.

30. При обследовании 434 свиней выявлены различные типы трансферрина: 60 особей с трансферрином  $A$ , 94 — с трансферрином  $B$ , 280 — с трансферрином  $AB$ . Необходимо определить, находится ли данная популяция в состоянии равновесия по locusу трансферрина.

31. В стаде имеется следующее соотношение генотипов: 30 % — с доминантным признаком, 40 % гетерозигот и 30 % — с рецессивным. Как будет меняться это соотношение в  $F_1$  и  $F_2$ , если осуществляется выбраковка всех рецессивов?

## Контрольные вопросы

1. Дайте определение популяции и чистой линии. В чем принципиальные отличия между ними?

2. Имеется ли разница в эффективности отбора в чистых линиях и популяциях?
3. Чем отличаются панмиктические популяции от популяций сельскохозяйственных животных?
4. Какими параметрами характеризуется генетическая структура популяции?
5. Какой закономерности подчиняется структура свободно размножающейся популяции?
6. Расскажите о законе Харди — Вайнберга.
7. Какие основные факторы влияют на генетическую структуру популяции?
8. Какие типы отбора вы знаете? Каким образом тип отбора влияет на генетическую структуру популяции?
9. Что такое генетический груз и какое значение он имеет для животноводства?
10. Какое скрещивание называется стабилизирующим? Когда такое скрещивание происходит?
11. Какие типы популяций встречаются в естественных и искусственных условиях разведения животных?
12. Каковы причины нарушения генного равновесия популяций?
13. Как влияет мутационный процесс на генетическую структуру популяции?
14. Есть ли разница в темпах изменения структуры популяции при отборе рецессивных и доминантных признаков?
15. Влияет ли среда на эффективность отбора?
16. Расскажите о дивергентном и частотно-зависимом отборе.
17. Какие изменения вносит в структуру популяции скрещивание?
18. Как вычисляют частоты фенотипов и генотипов?
19. Как вычисляют частоты аллелей?
20. Как вычисляется индекс генетического сходства между популяциями?
21. Как определяются частоты аллелей и генотипов в двух- и трехаллельных системах полиморфных белков?
22. Какие изменения вносит в структуру популяции инбридинг?

Разные популяции в пределах одной и той же породы неодинаково реагируют на инбридинг, степень инбредной депрессии разная. Это объясняется различной исходной гетерозиготностью популяций, обуславливающей более высокую стойкость, продуктивность и крепость конституции животных. Более выраженная инбредная депрессия наблюдается у птиц, свиней, лошадей, в меньшей степени — у овец, крупного рогатого скота.

Основной причиной вреда инбридинга Ч. Дарвин считал очень большое сходство половых клеток родственных животных, дающих при слиянии бедную наследственную основу, суживающую приспособительные возможности организма к изменяющимся условиям среды. Недостаточная разнокачественность половых клеток у родственных особей — основная причина инбредной депрессии. С точки зрения Ч. Дарвина, инбредной депрессии способствует нарастание вредного действия родственных генов с увеличением гомозиготности у животных. По мере нарастания гомозиготности с возрастом увеличивается вероятность перехода рецессивных летальных генов в такое гомозиготное состояние, в результате чего происходит гибель, появлению аномалий или снижению жизнеспособности вредного потомства.

### 8.1. Оценка степеней инбридинга по родословной

Способы количественного учета и схематического изображения степени инбридинга у потомков разнообразны, но все они в своей основе исходят из данных, характеризующих происхождение, т. е. родословную потомка. Наиболее распространен в практике учет инбридинга, предложенный Шапоружем (1909).

Чтобы в родственных спариваниях легче было ориентироваться и привести их в систему, немецкий ученый А. Шапоруж предложил следующий способ учета инбридинга:

а) все ряды предков в родословной обозначают римскими цифрами в порядке нарастания от родителей пробанда<sup>1</sup> к более отдаленным предкам (т. е. I — ряд родителей; II — ряд бабок и дедов и т. д.);

б) записывают римскими цифрами те ряды предков, в которых повторно встречается тот же предок (то же животное). При записи родственного спаривания на этого предка первой пишут римскую

<sup>1</sup> Пробанд (нем. *Proband* — испытуемый, лат. *probare* — испытывать, пробовать, проверять) — лицо, с которого начинается составление родословной при генеалогическом анализе.

цифру, обозначающую ряд предков, в котором он встречается в материнской (левой) половине родословной. Затем ставится тире, означающее линию, которая делит родословную на левую материнскую и правую отцовскую половины. После тире пишут римскую цифру, указывающую ряд, в котором этот же предок находится в отцовской половине родословной.

Например, запись II—III означает, что общий предок встречается в материнской половине родословной во втором ряду предков, а в отцовской — в третьем.

Если общий предок в материнской или отцовской половине встречается несколько раз, то пишут разделенные запятой римские цифры, обозначающие ряды, в которых он встречается в материнской половине родословной, а затем (после тире) римские цифры, означающие ряды, в которых он же встречается в отцовской половине родословной.

Например, III, III — IV, V свидетельствует о том, что у пробанда общий предок встречается в материнской половине родословной дважды в третьем ряду, а в отцовской — в четвертом и пятом рядах.

В том случае, когда общий предок повторяется (встречается) только в одной половине родословной, а в другой его нет, при записи с той стороны (от тире), где нет этого общего предка, ставят ноль, а с другой — цифры, указывающие ряды предков, в которых он встречается.

В частности, запись 0—II, III означает, что в данном случае путем родственного спаривания был получен не пробанд (его мать и отец не имеют общих родственников), а один из его родителей (в нашем примере — отец).

Используя способ записи инбридинга по рядам предков, можно определить и степень родства спариваемых животных по классификации, предложенной Пушем:

Кровосмешение (тесный инбридинг)	Близкое родство	Умеренное родство
I—II (мать × сын)	III—III	IV—IV
II—I (дочь × отец)	III—II	IV—III
II—II (полусестра × полубрат)	II—III	III—IV
II—II	I—IV	I—V
II—II (полные сестра × брат)	IV—I	V—I
I—III (бабка × внук)		
III—I (внучка × дед)		

При отдаленном родстве общий предок встречается в V—V; V—IV; V—VI и далее поколениях.

Способ учета родственных спариваний (по Шалоружу и Пушу путем учета рядов предков) прост, удобен, нагляден, позволяет быстро ориентироваться в наличии инбридинга по родословной и устано-

вить его степень. Однако он не дает количественной характеристики степеней инбридинга.

## 8.2. Вычисление коэффициента инбридинга

Известно, что одно из генетических следствий инбридинга — нарастание гомозиготности по многим генам. Опираясь на это положение, С. Райт (1921) предложил метод количественного учета степени инбридинга путем вычисления коэффициента инбридинга или коэффициента возрастания гомозиготности ( $F_x$ ) по формуле

$$F_x = \sum \left( \frac{1}{2} \right)^{n+l_1+1} \cdot (1 + f_a).$$

Однако гораздо удобнее пользоваться этой формулой с изменением, которое внес Д. А. Кисловский:

$$F_x = \sum \left[ \left( \frac{1}{2} \right)^{n+l_1-1} \cdot (1 + f_a) \right] 100,$$

где  $F_x$  — коэффициент инбридинга (возрастания гомозиготности) для животного, выраженный в %;  $f_a$  — коэффициент инбридинга для его общего предка, выраженный в десятичных долях единицы;  $n$  — ряд в материнской стороне родословной, в которой встречается общий предок;  $l_1$  — ряд в отцовской стороне родословной, в которой встречается общий предок;  $\sum$  — суммирование коэффициентов инбридинга для разных общих предков.

Эта формула позволяет определить возрастание гомозиготности при различных степенях родственного спаривания и количественно охарактеризовать их.

Коэффициент инбридинга показывает наиболее вероятные *средние* шансы на возрастание у пробанда гомозиготности по генам, имевшимся у предка, на которого осуществляется родственное спаривание.

Коэффициент инбридинга  $F_x$  для тесного инбридинга (кровосмешения) равен 25 %, близкого — 12,5 %, умеренного — 1,55 % и для отдаленного — 0,20 %.

Вывод формулы Райта основан на математических и биологических закономерностях.

### 1. Математические закономерности:

а) для несовместных событий (взаимоисключающих) вероятность ( $p$ ) события «А или В» равна  $p_A + p_B$  (теорема сложения вероятностей);

б) для совместных независимых событий (одновременных) вероятность ( $p$ ) события «А и В» равна  $p_A \cdot p_B$  (теорема умножения вероятностей).

2. Биологические закономерности:

а) при мейозе (редукционном делении) число хромосом в гаметах уменьшается вдвое (становится гаплоидным), а при оплодотворении зигота (потомок) получает половину хромосом и заключенных в них генов от матери и половину от отца;

б) вероятность передачи генов от родителей и более отдаленных предков потомкам следующая:

$$F_1 \text{ — от родителей — } (1/2)^1 = 1/2;$$

$$F_2 \text{ — от дедов и бабок — } (1/2)^2 = 1/4;$$

$$F_3 \text{ — от прадедов и прабабок — } (1/2)^3 = 1/8 \text{ и т. д.};$$

$$F_n \text{ — } (1/2)^n.$$

При инбридинге в рядах предков повторяется одно и то же животное (или несколько):

N			
	A▲		A▲

В родословной пробанда N общим предком является животное A, расположенное во втором ряду. Вероятность передачи генов от A по материнской линии равна 1/4, или  $(1/2)^2$ , по отцовской — также  $(1/2)^2$ .

Вероятность встречи в пробанде одинаковых генов предка A (совместные события) равна произведению вероятностей, т. е.  $(1/2)^2 \times (1/2)^2 = (1/2)^{2+2}$ . В общем виде формулу следует написать так:

$$F = \left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1}.$$

При этом можно столкнуться с двумя случаями:

- 1) когда общий предок гетерозиготен (Aa);
- 2) когда общий предок гомозиготен (AA или aa).

1. В случае если общий предок гетерозиготен, вероятность встречи одинаковых генов в пробанде выражается формулой  $F = \left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1}$ .

Поскольку предок гетерозиготен (Aa), то пробанд — носитель одинаковых генов — или AA, или aa, так как это несовместные события. Вероятность такого события по теореме сложения вероятностей равна  $\left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1}$  (по гену A) +  $\left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1}$  (по гену a), или  $\left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1} \cdot 2$ . Но умножение на 2 можно представить как деление на 1/2; отсюда

$$F = \frac{\left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1}}{\frac{1}{2}}, \text{ или } F = \left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1-1}.$$

Это означает вероятность того, что у потомка указанные гены встретятся и будут в гомозиготном состоянии (AA и aa). Если в родословной встречаются не один, а несколько общих предков, то

$$F = \sum \left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1-1}$$

2. В случае если общий предок гомозиготен (AA или aa), одинаковые гены в пробанде могут встретиться с вероятностью 4AA или 4aa. Возможность встречи в пробанде одинаковых генов общего предка возрастает в 4 раза, т. е.

$$F = 4 \cdot \left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1}, \text{ или } F = \frac{2 \cdot \left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1}}{\frac{1}{2}} = 2 \cdot \left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1-1}$$

Это означает вероятность того, что у потомка гены будут в гомозиготном состоянии при условии, если предок сам был гомозиготным. Если обозначить символом  $f_a$  долю генов (из всего их количества), находящихся у предков в гомозиготном состоянии, тогда доля генов, находящихся в гетерозиготном состоянии, будет равна  $1 - f_a$ .

Ранее было установлено, что при инбридинге гены (одна пара), находящиеся у предка в гетерозиготном состоянии, переходят у пробанда в гомозиготное состояние с вероятностью, равной  $\left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1-1}$ .

Вероятность перехода всех генов (всех их пар), находящихся в гетерозиготном состоянии (их доля  $1 - f_a$ ), в гомозиготное составит  $(1 - f_a) \left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1-1}$ . Вероятность перехода гомозиготных генов предка (их доля равна  $f_a$ ) в гомозиготное состояние у пробанда равна

$$2f_a \left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1-1}$$

Общую вероятность перехода генов у потомков в гомозиготное состояние, если у общего предка они были как в гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии, можно выразить следующей формулой:

$$\begin{aligned} F &= (1 - f_a) \left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1-1} + 2f_a \left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1-1} = \\ &= \left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1-1} (1 - f_a + 2f_a) = \left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1-1} (1 + f_a). \end{aligned}$$

Эта формула используется для вычисления возрастания гомозиготности при инбридинге на одного предка.

В случае комплексного инбридинга (на нескольких предках) для учета возрастания гомозиготности по всем предкам отдельные

значения, полученные по каждому предку, суммируются, и общая формула приобретает уже известный нам вид. Для облегчения работы по вычислению  $F$  удобно пользоваться приведенными ниже данными.

Приведем разные степени  $1/2$  для вычисления коэффициента инбридинга:

$$(1/2)^1 = 0,5; (1/2)^2 = 0,25; (1/2)^3 = 0,125; (1/2)^4 = 0,0625; \\ (1/2)^5 = 0,0312;$$

$$(1/2)^6 = 0,015625; (1/2)^7 = 0,0078125; (1/2)^8 = 0,00390625; \\ (1/2)^9 = 0,001953125;$$

$$(1/2)^{10} = 0,0009765625; (1/2)^{11} = 0,00048828125; \\ (1/2)^{12} = 0,000244140625.$$

Рассмотрим в качестве примера родословную коровы Камелии 1394 бестужевской породы и определим применяющуюся при ее получении степень родственного спаривания:

Камелия 1394

Касатка				Рейн			
Каплина		Чалый		Ромашка		Василек ▲	
Крошка	Василек ▲	Черника	Барс	№ 95	№ 605	№ 12	№ 213

Находим повторяющегося в родословной предка — Василек. В материнской стороне родословной он встречается в III ряду, в отцовской — во II; следовательно, записать надо III—II. Такая степень родства называется близкой, а спаривание — близкородственным.

Если, как в данном случае, в родословной повторяется только один предок (Василек), родственное спаривание будет простым, а если несколько — комплексным (комплексный инбридинг).

Рассчитываем коэффициент инбридинга по формуле Райта — Кисловского для коровы Камелии 1394. Так как в материнской стороне родословной общий предок встречается в III ряду, а в отцовской — во II, подставив соответствующие значения в формулу, получим

$$F_x = \left(\frac{1}{2}\right)^{3+2-1} = \left(\frac{1}{2}\right)^4 = \frac{1}{16} = 0,0625, \text{ или } 6,25 \%$$

Других повторяющихся предков в этой родословной нет, как и общего предка, который был бы сам инбридирован, поэтому вторая часть формулы не используется.

Полученный коэффициент инбридинга свидетельствует о том, что при данной степени родственного спаривания у поколения,

к которому принадлежит корова Камелия 1394, гомозиготность возросла по сравнению с исходным поколением в среднем на 6,25 %. Рассчитаем коэффициент инбридинга для коровы Омеги 2005:

Омега 2005

Особая 200				Орион 49			
Осень ▲		Клен		Осень ▲		№ 37	
№ 22	Сигнал	№ 12	№ 45	№ 22	Сигнал	№ 38	№ 09
—	—	№ 8□	—	№ 8□	—	№ 28	—
—	—	№ 8□	—	—	—	№ 8□	—

В родословной Омеги 2005 повторяются: корова Осень (II—II) и корова № 85 (IV—IV). Такое родственное спаривание будет: по корове Осень — кровосмешением, а по корове № 85 — умеренным.

Предки животных, повторяющихся в материнской и отцовской сторонах родословной, будут теми же самыми (в данном случае родители Осени — корова № 22 и бык Сигнал), однако их уже не учитывают, так как подразумевается полная идентичность этой части родословной. Например, в данной родословной не регистрируется повторение кличек коровы № 22 и быка Сигнала, а также коровы № 85 как матери Сигнала, но учитывается повторение ее клички в новом сочетании как матери коровы № 12 и быка Сигнала (IV—IV).

Вычислим для коровы Омеги 2005 коэффициент инбридинга (имея в виду, что в ее родословной повторяются два предка — корова Осень и корова № 85).

Подставив соответствующие значения в формулу, получим

$$F_x = \left(\frac{1}{2}\right)^{2+2-1} + \left(\frac{1}{2}\right)^{4+4-1} = \left(\frac{1}{2}\right)^3 + \left(\frac{1}{2}\right)^7 = 0,125 + 0,0078 = 0,1328, \text{ или } 13,28\%.$$

Как видим, коэффициент инбридинга у Омеги вдвое выше, чем у Камелии.

### 8.3. Вычисление коэффициента генетического сходства

При интенсивном использовании выдающихся животных, главным образом производителей, между отдельными особями и группами их в породе в связи с общностью происхождения устанавливается и общность по некоторой части генов. Такая общность между двумя животными или целой группой их по некоторой части генов называется их *генетическим сходством*.

Степень генетического сходства между животными устанавливается на основе анализа их родословных, в которых встречаются повторяющиеся предки. В практике животноводства ценные качества

выдающихся производителей и маток (родоначальников линий и семейств) стремятся распространить через их потомков на определенную часть породы. Это достигается продуманной и обоснованной формой подбора родительских особей с учетом их происхождения, благодаря чему генетическое сходство потомков с родоначальниками или нескольких животных друг с другом возрастает.

Расчленение породы на такие качественно своеобразные группы животных (с высоким генетическим сходством) позволяет с успехом использовать кроссы линий и обеспечивать дальнейшее совершенствование породы в целом.

Для измерения степени генетического сходства между животными С. Райт предложил следующую формулу:

$$R_{xy} = \frac{\sum \left[ \left( \frac{1}{2} \right)^{n+n_1} \cdot (1+f_a) \right]}{\sqrt{(1+f_x) \cdot (1+f_y)}}$$

где  $R_{xy}$  — коэффициент генетического сходства между животными  $x$  и  $y$  (выражается в долях единицы или в процентах);  $n$  — ряд в родословной животного  $x$ , в котором встречается общий предок  $A$  (по которому устанавливается генетическое сходство между животными  $x$  и  $y$ . Этот предок имеется в родословной одного и другого животного);  $n_1$  — ряд в родословной животного  $y$  (т. е. в другой родословной), в котором встречается тот же общий предок  $A$ ;  $f_x$  — коэффициент возрастания гомозиготности (инбридинга) для животного  $x$  (в долях единицы);  $f_y$  — коэффициент возрастания гомозиготности (инбридинга) для животного  $y$  (в долях единицы);  $f_a$  — коэффициент возрастания гомозиготности для их общего предка  $A$  (в долях единицы), который сам был получен в результате инбридинга.

В случае, когда сравниваемые между собой животные  $x$  и  $y$  имеют лишь одного общего предка  $A$  и все предки не инбридированы, формула коэффициента генетического сходства упрощается. Так как  $f_a$ ,  $f_x$  и  $f_y$  равны нулю, то

$$R_{xy} = \frac{\sum \left[ \left( \frac{1}{2} \right)^{n+n_1} \cdot (1+0) \right]}{\sqrt{(1+0) \cdot (1+0)}} = \sum \left( \frac{1}{2} \right)^{n+n_1}$$

При изучении наследственных особенностей каждого животного, в особенности производителей, представляет интерес определять степень их генетического сходства со своими предками. Для этого Н. А. Кравченко и Н. М. Майборода предложили пользоваться вариантом формулы С. Райта, который имеет такой вид:

минантности, сформулированная Кийблом и Пеллью (1910). Она объясняет эффект гетерозиса тем, что при скрещивании генотипов, различающихся между собой (например,  $AAbb \times aaBB$ ), вредные рецессивные аллели  $a$  и  $b$  у гибридного (помесного) потомства переходит в гетерозиготную форму  $Aa$  и  $Bb$ , теряя свое отрицательное действие, а доминантные аллели из генотипов  $Aa$  и  $Bb$  объединяются и дают положительный эффект в  $F_1$ . Гипотезу доминирования можно выразить следующей формулой:  $AA = Aa > aa$ .

Гипотеза гетерозиса, сформулированная Г. Шеллом, Е. Истом и Х. Хейсом (1941), объясняет явление гетерозиса наличием гетерозиготности различных локусов и проявляющимся при этом *сверхдоминированием*, т. е. когда действие гетерозиготы  $Aa$  на проявление фенотипа оказывается сильнее, чем гомозиготного доминантного генотипа. Гипотезу сверхдоминирования можно выразить следующим образом:  $Aa > AA > aa$ .

Д. А. Кисловским была разработана *гипотеза облигатной гетерозиготности*, которая по своей сути близка к теории сверхдоминирования. Согласно этой теории, в организме имеются гены с двойным действием: полезным (доминантным) и вредным (рецессивным). Такие гены названы *облигатно-гетерозиготными*. Если они находятся в гетерозиготном состоянии ( $Aa$ ,  $Bb$  и т. д.), то их действие полезно и вызывает гетерозис. Если же облигатно-гетерозиготные гены будут в генотипе в гомозиготном состоянии, то они проявляют неблагоприятное действие, сопровождающееся рецессивностью генотипа.

Н. В. Турбиным (1968) предложена *теория генетического баланса*. Под генетическим балансом подразумевают сбалансированность всего генома (комплекса ДНК, заключенного в одном наборе хромосом). Согласно этой теории, эффект гетерозиса обусловлен влиянием большого числа генов, которые в определенной степени сбалансированы в геноме под воздействием естественного или искусственного отбора. При скрещивании особей с определенными генами образуется новая комбинация генома у потомства, вызывающая гетерозис. В то же время при родственном спаривании особей новая комбинация генома у потомства сопровождается, как правило, понижением жизнеспособности и плодовитости. Таким образом, скрещивание и инбридинг нарушают генетический баланс и приводят либо к гетерозису, либо к инбредной депрессии.

Выявлен *экологический тип гетерозиса* (Е. К. Меркурьева с сотр., 1980). Он возникает в процессе акклиматизации и проявляется у животных первой экологической генерации.

Различают *истинный, гипотетический и отрицательный гетерозис*. *Истинный гетерозис* — способность гибридов  $F_1$  превосходить по данному признаку лучшую из родительских форм ( $P_3$ ) — определяют по формуле

$$\Gamma_{\text{ист}} = \frac{F_1 - P_1}{P_2} \cdot 100\%.$$

*Гетерозис гипотетический* определяют в процентах по отношению превышения данного признака над средним его показателем ( $P_{\text{ср}}$ ) у родительских форм:

$$\Gamma_{\text{гип}} = \frac{F_1 - P_{\text{ср}}}{P_{\text{ср}}} \cdot 100\%.$$

В генетике есть понятие *отрицательного гетерозиса*, когда у потомства уровень признака оказывается ниже среднего показателя родителей, но несколько выше уровня признака того из родителей, у которого он развит слабее. Такое явление считают результатом не аддитивного, а мультипликативного действия генов. Чем выше различие в уровнях признака родительских форм, тем больше приближается средний уровень признака потомков к среднему показателю того родителя, у которого признак развит хуже по сравнению с другим родителем.

Для современного животноводства характерно использование скрещивания, сопровождающегося гетерозисным эффектом для яичного и бройлерного птицеводства. Использование эффекта гетерозиса находит применение и в работе с другими видами животных, особенно в мясном скотоводстве, овцеводстве, рыбоводстве. Гетерозис проявляется при межвидовом скрещивании животных: получение мулов от скрещивания осла с кобылой, выведение новых гетерозисных пород путем получения гибридов от скрещивания крупного рогатого скота с зебу (санта — гертруда, бифмастер, чарбрей, бридфорд — в США; сан-пауло — в Бразилии; хаун-голштин — на Ямайке). В нашей стране отдаленная гибридизация проведена между тонкорунными овцами и архаром и выведена новая порода — архаромеринос; получены гибриды яка с симментальским скотом.

Проблема получения и усиления эффекта гетерозиса до конца не решена. Гетерозис, полученный в первом поколении, не закрепляется, а утрачивается в последующих поколениях при разведении помесей «в себе». Некоторые методы позволяют поддерживать гетерозис в нескольких поколениях, одним из которых является переносное скрещивание, применяемое в пользовательном (товарном) животноводстве.

## 8.5. Решение типовых заданий

*Пример 8.1.* Требуется рассчитать генетическое сходство между животными X и Y при следующих повторяющихся в их родословных предках:

X			
A		B	
C□	D▲	O	D▲

Y			
K		Q	
C□	L	P	D▲

**Решение**

Поскольку у сравниваемых животных X и Y нет предков, полученных в результате родственного спаривания, то для определения их генетического сходства используют упрощенную формулу:  $R_{XY} = \sum \left(\frac{1}{2}\right)^{n_1+n_2}$ .

Из родословных видно, что общими являются предки C и D. По ним и следует вычислить возрастание генетического сходства. По генам предка

C оно будет следующим:  $\left(\frac{1}{2}\right)^{2+2} = \left(\frac{1}{2}\right)^4 = 0,0625$ . По генам предка D возрастание генетического сходства будет несколько иным. Это связано с тем,

что в родословной животного X он встречается дважды. Сходство по генам предка D учитывается 2 раза, так как он встречается в родословной животного X, с одной стороны, как отец животного A, а с другой — как отец животного B. В связи с этим сходство между животными X и Y по его генам в 2 раза больше, чем по генам животного C, присутствующего в родословных лишь по одному разу. Сходство по генам животного D будет составлять 2 раза по  $\left(\frac{1}{2}\right)^{2+2} = \left(\frac{1}{2}\right)^4 = 0,0625$ .

Следовательно, возрастание сходства по генам обоих повторяющихся предков будет следующим:

$$R_{xy} = 0,0625 + 0,0625 + 0,0625 = 0,1875.$$

В то же время можно видеть, что животное X было получено в результате инбридинга на животное D. В связи с этим необходимо вычислить коэффициент возрастания гомозиготности:  $f_x = \left(\frac{1}{2}\right)^{2+2-1} = \left(\frac{1}{2}\right)^3 = 0,125$ .

Животное Y не было инбридировано, и поэтому  $f_y$  и  $f_o$  равны нулю. Подставив полученные значения в формулу, находим:

$$R_{xy} = \frac{0,1875 \cdot (1+0)}{\sqrt{(1+0,125)(1+0)}} = \frac{0,1875}{\sqrt{1,125}} = \frac{0,1875}{1,06} = 0,177, \text{ или } 17,7\%.$$

Вычисленная цифра показывает, что генетическое сходство между сравниваемыми животными X и Y в результате применения определенных форм подбора возросло в среднем на 17,7%.

**Пример 8.2.** Требуется рассчитать коэффициент возрастания генетического сходства между потомком A и его предком M, повторяющимся 4 раза в третьем ряду родословной (т. е. в случае инбридинга III, III—III, III):

A					
C			B		
Q		D	Y		K
M▲	N	M▲	O	M▲	P
					M▲

M	
—	—

*Решение*

В данном случае  $n = 3$  (у животного  $A$  предок  $M$  находится в третьем ряду), а  $n_1 = 0$ , так как предок  $M$  у самого себя находится в нулевом ряду.

В результате 4 раза имеем по  $\left(\frac{1}{2}\right)^{3+0} = 0,125$  и в сумме получаем  $\Sigma = 0,50$ .

Но поскольку потомок  $A$  был инбридирован на предка  $M$ , то необходимо рассчитать для него еще и коэффициент возрастания гомозиготности (т. е.  $f_x$ ):

$$f_x = \left(\frac{1}{2}\right)^{3+3-1} + \left(\frac{1}{2}\right)^{3+3-1} + \left(\frac{1}{2}\right)^{3+3-1} + \left(\frac{1}{2}\right)^{3+3-1} = 0,125.$$

Подставив полученные выражения в формулу, получим

$$R_{AM} = \frac{0,50 (1+0)}{\sqrt{(1+0,125) \cdot (1+0)}} = \frac{0,50}{\sqrt{1,125}} = \frac{0,50}{1,06} = 0,472, \text{ или } 47,2\%.$$

**Пример 8.3.** Требуется определить возрастание генетического сходства между полусестрой и полубратом:

X		Y	
A	B▲	C	B▲

*Решение*

Сходство между этими животными может быть только по генам их отца (животного  $B$ ):

$$R_{XY} = \frac{\left(\frac{1}{2}\right)^{1+1} (1+0)}{\sqrt{(1+0) \cdot (1+0)}} = \left(\frac{1}{2}\right)^2 = 0,25, \text{ или } 25\%.$$

**Пример 8.4.** Требуется установить возрастание генетического сходства отца ( $Y$ ) с сыном ( $X$ ):

Y		X	
—	—	C	Y

*Решение*

Имеем

$$R_{YX} = \frac{\left(\frac{1}{2}\right)^{0+1} (1+0)}{\sqrt{(1+0) \cdot (1+0)}} = \left(\frac{1}{2}\right)^1 = 0,50, \text{ или } 50\%.$$

Такова же величина возрастания генетического сходства матери с дочерью.

**Пример 8.5.** Требуется определить возрастание генетического сходства, если животное инбридировано на отца (или мать):

X				B	
A		B▲		—	—
—	B▲	—	—		

Решение

Сходство  $X$  с  $B$  (по генам  $B$ ) составит

$$\Sigma \left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1} = \left(\frac{1}{2}\right)^{2+0} + \left(\frac{1}{2}\right)^{1+0} = 0,25 + 0,50 = 0,75.$$

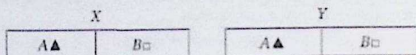
Но животное  $X$  было инбридировано на предка  $B$ :

$$f_x = \left(\frac{1}{2}\right)^{2+1-1} = \left(\frac{1}{2}\right)^2 = 0,25.$$

Отсюда

$$R_{XB} = \frac{0,75 \cdot (1+0)}{\sqrt{(1+0,25) \cdot (1+0)}} = \frac{0,75}{1,11} = 0,6756, \text{ или } 67,56 \%$$

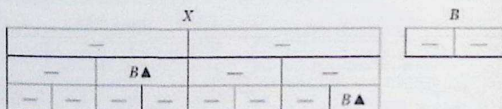
**Пример 8.6.** Требуется определить генетическое сходство между полными братьями и сестрами:



Решение

По генам  $A$  генетическое сходство будет  $\left(\frac{1}{2}\right)^{1+1} = 0,25$  и по генам  $B$  то же  $0,25$ . Суммируя эти величины, получим  $R_{XY} = 0,25 + 0,25 = 0,50$ , или  $50 \%$ .

**Пример 8.7.** В случае инбридинга генетическое сходство пробанда с общим предком определяется следующим образом: например, пробанд получен в результате инбридинга II—III. Общий предок  $B$ :



Следует определить генетическое сходство с ним пробанда  $X$ .

Решение

Сходство  $X$  с  $B$  (по генам  $B$ ) будет равно

$$\Sigma \left(\frac{1}{2}\right)^{n+n_1} = \left(\frac{1}{2}\right)^{2+0} + \left(\frac{1}{2}\right)^{3+0} = 0,25 + 0,125 = 0,375.$$

Коэффициент инбридинга для  $X$  составит

$$R_{XB} = \frac{0,375 \cdot (1+0)}{\sqrt{(1+0,0625) \cdot (1+0)}} = \frac{0,375}{\sqrt{1,0625}} = \frac{0,375}{1,0307} = 0,3638, \text{ или } 36,38 \%$$

### Задания для самостоятельного решения

1. В начерченной мелом на доске родословной какого-либо животного последовательно заменяйте одних предков другими (стирая тряпкой соответствующие клички) таким образом, чтобы предки в различных рядах родословной

Отел	Показатель	Степень инбридинга		
		Кровосмешение и близкое родство	Умеренное родство	Аутбридинг
	Жирность молока, %	3,51	3,52	3,54
	Молочный жир, кг	154	165	161
Второй	Число коров	67	26	40
	Удой за 305 дней, кг	5342	5545	5432
	Жирность молока, %	3,54	3,46	3,52
	Молочный жир, кг	190	192	191
Третий и старше	Число коров	67	26	40
	Удой за 305 дней, кг	5785	7215	6566
	Жирность молока, %	3,57	3,51	3,60
	Молочный жир, кг	207	253	233

### Контрольные вопросы

1. Какое спаривание называется родственным?
2. Каким образом проводится запись родственного спаривания по Шапоружу?
3. Как осуществляется учет степеней родства по Пушу?
4. Что такое инбридинг и инбредная депрессия?
5. Какие методы определения степени инбридинга вы знаете?
6. Суть теорий, объясняющих явление инбредной депрессии.
7. Типы инбридинга, используемые в животноводстве, их терминологические названия.
8. Перечислите способы преодоления вредных последствий инбридинга.
9. Что такое гетерозис?
10. Теории, объясняющие гетерозис.
11. Назовите методы получения гетерозисных животных.
12. Как используют явление гетерозиса в практике животноводства?
13. Опишите технику (порядок) записи степеней инбридинга по родословным.
14. Как рассчитывают коэффициент инбридинга по Райту и какое значение имеет его величина для количественной характеристики степеней инбридинга?
15. Что такое генетическое сходство? Каковы методы его вычисления и практическое значение.

## Тема 9

# ИММУНОГЕНЕТИЧЕСКИЙ И БИОХИМИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ БЕЛКОВ

Под *генетическим полиморфизмом* понимают наличие в популяции одновременно нескольких аллельных состояний гена конкретного локуса, определяющих формирование разных фенотипов данного признака. Термин «полиморфизм» введен Е. Фордом (1945) применительно к различным признакам, обусловленным наследственностью.

Изучение генетического полиморфизма осуществляется в двух направлениях: с помощью иммунологических методов, что привело к формированию иммуногенетики, и биохимических методов, позволяющих выявить полиморфное состояние белков и ферментов, что оформилось новым разделом генетики — биохимический полиморфизм белков. Собственно иммуногенетика изучает наследственную обусловленность взаимоотношений антиген — антитело для выявления у животных различных систем групп крови в зависимости от антигенного состава эритроцитов, лейкоцитов и наличия белков антигенов в плазме крови. Кроме того, предметом изучения иммуногенетики является тканевая несовместимость, связанная с антигенами клеток.

*Антиген* — сложное органическое соединение, которое при введении в кровь или ткани вызывает реакцию иммунизации, проявляющуюся в выработке специфических белков — антител, защищающих организм.

В организме животного присутствует огромное количество антигенов, каждый из которых имеет генетическую обусловленность и связан с действием определенного гена. Антигенный состав крови и других веществ указывает на широкое распространение генетического полиморфизма антигенов, источником которого является множественный аллелизм, вызванный многократным мутированием гена. Антигены образуются на эритроцитах в эмбриональный период развития животного и не изменяются в течение всей его жизни, поэтому они могут служить пожизненным показателем генетической структуры организма по тому или иному локусу. Кодо-

минантный тип наследования антигенов позволяет по-  
дти о генотипе, что облегчает наблюдение за переда-  
от родителей потомству.

Для выявления антигенного состава эритроцитов  
пользуются постановкой иммунологических реакций,  
на проявлении взаимодействия антигенов с антителами  
глютинации (склеивания эритроцитов), гемолиза (лиз-  
тов) и фагоцитоза эритроцитов. С целью диагностики  
специально изготовленные моноспецифические сыве-  
став каждой из них входит одно специфическое антит-  
ющее на определенный антиген.

Каждый антиген обусловлен действием одного ген-  
рые антигены представлены группами (по 2-4 антиге-  
группы и наследуются сцепленно. Эти группы перед-  
дителей потомкам совместно и наследуются как еди-  
аналогично наследованию одного антигена.

Антигены имеют различную специфичность: видовую,  
типовую, патологическую, органоидную, функциональ-  
ные особенности обусловлены последовательностью  
ными различиями аминокислот, а также особенностями  
первичной полипептидной молекулы антигена. На  
молекулы антигена имеются наиболее активные участ-  
минантные группы, которые определяют специфичность

Отдельные антигены или их сочетания, передающиеся  
ми потомкам, образуют группы крови. Под генетическую  
групп крови понимают совокупность групп крови, кото-  
лены антигенами, контролируемые аллелями одного  
вокупность групп крови всех генетических систем, ус-  
на эритроцитах животного с помощью специфических  
ток, называется типом крови.

Каждая генетическая система крови определяется  
кого-либо одного локуса и наследуется независимо од-  
При этом каждый аллель определяет образование од-  
цитарного антигена. Если локус имеет два аллельных  
то это вызывает формирование двух или трех генот-  
ветствующее количество фенотипов, например, система  
имеет аллели  $J_1$  и  $J_2$ , образует генотипы  $J_1J_1$ ;  $J_2J_2$ ;  $J_1J_2$   
локусы могут иметь и большее количество аллелей, т.  
аллельны в результате множественного аллелизма.

Существуют две гипотезы, объясняющие явление мно-  
го аллелизма. Согласно первой гипотезе это явление -  
тесного сцепления между несколькими генами данного  
ная гипотеза подтверждается современными исследов-  
гая гипотеза рассматривает это как полиаллельную ста-  
кратного мутирования одного и того же гена.

У сельскохозяйственных животных с помощью моноспецифических антисывороток обнаружен ряд систем групп крови. У крупного рогатого скота их насчитывается 12, у лошадей — 9, свиней — 17, овец — 16, кур — 14, кроликов — 12, собак — 7. Антигены ряда систем групп крови крупного рогатого скота наследуются комплексно, поэтому в качестве аллеля выступает комбинация антигенов, или фенотипа. В связи с этим говорят не о генах групп крови, а о локусах — местоположениях аллелей каждой системы. Отсюда аллели имеют сложное обозначение, например,  $BO_1Y_2D$ .

Большое число аллелей служит источником образования сотен групп крови в системе, повышая тем самым генетическую изменчивость у отдельных особей популяции. Так, по 12 системам крупного рогатого скота выявлено более 100 антигенов, в которых учтено более 500 аллелей, а они могут образовать более 15 000 групп крови.

Один локус детерминирует одну группу крови, независимо от того, состоит ли она из одного, двух или большего числа антигенов. Так, у крупного рогатого скота 12 систем групп крови детерминированы двенадцатью разными локусами аутосом, у свиней — 17 и т. д.

Системы антигенных локусов групп крови обозначают заглавными буквами латинского алфавита (*A, B, C, E* и т. д.). Антигены обозначаются у разных видов животных по-разному. У крупного рогатого скота в связи с большим числом антигенов заглавными буквами латинского алфавита с добавлением к ним подстрочных или надстрочных индексов в виде цифр или штрихов ( $A_1, B_1, C_1, \dots$  или  $A', B', C', \dots$ ), а также с теми и другими индексами ( $E_2, E'_1, K', \dots$ ). Следует помнить, что  $A_1$  и  $A'$  или  $B_1$  и  $B'$  — это разные антигены, не связанные ни генетически, ни иммунологически друг с другом. Иногда антиген обозначают двумя буквами: строчной и прописной; так, некоторые антигены свиней записывают следующим образом: *Ea, Ec, Ed*.

У одного животного в каждом из локусов может быть не более двух аллелей, соответствующих числу гомологичных хромосом. Группы крови в каждой системе наследуются как простые менделевские признаки независимо от других систем. Каждый антиген обусловлен одним аллелем.

Аллели, контролирующие отсутствие антигенов, называются рецессивными или нулевыми. Их обозначают дефисом «-» или строчной буквой латинского алфавита — «a» в *A*-локусе, «b» — в *B*-локусе и т. д. Животные могут быть гомо- и гетерозиготными по этим аллелям. Гомозиготные выявляются гемолитическими тестами (отсутствием реакции), гетерозиготные — семейным анализом.

Аллели гена, контролирующего группы крови у животных, обозначаются путем указания систем групп крови и антигенов, записанных в виде надстрочного знака ( $A^A, B^K, C^G, \dots$  — у крупного

рогатого скота;  $A^{Ep}$ ,  $E^{Ac}$ ,  $F^{Fd}$ , ... — у свиней, лошадей, овец;  $C^1$ ,  $B^2$ ,  $E^3$  — у птиц).

Для обозначения генотипа животных по группам крови пишут два аллеля, разделенные наклонной чертой:  $A^{A_2} / A^{A_2}$ ;  $B^1 / B^1$ ;  $E^{E_2} / E^{E_2}$ ;  $C^1 / C^1$ ;  $A^{A_2} / A^{D_2}$  и т. д. Каждое животное в генотипе соматических клеток несет два аллеля локуса — один от матери, другой от отца. Если отсутствует один из аллелей, то такое состояние гена в локусе считается рецессивным и тогда генотип животного выражают в виде дроби, в числителе и знаменателе которой для отсутствующего аллеля ставят прочерк. Например, при наличии одного аллельного состояния антигена А при отсутствии его второго аллеля генотип животного записывают так:  $A/-$  или  $-/A$ .

Для обозначения локусов полиморфных белков и ферментов используют 2—3 буквы их латинского названия (например, трансферрин —  $Tf$ , амилаза —  $Am$ , каталаза —  $Cat$  и т. д.), соответственно генотип животных записывают как  $Tf^A / Tf^A$  (гомозигота) и  $Tf^A / Tf^D$  (гетерозигота).

## 9.1. Определение достоверности происхождения потомков

Проблема контроля происхождения племенных животных стала особенно актуальной при массовом искусственном осеменении. Исследования отечественных и зарубежных авторов показали, что ошибки в записях происхождения племенных животных составляют от 5 до 30 %. Причины подобных ошибок различны: недостатки в работе техников по искусственному осеменению; несоответствие спермы паспортным данным племпредприятий; потери бирок; неправильное чтение номеров; путаница в размещении телят при одновременном отеле нескольких коров и их мечения; неточность ведения племенных записей и т. д. Часть из перечисленных ошибок может быть устранена за счет улучшения организации племенной работы и ведения зоотехнического учета. Другие ошибки устранить труднее, так как они обусловлены естественными колебаниями сроков стельности коров, осеменявшихся при повторных течах разными быками. Обычно в практической работе отцом записывают того быка, спермой которого корова осеменялась последний раз. Между тем такой подход биологически не обоснован, так как стельная корова может прийти в охоту почти на любой стадии стельности. Кроме того, у крупного рогатого скота значительно варьируют цикл течки и продолжительность беременности. Во многих случаях по дате отела, который ожидается после повторного осеменения, определить отца теленка невозможно.

Является беременность результатом первого или второго осеменения, будет зависеть от времени отела по отношению к срокам

осеменения. Средняя продолжительность беременности у коров составляет 280 дней (с колебаниями от 270 до 292). Если учесть эти колебания в сроках беременности, а также то, что часть коров осеменялась в первую течку, а часть — во вторую, то окажется, что 6 % коров первой группы отелятся одновременно с 6 % коров второй группы. Следовательно, при осеменении коров в две последующие течки семенем разных быков около 6 % телят родится в один и тот же период и отцом их может быть как первый, так и второй бык.

Значительное число коров через 21 день после осеменения вновь приходят в охоту, после которой начинается новая течка. Чем короче интервал между обоими периодами течки, тем выше процент телят, у которых отцами могут считаться оба быка. Если интервал между охотами составляет не 21, а 18 дней, эта вероятность повышается до 11 %, при 15 днях — до 18 %, при 12 днях — до 28,5 %, а при менее 12 дней определить отцовство во времени отела практически невозможно. Аналогичное явление наблюдается и при удлинённых интервалах между течками. Во многих случаях (22 %), когда корова недогуливала или перегуливала по 3 дня и более в сравнении с нормой по отношению ко второму осеменению, телята родились от первого отца. Исследования показали, что при таких особенностях полового цикла точность записи отца в племенных документах не может основываться лишь на традиционных методах. Поэтому было предложено использовать группы крови для контроля достоверности происхождения племенных животных. Контроль происхождения животных по группам крови основывается на их широком наследственном разнообразии, кодоминантном наследовании и неизменяемости в онтогенезе.

Наряду с группами крови для контроля происхождения скота используют наследственные типы белков. Контроль отцовства (материнства) по группам крови основывается на принципе исключения. Группы крови потомков должны встречаться у одного или обоих их родителей. В противном случае сведения о происхождении потомка неверны. При установлении происхождения важно выяснить не только групповые антигены (фенотипы) у родителей и потомков, но и контролирующие их аллели, т. е. установить генотипы.

Генетическое соответствие между потомками и родителями определяют путем сопоставления их фенотипов (антигенов) в тех случаях, когда по каким-либо причинам невозможно установить генотипы животных. Состав антигенов у потомков и родителей выявляют гемолитическими тестами (если у родителей антигены определены раньше, исследуют только у потомков). В табл. 9.1 показано, что все антигены, выявленные у потомков 4498 и 4368, имеются у родителей.

Примеры определения достоверности происхождения потомства крупного рогатого скота по составу антигенов (фенотипсе) групп крови

СО	Индивидуальный номер	Системы групп крови										Заключение
		A	B	C	F-V	J	L	S	Z			
O	2401	—	$I_1 O_1 T_1 Y_2 E_1 F$	$C_1 WX_2$	F	J	L	H'	Z			
M	2034	—	—	$ER_1$	F	—	L	HU'	Z			
П	4498	—	$I_2$	$C_1 ER_1 WX_2$	F	J	L	HU'	Z		P — соответствует	
M	3440	$A_1$	$P_1 FO'$	$X_1 W$	FV	—	—	$S_1 HU'$	—			
П	4365	—	$O_1 P_1 T_1 Y_2 E_1 FT$	$C_1$	FV	J	—	$U'$	Z		P — соответствует	
M	3202	$A_1$	$BGRA_2 BO'$	$C_1 EW$	F	—	L	$S_1 H'$	—			
П	4617	$A_1$	$I_2 Y_2 O'Y'$	$C_2 EW$	FV	J	—	$S_1 HU'$	Z		O — исключается	
M	3167	—	FO	$C_2 R_1 W$	F	—	L	$S_1 H'$	—			
П	4315	$A_1$	$Bl_1 E_1 U'$	$EWX_1 C'$	V	—	L	$S_1 HU'$	—		P — исключается	

Примечание. СО — семейные отношения (O — отец, M — мать, П — потомок); P — родители.

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 примере не могут быть использованы для определения отцовства антигены:

*Ea, Ee, 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 отцовство, 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 отдельно.

Второй способ — определение достоверности происхождения животных по генотипам групп крови — считается основным. У потомков выявляют переданные родителями аллели, контролирующие наследственные комбинации антигенов в группах крови, и по ним оценивают достоверность родословной.

В некоторых системах генотип животных можно определить непосредственно по фенотипу, т. е. по данным тестов.

Это относится к системам *F—V* и *R'—S'* групп крови, а также к типам белков (*Hb, Tf, Am* и др.). В других системах групп крови генотипы устанавливают семейным анализом. При этом выявляются антигены (в многофакторных системах — обычно их сочетания), переданные родителями своим потомкам и контролируемые отдельными аллелями. В табл. 9.3 показаны генотипы тех же животных, что и в табл. 9.1. Из них видно, что потомки 4498 и 4368 получили только те аллели, которые имеют родители.

У потомка 4617 исключается отцовство быка 2401 по аллелям систем *B, F—V* и *S* (от матери он получил аллели в *A, B* и *C*-системах). У потомка 4315 исключаются оба родителя по системам *A, B, C, F—V* и *Z*. Так, у потомка 2995 (табл. 9.4) кроме аллелей, унаследованных от матери в локусах *A, B, C* и *S*, обнаружены аллели, отсутствующие у нее.

Не встречаются они и у быка 3396, который, согласно записям, числится его отцом, следовательно, отцовство этого быка исключается.

У потомка 3169 выявлены только такие группы крови, которые имелись у родителей, — подлинность его происхождения не вызывает сомнения.

Дополнительными тестами, повышающими точность контроля за происхождением животных, является определение полиморфных типов белков и ферментов (табл. 9.5).

Определение достоверности происхождения потомства крупного рогатого скота по генотипам групп крови

СО	Индивидуальный номер	Системы групп крови										Заключение
		A	B	C	F-V	J	L	S	Z			
O	2401	-/-	I <sub>0</sub> /O <sub>1</sub> T <sub>1</sub> Y <sub>2</sub> E <sub>3</sub> F	C <sub>1</sub> WX <sub>2</sub> /C <sub>1</sub>	F/-	J/-	L/-	H/-	Z/Z			
M	2034	-/-	-/-	ER <sub>3</sub> /-	F/-	-/-	L/-	HU/-	Z/-			
II	4498	-/-	I <sub>2</sub> /-	C <sub>1</sub> WX <sub>2</sub> /ER <sub>1</sub>	F/F	J/-	L/-	HU/-	Z/-			P — соответствует
M	3440	A <sub>1</sub> /-	P <sub>1</sub> J/O'	X <sub>1</sub> W/-	F/N	-/-	-/-	S <sub>1</sub> H/U'	Z/-			
II	4368	-/-	O <sub>1</sub> T <sub>1</sub> Y <sub>2</sub> E <sub>3</sub> F/P <sub>1</sub> J	C <sub>3</sub> /-	F/V	J/-	-/-	-/S <sub>1</sub> H	Z/-			P — соответствует
M	3202	A <sub>1</sub> /-	BKKA <sub>2</sub> B'/O'	C <sub>1</sub> EW/-	F/-	-/-	L/-	S <sub>1</sub> H/-	-/-			
II	4617	A <sub>1</sub> /-	I <sub>2</sub> Y <sub>2</sub> '/O'	C <sub>1</sub> EW/-	F/V	J/-	-/-	S <sub>1</sub> H/UU'	-/-			O — исключается
M	3167	-/-	T/O'	C <sub>2</sub> R <sub>1</sub> W	F	-/-	L/-	S <sub>1</sub> H/-	-/-			
II	4315	A <sub>1</sub> /-	BP <sub>1</sub> T <sub>1</sub> E <sub>1</sub>	EW/X <sub>1</sub> C	V/V	-/-	L/-	S <sub>1</sub> H'/U'	-/-			P — исключается

Примечание. В этой и следующих таблицах знаком «-» обозначаются рецессивные аллели соответствующей системы.

Определение достоверности происхождения потомства некоторых быков

СО	Индивидуальный номер	Системы группы крови								Заключение
		A	B	C	F-V	M	S	Z	R'-S'	
O	3396	A <sub>2</sub> /D <sub>2</sub>	-/-	C <sub>2</sub> W/-	FV	-/-	-/-	Z/-	-/-	R' - S'
M	982	A <sub>2</sub> D <sub>2</sub> /A <sub>2</sub> D <sub>2</sub>	E <sub>2</sub> G/-	C'/C <sub>1</sub> W	F/F	-/-	-/-	Z/-	-/-	R' -
П	2995	A <sub>2</sub> /A <sub>2</sub> D <sub>2</sub>	Y <sub>2</sub> E <sub>2</sub> J'/-	R <sub>2</sub> J'/C'	F/F	-/-	H'	-/Z	-/-	O — исключается
O	3530	A <sub>2</sub> /A <sub>2</sub>	Q/O'	W/W	F/F	-/-	H'/H'	Z/-	-/-	-/-
M	652	A <sub>2</sub> D <sub>2</sub> /A <sub>2</sub>	AB'/-	R <sub>2</sub> WCL'/R <sub>2</sub> W	F/V	M/-	S <sub>1</sub> H'/H'	Z/-	-/-	R' -
П	3169	A <sub>2</sub> /A <sub>2</sub> D <sub>2</sub>	O'/AB'	W/R <sub>2</sub> WCL'	F/F	-/-	H'/S <sub>1</sub> H'	Z/Z	-/R'	P — соответствует

Определение достоверности происхождения ремонтных бычков

СО	Индивидуальный номер	Локусы										Заключение
		B	C	F-V	L	S	Hb	Hf	Am			
O	2085	O <sub>2</sub> Q <sub>2</sub> E <sub>2</sub> F <sub>2</sub> J <sub>2</sub> /Q	WX <sub>2</sub> /EWL'	V/V	-/-	H'/H'	AB	AD	BC			Соответствует
M	1674	O <sub>1</sub> J'/O <sub>1</sub> J'	EWL'/W	F/V	-/-	H'/H'	AA	AD	BB			
П	5193	O <sub>2</sub> Q <sub>2</sub> E <sub>2</sub> F <sub>2</sub> J <sub>2</sub> /O <sub>1</sub> J'	WX <sub>2</sub> /EWL'	F/V	L/-	H'/H'	AB	DD	BB			
M	2772	O'/-	W/W	F/F	L/-	H'H'/H'	AA	DA	BB			O — не соответствует M — соответствует
П	8004	-/O'	EWL'/W	V/F	L/L	H'/H'H'	AA	DA	BB			

Потомок 5193 унаследовал от матери аллели  $O_1I'$ ,  $EWL'V$ ,  $H'$  и белки  $Hb^A$ ,  $T^P$ ,  $Am^B$ . От быка 2085 унаследовал аллели  $O_3QA_2E_1FJ'_2$ ,  $WX_2$ ,  $V$ ,  $H'$ ,  $Hb^B$ ,  $T^P$ ,  $Am^B$ . Отец соответствует записи о происхождении. У потомка 8004 кроме аллелей, унаследованных от матери ( $O'$ ,  $W$ ,  $F$ ,  $L$ ,  $H'H''$ ,  $HA$ ,  $Am^B$  в локусах  $B$ ,  $C$ ,  $F-V$ ,  $L$ ,  $S$ ), обнаружен аллель  $L$ , который отсутствует у быка 2085, не унаследовано ни одного аллеля системы  $B$ . Аллель  $L$  передан другим быком. Следовательно, мать соответствует, а бык не соответствует записи его отцовства.

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.

**Пример 9.2.** Требуется определить достоверность происхождения потомства у животных симментальской породы по данным табл. 9.6.

Таблица 9.6

Определение достоверности происхождения потомков

Семейные отношения	Номер животного	Системы групп крови				
		B	C	F-V	J	L
Отец	2085	$O_3QA_2E_1FJ'_2/Q$	$WX_2/EWL'$	V/V	-/-	-/-
Мать	1674	$O_1I'/O_1I'$	$EWL'/W$	F/V	J/-	L/-
Потомок	5193	$O_3QA_2E_1FJ'_2/O_1I'$	$WX_2/EWL'$	F/V	-/-	L/-
Мать	2772	$O'/-$	W/W	F/F	-/-	L/-
Потомок	8004	-/O'	$EWL'/W$	V/F	-/-	L/L

**Решение**

Контроль за происхождением по группам крови основывается на принципе исключения. Группы крови потомков должны быть обязательно у одного или обоих его родителей. При установлении происхождения надо выявить генотипы родителей и потомков. В некоторых системах ( $F-V$ ,  $R'-S'$  у крупного рогатого скота) генотип определяется непосредственно по фенотипу, т. е. по данным тестов, в других системах — на основе семейного анализа.

Потомок 5193 унаследовал от матери аллели  $O_1I'$ ,  $EWL'$ ,  $F$ ,  $L$ . От быка 2085 унаследовал аллели  $O_3QA_2E_1FJ'_2$ ,  $WX_2$ ,  $V$ . Отец соответствует записи о происхождении. У потомка 8004 кроме аллелей, унаследованных от матери ( $O'$ ,  $W$ ,  $F$ ,  $L$ ), обнаружен аллель  $L$ , который отсутствует у быка 2085, не унаследовано ни одного аллеля системы  $B$ . Аллель  $L$  передан другим быком. Следовательно, мать соответствует, а бык не соответствует записи его отцовства.

**Пример 9.3.** На станцию искусственного осеменения поступило 6 быков, которые, согласно родословной, значатся потомками произво-

дителя № 290. В результате иммуногенетического анализа установлены генотипы быков в системе групп крови В, указанные в табл. 9.7.

Таблица 9.7

Генотипы быков

Животное	Система групп крови В
Производитель № 290	$GOY/BGK'E_2^2F'$
Потомки: № 1217	$O_1Y_2D'G'/GOY$
№ 1887	$J'G/BQK'E_2^2F'$
№ 1421	$GE_2^2F'O'/O_1J_2D'G'$
№ 2989	$GOY/O_1TE_2^2FK'$
№ 2143	$BQK'E_2^2F'/O_1J_2D'G'$
№ 2212	$GE_2^2F'O'/O_1J_2D'G'$

Следует определить достоверность происхождения поступивших на станцию производителей от быка № 290.

*Решение*

При установлении происхождения особей по генотипу необходимо помнить, что один аллель гена потомок получает от матери, другой — от отца. При этом необязательно вести анализ по всем системам групп крови. В сложных системах с большим количеством антигенов достаточно бывает анализа генотипа по одной системе групп крови (например, системы В и С у крупного рогатого скота, и системы Е и L у свиней).

Таким образом, если один аллель гена потомок получил от матери, а другой — от отца, то в генотипе каждого потомка должен быть один аллель отца, т. е. производителя № 290. Так, потомок № 1217 от отца унаследовал аллель GOY, потомок № 1887 — аллель  $BGK'E_2^2F'$ . Потомок № 1421 не имеет в своем генотипе ни одного аллеля, характерного для производителя № 290, следовательно, он ошибочно записан как потомок быка № 290.

Анализируя подобным образом генотипы всех потомков, приходим к заключению, что для потомков № 1421 и № 2212 происхождение от производителя № 290 не подтверждается.

## 9.2. Выявление вероятных отцов потомков по генотипам групп крови

Как было отмечено выше, при осеменении коровы в две последующие точки семенем разных быков, отцом потомков может быть как первый, так и второй бык. Выявление вероятного отца проводят на основе семейного анализа (табл. 9.8).

Выявление вероятных отцов потомков по генотипам групп крови

СО	Индивидуальный номер	A	B	C	F-V	M	S	Z	Заключение
O	4262	A <sub>1</sub> /-	O <sub>3</sub> Q <sub>2</sub> E <sub>1</sub> F <sub>1</sub> F <sub>2</sub> /O <sub>3</sub> Q <sub>2</sub> E <sub>1</sub> F <sub>2</sub>	C <sub>1</sub> EWX <sub>1</sub> /C <sub>1</sub> EWX <sub>2</sub>	F/V	-/-	H <sup>1</sup> H <sup>2</sup> /H	-/-	Отцовство было 4262 исключено
M	7733	-/A <sub>1</sub>	Q/BGK <sub>1</sub> O'	C <sub>1</sub> EW/W	F/F	-/-	H <sup>1</sup> S <sub>1</sub> H'	-/Z	
П	8269	A <sub>1</sub> /A <sub>2</sub>	-/Q	C <sub>1</sub> EWL <sub>1</sub> /C <sub>1</sub> EW	F/F	M/-	H'/H'	Z/Z	Вероятный отец
B	2073	A <sub>1</sub> /A <sub>1</sub>	-/BGK <sub>1</sub> F <sub>1</sub> G <sub>1</sub> G <sub>2</sub>	C <sub>1</sub> EWL <sub>1</sub> /C <sub>1</sub> EWX	F/F	M/-	H'/-	Z/Z	Отцовство было 4032 исключено
O	4032	A <sub>1</sub> /-	I <sub>1</sub> G'/Q	C <sub>1</sub> EW/W	F/V	-/-	H'/-	Z/Z	
M	2906	A <sub>2</sub> /-	I <sub>1</sub> Y <sub>1</sub> A <sub>1</sub> '/-	C <sub>1</sub> WEL/W	F/F	-/-	H'/H'	-/-	
П	3699	-/-	A <sub>1</sub> B <sup>1</sup> /I <sub>1</sub> Y <sub>2</sub> A <sup>1</sup>	W/C <sub>1</sub> EWL <sub>1</sub>	F/F	-/-	H'/H'	-/-	Вероятный отец
Б	2352	-/-	A <sub>1</sub> B <sup>1</sup> /G <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	W/W	F/F	-/-	H'/H'	-/-	

Выявление вероятных отцов потомков по генотипам групп крови

СО	Индивидуальный номер	A	B	C	F—V	M	S	Z	Заключение
O	4262	A <sub>1</sub> /-	O <sub>3</sub> Q <sub>2</sub> A <sub>2</sub> F <sub>1</sub> J <sub>2</sub> /O <sub>3</sub> Q <sub>2</sub> A <sub>2</sub> F <sub>1</sub> J <sub>2</sub>	C <sub>1</sub> EWX <sub>1</sub> /C <sub>1</sub> EWX <sub>2</sub>	F/V	-/-	H/H <sup>h</sup> /H <sup>h</sup>	-/-	Отцовство быка 4262 исключено
M	7733	-/A <sub>1</sub>	Q <sub>1</sub> /BGKE <sub>1</sub> O'	C <sub>1</sub> EW/W	F/F	-/-	H <sup>h</sup> /S <sub>1</sub> H <sup>h</sup>	-/Z	
П	8269	A <sub>1</sub> /A <sub>2</sub>	-/Q	C <sub>1</sub> EWL <sub>1</sub> /C <sub>1</sub> EW	F/F	M/-	H <sup>h</sup> /H <sup>h</sup>	Z/Z	
Б	2073	A <sub>1</sub> /A <sub>1</sub>	-/BGKE <sub>1</sub> F <sub>1</sub> G <sub>1</sub> O'	C <sub>1</sub> EWL <sub>1</sub> /C <sub>1</sub> EWX	F/F	M/-	H <sup>h</sup> /-	Z/Z	Вероятный отец
O	4032	A <sub>1</sub> /-	I <sub>1</sub> G <sub>1</sub> /Q	C <sub>1</sub> EW/W	F/V	-/-	H <sup>h</sup> /-	Z/Z	Отцовство быка 4032 исключено
M	2906	A <sub>1</sub> /-	I <sub>1</sub> Y <sub>2</sub> A <sub>1</sub> /-	C <sub>1</sub> WEL/W	F/F	-/-	H <sup>h</sup> /H <sup>h</sup>	-/-	
П	3699	-/-	A <sup>h</sup> B <sup>h</sup> /I <sub>1</sub> Y <sub>2</sub> A <sup>h</sup>	W/C <sub>1</sub> EWL <sub>1</sub>	F/F	-/-	H <sup>h</sup> /H <sup>h</sup>	-/-	
Б	2352	-/-	A <sup>h</sup> B <sup>h</sup> /G <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	W/W	F/F	-/-	H <sup>h</sup> /H <sup>h</sup>	-/-	Вероятный отец

Потомок 8269 в системах В, С, М групп крови имеет аллели (b, C<sub>1</sub>EW' и M соответственно), отсутствующие у его отца, быка 4262. Следовательно, отцовство этого быка исключается.

Вероятным отцом потомка следует считать быка 2073, который имеет в своем генотипе все недостающие аллели. Существенным доказательством при этом служит аллель M в одноименном локусе, обладателем которого из всех быков в стаде является лишь бык 2073.

Отцом потомка 3699 не может быть бык 4032, поскольку он не унаследовал от этого быка ни аллели Q, ни аллели I<sub>1</sub>G' системы В, ни аллели Z в системе Z. У этого потомка, кроме материнской аллели I<sub>1</sub>V<sub>2</sub>A' и др., подтверждающих подлинность матери, обнаружена аллель A'B', отсутствующая у быка 4032. Из всех исследованных быков аллель A'B' передавал своим потомкам только бык 2352, которого и следует считать вероятным отцом потомка 3699.

**Пример 9.4.** Коровы 2906 и 7733 были осеменены дважды. В первый раз корова 2906 осеменена спермой быка 4032, а корова 7733 — спермой быка 2073. Во второй раз корова 2906 осеменена спермой быка 2352, а корова 7733 — спермой быка 4262. Какие быки являются отцами потомков коров 2906 и 7733?

*Решение*

У коров цикл течки значительно варьирует. При осеменении в две последующие течки семенем разных быков около 6 % телят рождаются в один и тот же период, и отцом их может быть как первый, так и второй бык. Выявление вероятного отца проводят на основе семейного анализа (табл. 9.9).

Таблица 9.9

Выявление вероятных отцов у потомков по генотипам групп крови

Семейные отношения	Номер животного	Система групп крови				
		В	С	F—V	M	Z
Отец	4032	I <sub>1</sub> G'/Q	C <sub>1</sub> EW/W	F/V	-/	z/z
Отец	2352	A'B'/G <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	W/W	F/F	-	-/
Мать	2906	I <sub>1</sub> Y <sub>2</sub> A'/-	C <sub>1</sub> EWL'/W	F/F	-	-/
Потомок	3699	A'B'/I <sub>1</sub> Y <sub>2</sub> A'	W/C <sub>1</sub> EWL'	F/F	-/	-/
Отец	2073	-/BGKFF'G'O'G"	C <sub>1</sub> EWL'/G <sub>1</sub> EWX	F/F	M/	z/z
Отец	4262	O <sub>2</sub> QA <sub>2</sub> E <sub>1</sub> F <sub>2</sub> J <sub>2</sub> / O <sub>3</sub> QA <sub>2</sub> E <sub>1</sub> F <sub>2</sub> J <sub>2</sub>	C <sub>2</sub> EWX <sub>1</sub> /C <sub>1</sub> EWX <sub>2</sub>	F/V	-/	-/
Мать	7733	Q/BGKE <sub>1</sub> F'O'	C <sub>1</sub> EWL'/W	F/F	-/	-/z
Потомок	8269	-/Q	C <sub>1</sub> EW/C <sub>1</sub> EW	F/F	M/-	z/z

Потомок 3699 не унаследовал ни одного аллеля системы В быка 4032 (Q или I<sub>1</sub>G') и Z в системе Z. У этого потомка, кроме материнского аллеля I<sub>1</sub>Y<sub>2</sub>A' и других, подтверждающих подлинность матери, обнаружен аллель A'B', имеющийся у быка 2352. Следовательно, вероятным отцом является бык 2352. Потомок 8269 в системах групп крови В, С, М, Z имеет аллели быка 2073 (-, C<sub>1</sub>EWL', M, Z). Вероятным отцом потомка 8269 следует считать быка 2073.

### 9.3. Уточнение отцовства потомков выбывших матерей

Достоверность отцовства иногда можно определить и при отсутствии сведений о группах крови матери, если удастся установить генотип потомка непосредственно по его фенотипу.

**Пример 9.5.** Требуется определить достоверность записи отцов у потомков выбывших матерей по данным табл. 9.10.

Таблица 9.10

Уточнение отцовства у потомков выбывших матерей

Семейные отношения	Система групп крови						
	В	С	F/V	J	L	S	R'
Отец 2352	A'B'/G <sub>1</sub> A'	W/W	F/F	-/-	-/-	H'/H'	-/-
Мать 2042	Выбыла						
Потомок 4099	IG'/O <sub>1</sub> I'	C <sub>1</sub> EW/EWL'	F/F	-/-	-/-	H'/H'V'	-/R'
Отец 3866	G <sub>1</sub> /O <sub>2</sub> QA <sub>2</sub> E <sub>1</sub> F <sub>1</sub> J <sub>2</sub>	C <sub>2</sub> EW/WX <sub>2</sub>	F/F	J/-	L/-	H'H"/H'	R'/-
Мать 4418	Выбыла						
Потомок 5501	G <sub>1</sub> /I <sub>1</sub> G'	WX <sub>2</sub> /EWL'	F/V	J/-	L/-	H'/H"	R'/-

#### Решение

Из табл. 9.10 ясно, что отцовство быка 2352 у потомка 4099 исключается независимо от того, какую группу крови он унаследовал от своей матери, так как в локусах В и С у него нет аллелей, которые должны были быть переданы отцом, записанным в его родословной. У потомка 5501 отцовство быка 3866 не исключается, так как в его генотипе имеются аллели, которые он унаследовал от этого быка (G<sub>1</sub>, WX<sub>2</sub>, F, J, L, H', R').

### 9.4. Реконструирование генотипа выбывшего отца на основе генотипов матерей и потомков

В селекционной работе часто возникает необходимость восстановления генотипов по группам крови выбывших быков — производителей.

Реконструированные генотипы быков, выбывших из стада, на основе семейного анализа генотипов по аллелям групп крови матерей и дочерей также используются для уточнения происхождения их потомков.

**Пример 9.6.** На основе семейного анализа генотипов по аллелям групп крови матерей и дочерей требуется реконструировать генотип выбывшего быка Вольного 2492 (табл. 9.11).

Таблица 9.11

**Семейный анализ групп крови дочерей быка Вольного 2492 и их матерей**

Семейные отношения	Номер животного	Система групп крови					
		A	B	C	F—V	S	Z
Мать	2659	$D_2/D_2$	$fO'/-$	$W/L'$	$F/F$	$S_1H'/H''$	$Z/-$
Дочь	3311	$A_2D_2/D_2$	$QF'/-$	$C_1W/W$	$F/V$	$Y/S_1H''$	$Z/-$
Мать	696	$A_2D_2/D_2$	$E'_3G'/-$	$C_1W/R_1W$	$F/F$	$-/-$	$-/-$
Дочь	3390	$D_2/A_2D_2$	$b/E'_3G'$	$R_2/C_1W$	$F/V$	$H'/-$	$-/-$
Мать	2887	$A_2D_2/D_2$	$-/-$	$R_2C'/-$	$F/F$	$H'/H'$	$-/-$
Дочь	3489	$A_2D_2/A_2D_2$	$b/-$	$C_1W/-$	$F/F$	$Y/H'$	$Z/-$
Реконструированный тип							
Отец	Вольный 2492	$A_2D_2/D_2$	$QF'/-$	$C_1W/R_2$	$F/V$	$H'/V'$	$Z/-$

**Решение**

В основе методики реконструирования генотипа выбывшего отца на основе генотипов матерей и дочерей лежит кодоминантное наследование групп крови по правилам Менделя. У потомков выбывшего быка можно выявить на основе семейного анализа группы крови отца и восстановить его генотип.

Дочь коровы 2659 получила аллели матери  $D_2$ ,  $W$ ,  $F$ ,  $S_1H''$ . Следовательно, аллели, указанные слева от косой черты ( $A_2D_2$ ,  $QF'$ ,  $C_1W$ ,  $V$ ,  $Y$ ,  $Z$ ), получены от отца. Вторая дочь 3390 получила от отца антигены  $D_2$ ,  $b$  (негативная аллель по антигенам),  $R_2$ ,  $V$ ,  $H'$ . Третья дочь 3489 получила  $A_2D_2$ ,  $b$ ,  $C_1W$ ,  $F$ ,  $Y'$  и  $Z$ . В результате анализа генотипов потомков с учетом материнских аллелей в стаде выявлено распределение отцовских аллелей. Так, отдельные аллели в системе  $B$  групп крови имели 13—15 животных, в системе  $C$  — 11—18, в простых системах — от 15 до 29. Всего позитивных аллелей 13, негативных — 5, что подтверждает предположение, что абсолютное большинство потомков происходит от одного быка Вольного 2492. При большом числе потомков реконструировать генотип выбывшего быка нетрудно. При использовании в хозяйстве большого количества быков решение вопроса усложняется.



пах нескольких производителей (маток) наименьшая.

В связи с выявлением ошибок в записи отцовства племенным животным может возникнуть вопрос, можно ли по группам крови установить подлинного отца. Из сказанного выше следует, что иммуногенетический метод гарантирует лишь исключение сомнительного отцовства в том случае, когда у потомка отсутствуют группы крови быка, считающегося его отцом. Совпадение групп крови у потомка и отца не является еще неопровержимым доказательством того, что этот бык подлинный отец, так как из общего числа производителей данной породы можно обнаружить и других быков с подходящими группами крови.

Однако в хозяйствах используются, как правило, определенные быки. Поэтому решение вопроса об установлении подлинного отцовства зависит от их численности и индивидуальных наследственных различий по группам крови. Если в стаде используют ограниченное количество быков с различными генотипами по группам крови, в том числе по системе В, установить подлинных отцов можно с высокой степенью достоверности.

### **9.5. Использование групп крови при подборе животных**

В животноводческой практике с давних пор используется явление гетерозиса (гибридной мощности), но практическая селекция до недавнего времени не имела надежных приемов получения гетерозисного эффекта. Наличие данных о группах крови животных позволяет установить генотипы животных по отдельным локусам и иметь некоторое представление о генетической структуре той или иной особи. Различие животных по группам крови чаще всего указывает на существенные генотипические особенности этих животных и в отношении других признаков. Это позволяет использовать группы крови при подборе родительских пар с целью получения гетерозисного эффекта.

Установлено, что потомство родителей, в значительной мере различающихся по наличию у них эритроцитарных антигенов, обладает более высокими воспроизводительными способностями, интенсивным ростом и развитием, менее подвержено различным заболеваниям, лучше приспосабливается к изменяющимся условиям внешней среды.

Для установления индекса сходства двух особей по антигенным факторам крови пользуются формулой Л. А. Животовского и А. М. Машурова (1974):

$$R_a = \frac{S}{n_1 + n_2 - S},$$

где  $R_a$  — индекс антигенного сходства;  $n_1$  и  $n_2$  — числа выявленных антигенов у сравниваемых животных;  $S$  — число одинаковых антигенов у этих животных.

Более высокие показатели плодовитости и жизнеспособности обычно имеют потомки, полученные от родительских пар, индекс антигенного сходства которых не превышает 0,25. При этом же индексе наблюдается и лучшая оплодотворяемость животных. При более высоких значениях  $R_a$  (особенно выше 0,50) показатели по всем признакам резко снижаются.

Использование индекса сходства эффективно и при планировании родственных спариваний. Он позволяет избегать отрицательного влияния инбридинга, которое чаще имеет место не у инбредных потомков, а у животных, чьи родители имели высокую степень сходства по антигенным факторам крови. Следовательно, чем ниже значение  $R_a$ , тем меньше вероятность проявления инбредной депрессии у потомков.

**Пример 9.7.** Используя данные об антигенном составе крови животных (табл. 9.12), требуется определить: с какими коровами спаривание производителя будет наиболее благоприятным в плане плодотворного осеменения и более высоких показателей плодовитости, жизнеспособности потомства.

*Методические указания.* Для выполнения задания необходимо для каждой пары бык — корова:

- определить число антигенов у быка —  $n_1$ ;
- определить число антигенов у коровы —  $n_2$ ;
- определить число одинаковых антигенов у быка и коровы —  $S$ ;
- вычислить индекс антигенного сходства  $R_a$ ;
- произвести сравнение полученных индексов, сделав необходимые выводы.

*Решение*

1. Зоркий 2256 — Ветка 2965:  $n_1 = 10, n_2 = 7, S = 1,$

$$R_a = \frac{1}{10 + 7 - 1} = 0,06.$$

2. Зоркий 2256 — Астра 3455:  $n_1 = 10, n_2 = 11, S = 4,$

$$R_a = \frac{4}{10 + 11 - 4} = 0,23.$$

3. Зоркий 2256 — Пальма 4773:  $n_1 = 10, n_2 = 10, S = 6,$

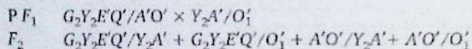
$$R_a = \frac{6}{10 + 10 - 6} = 0,43.$$

Антигенный состав крови животных

Кличка и номер животного	Антигены крови																									
	A	B	I	O	P <sub>2</sub>	Q	T	Y	A'	B'	D'	E'	G'	O'	P <sub>2</sub> '	Q'	B''	G''	C	E	R <sub>2</sub>	W	X	L'	IV	
Бяк Зоркий 2256	+		+					+				+	+						+			+				+
Корова: Ветна 2965	+			+												+			+	+				+		
Астра 3455	+								+				+						+	+				+		
Пальма 4773	+								+				+						+				+			+

поколения «в себе», т. е. скрещиваем их между собой. При использовании традиционных методов кровность помесей второго поколения ( $F_2$ ) составит  $\frac{\frac{1}{2} + \frac{1}{2}}{2} = \frac{1}{2}$ : 1/2 — черно-пестрой породы; 1/2 — голштинской породы.

Получается, что все потомки  $F_2$  будут генетически сходны со своими родителями. Но если использовать иммуногенетические показатели, то можно установить, что у скрещиваемых помесей первого поколения ( $F_1$ ) генотип по системе В групп крови был следующим: у быка  $G_2Y_2E'Q'/A'O'$ , у телки  $Y_2A'/O'_1$ . Первые аллели у обоих животных унаследованы от голштинских отцов, вторые — от черно-пестрых матерей. Получив помесей второго поколения ( $F_2$ ) и проанализировав их генотипы по системе В крови, можно будет уже судить о генетических особенностях каждого конкретного потомка  $F_2$ . Запишем схему скрещивания:



В случае рождения потомка с первым вариантом генотипа он по локусу В может считаться голштинским, а с последним — черно-пестрым. Лишь второй и третий варианты будут соответствовать расчетной величине (1/2 кровности).

Таким образом, уже в  $F_2$  можно получить животных исходных пород (25 % черно-пестрых и 25 % голштинских) и без иммуногенетического анализа разобраться в указанных расщеплениях практически невозможно, а это отражается на продуктивных и других качествах животных.

**Пример 9.8.** Используя данные табл. 9.13, следует определить фактическую долю наследственных задатков (аллелей групп крови) голштинской породы у помесей второго поколения ( $F_2$ ), полученных при скрещивании помесей  $F_1$  от голштинских отцов и черно-пестрых матерей (степень кровности 1/2). Первый аллель в каждом локусе групп крови родителей ( $F_1$ ) унаследован от отца, второй — от матери.

*Решение*

Как было показано выше, все потомки  $F_2$  при традиционной системе расчета в данном случае должны быть полукровными (степень кровности 1/2).

Анализируя генотипы потомков, можно видеть, что первый потомок унаследовал от родителей во всех локусах групп крови аллели своих голштинских предков и поэтому может считаться голштинским (1). Второй потомок унаследовал от родителей аллели своих черно-пестрых предков и поэтому может считаться черно-пестрым (0). Третий потомок из 18 аллелей унаследовал половину «голландских» и половину «черно-пестрых» аллелей и может считаться полукровным (1/2). Четвертый потомок из 18 аллелей унаследовал только 4 аллеля «голландских», т. е. факти-

Наследование групп крови при разведении полостей  $F_1$  «в себе»

Φ	Степень родства	Генотип по локусам групп крови									
		A	B	C	FV	J	L	S	Z		
1/2 Γ	Родители $F_1$ : отец	$A_1/-$	$Y_2A_1/G^*$	$E/L'$	$V/F$	$J_1/-$	$-/L$	$H/Y'$	$-/Z$		
1/2 Γ	Мать	$-/A_2$	$I_1GYG'/Q'$	$-/C_1E$	$F/F$	$J_1/-$	$-/-$	$-/S_1H'$	$Z/-$		
Γ	Потомки $F_2$ :										
1	1	$A_1/-$	$Y_2A_1GYG^*$	$E/-$	$V/F$	$J_1/J_1$	$-/-$	$H/-$	$-/Z$		
2	2	$-/-$	$G'/Q'$	$L'/C_1E$	$F/F$	$-/-$	$L/-$	$Y'/S_1H'$	$Z/-$		
3	3	$A_1/A_2$	$Y_2A_1/Q'$	$E/C_1E$	$V/F$	$J_1/-$	$-/-$	$H'/S_1H'$	$-/-$		
4	4	$-/A_2$	$G'/A_1GYG^*$	$E/C_1E$	$V/F$	$-/-$	$L/-$	$H'/S_1H'$	$-/-$		
5	5	$A_1/A_2$	$G'/Q'$	$L'/C_1E$	$F/F$	$-/-$	$L/-$	$H'/S_1H'$	$Z/-$		

Примечание: \* — фактическая доля наследственных задатков голштинской породы (по аллельм групп крови).

Семейные отношения	Антигены				
	A	Ka	Kb	Mc	La
Поросенок № 59	-	+	-	-	+
Поросенок № 63	-	-	-	-	-
Поросенок № 55	-	+	+	-	-
Поросенок № 76	-	+	-	-	-
Поросенок № 72	+	-	-	+	-
Поросенок № 74	-	-	+	-	-

Определите:

а) отцовство для каждого поросенка;

б) могут ли по исследованным антигенам быть достоверно установлены отцы всех поросят.

3. Установите истинное происхождение телят по генотипам родителей (табл. 9.16).

Таблица 9.16

Генотипы быков, коров и их потомства

Животные	Система групп крови		
	B	C	F—V
Бык 1752	$I_2Y_2/O_1TE_3FK'$	$W/C_2W$	$F/V$
Бык 1793	$GE_2^3FO_1/O_1Y_2D'G'$	$WX_1/C_2R_2$	$F/F$
Корова 2577	$DGKE_3O'/O'$	$W/C_1$	$F/V$
Телка 6317	$I_2Y_2/DGKE_2^3O'$	$C_2W/W$	$F/V$
Корова 2594	-/-	$WX_1/R_2$	$F/V$
Телка 6355	$-/O_1Y_2D'G'$	$C_2R_2/WX_1$	$F/V$

4. С целью проверки происхождения потомков высокопродуктивных производителей проведено иммунологическое исследование бычков, их матерей и производителей. Генотипы животных по восьми системам групп крови приведены в табл. 9.17.

Установите, соответствует ли происхождение потомков сведениям, записанным в их родословных.

5. При исследовании 150 потомков двух баранов-производителей 145 и 520 от овец каракульской породы методом электрофореза в сыворотке крови обнаружено 6 фенотипов амилазы ( $Am^{A/A} = 3$ ,  $Am^{A/B} = 15$ ,  $Am^{A/C} = 9$ ,  $Am^{B/B} = 27$ ,  $Am^{B/C} = 66$ ,  $Am^{C/C} = 30$ ). Баран 145 имел генотип  $Am^{A/B}$ , баран 520 —  $Am^{C/C}$ . Можно ли определить, сколько потомков было от барана 145, а сколько от барана 520?

6. Корова первый раз и повторно была осеменена спермой разных быков. Необходимо уточнить отца родившегося теленка (табл. 9.18).

Генотипы производителей, коров и их потомков

Семейные отношения	Система грузли крови												
	A	B	C	F-V	J	L	S	Z					
Производители:													
№ 6575	A <sub>2</sub> /D <sub>2</sub>	O <sub>1</sub> IE <sub>3</sub> FK <sup>1</sup> /I <sub>2</sub> Y <sub>2</sub>	C <sub>2</sub> W/W	F/F	-/-	-/-	H <sub>1</sub> /-	Z/-					
№ 6302	A <sub>2</sub> /D <sub>2</sub>	O <sub>1</sub> Y <sub>2</sub> D <sup>2</sup> G <sup>2</sup> /GE <sub>2</sub> FO <sup>2</sup>	C <sub>2</sub> R <sub>2</sub> /WX <sub>1</sub>	F/F	-/-	L/-	SH <sup>1</sup> /H <sup>1</sup>	Z/-					
Мать № 5913	D <sub>2</sub> /D <sub>2</sub>	DGKE <sub>1</sub> O <sup>1</sup> /O <sup>1</sup>	C <sub>1</sub> /W	F/V	-/-	L/-	SH <sup>1</sup> /-	Z/Z					
Потомок № 7313	D <sub>2</sub> /D <sub>2</sub>	I <sub>2</sub> Y <sub>2</sub> <sup>2</sup> /DGKE <sub>2</sub> O <sup>2</sup>	C <sub>2</sub> W/W	F/V	-/-	L/-	H <sub>1</sub> /-	Z/Z					
Мать № 4364	D <sub>2</sub> /D <sub>2</sub>	-/-	R <sub>2</sub> /WX <sub>1</sub>	F/V	-/-	L/L	SH <sub>1</sub> /-	Z/-					
Потомок № 604	A <sub>2</sub> /D <sub>2</sub>	O <sub>1</sub> Y <sub>2</sub> D <sup>2</sup> G <sup>2</sup> /-	C <sub>2</sub> R <sub>2</sub> /WX <sub>1</sub>	F/V	-/-	L/-	H <sub>1</sub> /-	Z/Z					
Мать № 6000	A <sub>2</sub> /D <sub>2</sub>	IG <sup>1</sup> /D <sub>1</sub> TY <sub>1</sub> E <sub>1</sub> F <sup>1</sup>	C <sub>1</sub> /W	F/F	I/I	-/-	S/S	Z/-					
Потомок № 7728	D <sub>2</sub> /D <sub>2</sub>	BQT <sup>1</sup> /IG <sup>1</sup>	C <sub>2</sub> R <sub>2</sub> /C <sub>1</sub>	F/F	-/-	L/-	S/S	Z/-					

Генотипы быков, коровы и потомства

Семейные отношения	Система групп крови					
	A	B	C	F—V	M	S
Бык № 193	$A_1/DH$	$B/I_2A'E_3G'G''$	$C_1E/X_1$	$F/F$	$-/-$	$H_1/-$
Бык № 201	$A_1H/DH$	$A_1B'/BO_1$	$W/RWX_2$	$F/V$	$M/-$	$-/-$
Корова № 102	$A_2/D$	$B/BO_2A_2'$	$EWL/R_2$	$F/V$	$-/-$	$-/-$
Теленок № 24	$DH/D$	$A_1B'/BO_2A_2'$	$W/R_2$	$V/V$	$-/-$	$-/-$

7. Уточните отцовство у потомков бестужевских быков от выбывших матерей по группам крови (табл. 9.19).

Таблица 9.19

Уточнение отцовства потомков выбывших матерей

Семейные отношения	Система групп крови					
	A	B	C	F—V	J	S
Отец 716	$-/Z$	$BGKE_2F'G'O'/P'$	$C_1C_2WX_2/-$	$F/-$	$J_1/-$	$SH'$
Потомок 78	$-/-$	$BGKE_2F'G'O'/G'$	$C_1C_2WX_2/E$	$F/F$	$J_1/J_2$	$S/H'$
Потомок 250	$A_1/A_2$	$BGKE_2/O_1E_2'$	$W/X_2$	$F/V$	$-/-$	$-/H'$
Отец 2612	$A_1/Z'$	$GI_1I_2A'E_3E_4'/O_1QDTK'$	$-/C_1C_2$	$-/F$	$-/-$	$H'/-$
Потомок 323	$A_1/A_2$	$GI_1I_2A'E_3E_4'/BT_2Y_2P'Y'B''$	$C_1C_2/EWX_2$	$F/V$	$-/-$	$H'/S$
Потомок 256	$A_1/Z'$	$E_3F'O'/GQ$	$C_2EWX_1/C_1X_2$	$F/V$	$J/-$	$H'/H'$

8. Определите вероятность отца по группам крови по данным серологического теста (табл. 9.20).

Таблица 9.20

Выявление вероятного отца

Семейные отношения	Система групп крови					
	A	B	C	F/V	J	S
Бык Удачный 1074	$-/-$	$O_1T_1E_3F'K'/A'O'$	$C_1C/-$	$F/F$	$-/-$	$SH'/S$
Бык Облик 1097	$A_1/-$	$E_2G'G''/b$	$WX_2/c$	$F/F$	$-/-$	$O'/S$
Мать Рада 5649	$A_1/-$	$O'/b$	$C_1L'/c$	$F/V$	$J/-$	$H'/-$
Потомок 158	$-/A_1$	$E_2G'G''/b$	$C_1L'/c$	$F/V$	$J/-$	$O'/H'$

9. Установите происхождение поросят 3, 4, 5, 6 на основании антигенного состава крови родителей и потомков (табл. 9.21).

Результаты иммунологического исследования свиноматки, хряков и их потомства

Семейные отношения	Антигены							
	Ka	Eb	Ec	Aa	Ea	Gb	Fa	Ff
Свиноматка	-	-	+	-	+	-	+	-
Хряк № 1	-	-	+	-	-	-	-	+
Хряк № 2	-	-	+	+	-	+	-	-
Поросенок № 3	-	-	+	+	+	+	-	-
Поросенок № 4	-	-	+	+	+	+	+	-
Поросенок № 5	-	-	+	+	+	+	+	-
Поросенок № 6	-	-	+	-	+	-	+	+

10. Аллели групп крови в последнее время рассматривают как маркеры высокой продуктивности. При изучении возможностей использования полиморфизма групп крови с продуктивностью коров черно-пестрой породы получены следующие данные (табл. 9.22).

Таблица 9.22

Продуктивность потомков быка Лукавого 183

Степень родства	Аллели	Число дочерей	Удой, кг	% жира
Дочери	$G_3Y_3$	19	6088 ± 116	4,19
Внучки	$BG_3O_3Y_3B_1$	14	5544 ± 157	3,99
Внучки	$G_3Y_3$	14	6264 ± 159	4,05
Внучки	$E_3$	13	5400 ± 109	4,13
Правнучки	$G_3Y_2$	5	6810 ± 292	4,06
Правнучки	$E_3$	5	5699 ± 194	4,14

Определите достоверность удоя за лактацию у потомков быка Лукавого 183 в связи с генами-маркерами.

11. Составьте линию Флориана 374 симментальской породы, маркированной аллелем  $O_3QA_2E_1FJ_2$ .

Арал 1331  $O_3QA_2E_1FJ_2/b$  от Флориана 374.

Аполлон 773  $O_3QA_2E_1FJ_2/$  от Флориана 374.

Аполлон 376  $O_3QA_2E_1FJ_2/BTA'$  от Аполлона 773.

Бутон 2009  $O_3QA_2E_1FJ_2/Q$  от Арала 1331.

Ериш 2442  $O_3QA_2E_1FJ_2/O_1IQ$  от Арала 1331.

Капитал 6488  $BGKE_1FO/O'$  от Люкса 4158.

Кедр 3501  $O_3QA_2E_1FJ_2/O_1T_1E_3FK'$  от Ериша 2442.

Лакмус 5481  $O_3QA_2E_1FJ_2/BGKE_1FO$  от Монолита 4262.

Линкор 6598 b/  $O_3QA_2E_1FJ_2$  от Бутона 2009.

Луна 2180  $O_3QA_2E_1FJ_2$  от Бутона 2009.

Луч 3397  $O_3QA_2E_1FJ_2$  от Луны 2180.

Люкс 4158  $O_3QA_2E_1FJ_2/BGKE_1FO$  от Бутона 2009.

Монолит 4262  $O_3QA_2E_1FJ_2 / O_3QA_2E_1FJ_2$  от Аполлона 376.

Ранет 5625  $O_3QA_2E_1FJ_2 / BGO_1$  от Кедр 3501.

Урок 6439  $BGO_1 / BO_1E_3FK'$  от Ранета 5625.

12. Составьте схему линии Лорда 231 симментальской породы. Какой аллель маркирует линию? Сколько животных, гомозиготных по аллелю родоначальника, имеется в линии? К какому поколению они относятся?

Антрацит 1728  $O_3QA_2E_1FJ_2$  от Инжира 637.

Арка 82  $O_1I'Q' / -$  от Думки 288 и Инжира 637.

Дефицит 616  $O_1I'Q' / O_1I'Q'$  от Принца 5193.

Дрозд 3708  $b / O_1I'Q'$  от Дыни 1411 и Егеря 1779.

Дымка 4502  $O_1I'Q' / O_1I'Q'$  от Принца 5193.

Дыня 14411  $O_1I'Q' / O_1I'Q'$  от Арки 82 и Инжира 637.

Думка 288  $O_1I'Q' / O_1I'Q'$  от Изумруда 265.

Егерь 1779  $O_2QA_2E_1FJ_2 / b$  от Льна 1686.

Запад 46 от Лорда II 329.

Изумруд 265 от Лога 561.

Инжир 637  $O_1I'Q' / I_1E_2$  от Лога 561.

Кадр 5022  $O_1I'Q' / I_1E_2$  от Дрозда 3708.

Лен1686 -  $O_3QA_2E_1FJ_1$  от Инжира 637.

Лог 561  $O_1I'Q'$  от Лорда 231.

Лорд II 329 от Лорда 231.

Принц 5193  $O_3QA_2E_1FJ_2 / O_1I'Q'$  от Флажка 2085.

Флажок 2085  $O_3QA_2E_1FJ_2 / Q$  от Антрацита 1728.

13. Составьте семейство Веранды 648 швицкой породы племзавода «Пахомово». Проанализуйте наследование групп крови семейства коровы Веранды 648. Найдите ошибки в неправильной записи отцовства.

Вага (2—6254—3,7) от Важенки 6194.

Важенка 6194  $OTY_2E_3F / I$  (7—5146—3,9) от Выгоды 0142 и Алмаза.

Вата 7784  $I_2Y_1' / GE_3F'O'$  (3—4126—3,8 от Вереницы 5547  $IY_1Y_1' / GE_3F'O'$  и Яруса.

Вариация 4278  $O_1Y_2D'G' / O_3A_2E_3JK'O'$  (2—4055—3,9) от Веснушки 3834 и Биг-Мага.

Венера 7012  $BI_1Q' / -$  (8—7009—3,8) от Вереницы 5547.

Вага 5547 (1—4770—3,84) от Веранды 648.

Вершинка 8060  $O_1TA_2E_3FK' / GE_3F'O'$  (5—7506—4,02) от Вереницы 5547 и Алебастра.

Веснушка 3834 -  $GE_3F'O'$  (3—4618—3,9) от Вершинки 8060.

Вибрация 9812  $I_1E_1Y'G' / O_1T_1Y_2E_3F'$  (1—4066—4,0) от Вуали 1668 и Жасмина.

Видимость  $Y_2D'E_3F'GO / I'$  (1—4433—3,5) от Ваги 8246 (2—6254—3,7) и Луговика.

Водоросль 7610  $OY_2D'G' / GE_3F'O$  (1—2905—3,6) от Волошки 2274.

Волга 7280  $BGKY_2E_3F'O'G' / BQTA'P_1'$  (2—4403—3,7) от Волошки 2274.

Волошка (1—3510—3,8) от Вереницы 5547 и Алмаза.

Веранда 642 от Вереницы 5547.

Вескожесть 4002  $BI_1Q' / G_2E_3F'O'$  (2—5089—3,8) от Вершинки 8060 и Аемона.

Вуаль 1668  $BI_1P' / OTY_2E_3F'$  (2—6599—3,72) от Важенки 6194 и Колчана.

Буалетка 1672  $BT_1P'/OTY_2E_3F'$  (1—5211—4,03) от Важенки 6194 и Колчана.

Выгода 0142 (5—5151—3,82) от Веранды 642.

Выдумка 9618  $I_1Y_1E_1Y'G''/I'$  (1—3168—4,0) от Ваги 8246 (-/I') и Луговика.

Вылитая 4246  $O_1TY_2E_3F'/GE_3F'O'$  (1—4092—4,05) от Ваты 7784 и Биг-Мага.

Выкройка 8548  $G_2E_3F'O'/BI_1Q$  (5 — 4950 — 3,84) от Венеры 7012.

Быки: Алмаз  $O_1TY_2E_3F'/E_1G''$ , Биг-Маг  $O_1TY_2E_3/G_2E_2$  от Луговика, Жасмин  $I_2Y_1Y'/O_1TY_2E_3F'$ , Зенит  $I_1Y_1E_1Y'G''/I'$ , Колчан  $BT_1P'/E_1G''$ , Луговик  $I_1Y_1E_1Y'G''/O_1TY_2E_3F'$ , Анемон  $G_2E_3F'O'/O_1TA_2E_3FK'$ , Алебастр  $A_2/E_3FK'$ .

## Контрольные вопросы

1. Что изучает иммуногенетика?
2. Какие вещества называются антигенами? Как реагирует на введение антигена организм, имеющий данный антиген и не имеющий его?
3. Что такое антитела? Что вызывает их образование?
4. Что называют группой крови? Где локализованы антигены группы крови?
5. Что называется системой групп крови? Приведите пример.
6. Назовите важнейшие системы групп крови сельскохозяйственных животных.
7. Как наследуются антигенные факторы крови у животных?
8. В чем заключается значение иммуногенетики для селекции сельскохозяйственных животных?
9. Что послужило основой использования иммуногенетического метода для контроля происхождения животных?
10. Как проводят контроль происхождения животных по данным антигенного состава крови?
11. Как проводят контроль происхождения животных при наличии данных о генотипе по группам крови исследуемых животных?
12. Что такое гетерозис? Каким является генотип животных, у которых проявился эффект гетерозиса?
13. Как можно использовать данные об антигенном составе крови для получения гетерозисного эффекта?
14. Что показывает индекс антигенного сходства?
15. Какие значения  $R_a$  являются оптимальными?
16. Как можно использовать  $R_a$  при планировании родственных спариваний?
17. С какой целью используют межпородное скрещивание?
18. Назовите основные виды межпородного скрещивания.
19. С какой целью вычисляют доли кровности у помесных животных?
20. Какой метод расчета степени кровности наиболее полно отражает генетические особенности животного?
21. На чем отражается неправильное определение степени кровности животных?

## Литература

1. *Абрамова, З. В.* Генетика. Программированное обучение / З. В. Абрамова. — Москва : Агропромиздат, 1985. — 288 с.
2. *Абрамова, З. В.* Практикум по генетике / З. В. Абрамова. — 4-е изд., перераб. и доп. — Ленинград : Агропромиздат. Ленинградское отделение, 1992. — 224 с.
3. *Абрамова, З. В.* Учебное пособие по генетике (Задания по программированному обучению и контролю) / З. В. Абрамова. — Ленинград ; Пушкин, 1977. — 85 с.
4. *Бакай, А. В.* Генетика / А. В. Бакай, И. И. Кочиш, Г. Г. Скрипниченко. — Москва : КолосС, 2006. — 448 с.
5. *Габитов, Н. А.* Методические разработки к курсу генетики для студентов зооинженерного и ветеринарного факультетов. Часть 1 / Н. А. Габитов, М. К. Шайдуллов. — Казань, 1982. — 96 с.
6. *Габитов, Н. А.* Методические разработки к курсу генетики для студентов зооинженерного и ветеринарного факультетов (задания по программированному обучению и контролю). Часть 2 / Н. А. Габитов, М. К. Шайдуллов. — Казань, 1984. — 44 с.
7. *Глазер, В. М.* Задачи по современной генетике / В. М. Глазер [и др.]. — Москва, 2008. — 222 с.
8. *Гофман-Кадошников, П. Б.* Руководство к практическим занятиям по генетике / П. Б. Гофман-Кадошников, С. Х. Ларцева. — Москва : Колос, 1975. — 223 с.
9. *Ефименко, Л. П.* Методические рекомендации к лабораторным занятиям по генетике с основами биометрии / Л. П. Ефименко, Г. Г. Марченко. — Саратов, 1988. — 187 с.
10. *Зацаринин, А. А.* Генетика и разведение сельскохозяйственных животных с основами частной зоотехнии : учебно-методическое пособие / А. А. Зацаринин, Т. С. Преображенская. — Саратов, 2010. — 36 с.
11. *Иванова, О. А.* Генетика / О. А. Иванова. — Москва : Колос, 1983. — 399 с.
12. *Карманова, Е. П.* Практикум по генетике / Е. П. Карманова, А. Е. Болгов. — Петрозаводск, 2004. — 202 с.
13. *Катмаков, И. С.* Генетика и биометрия. Часть I: Биометрия : учебное пособие / И. С. Катмаков, В. И. Гавриленко, А. В. Бушов. — Ульяновск, 2010. — 141 с.
14. *Квашнин, П. С.* Методические разработки к практическим занятиям по генетике / П. С. Квашнин. — Свердловск, 1974. — 47 с.

15. *Крестьянинов, В. Ю.* Сборник задач по генетике с решениями / В. Ю. Крестьянинов, Г. Б. Вайнер. — Саратов : Лицей, 1998. — 109 с.

16. *Крюков, А. М.* Задачник по генетике животных / А. М. Крюков, И. В. Горбунова. — Пенза, 2005. — 184 с.

17. *Ларцева, С. Х.* Практикум по генетике / С. Х. Ларцева, М. К. Муксинов. — Москва : Агропромиздат, 1985. — 288 с.

18. *Лисицын, А. П.* Методическое руководство к практическим занятиям по курсу «Генетика» (для студентов зоотехнического факультета) / А. П. Лисицын. — Москва, 1976. — 102 с.

19. *Лисицын, А. П.* Сборник задач по генетике с методическими указаниями к ним для студентов зооинженерного факультета / А. П. Лисицын, Г. П. Антипов, В. В. Лавровский. — Москва, 1989. — 111 с.

20. *Марченко, Г. Г.* Генетика сельскохозяйственных животных : сборник задач для лабораторно-практических занятий и самостоятельной работы студентов / Г. Г. Марченко, А. А. Зацаринин, О. И. Бирюкова. — Саратов, 2008. — 119 с.

21. *Марченко, Г. Г.* Методические рекомендации к лабораторным занятиям по генетике сельскохозяйственных животных / Г. Г. Марченко, Л. П. Ефименко. — Саратов, 1981. — 168 с.

22. *Меркурьева, Е. К.* Генетика / Е. К. Меркурьева, З. В. Абрамова, А. В. Бакай, И. И. Кочиш. — Москва : Агропромиздат, 1991. — 446 с.

23. *Меркурьева, Е. К.* Генетика с основами биометрии / Е. К. Меркурьева, Г. Н. Шангин-Березовский. — Москва : Колос, 1983. — 399 с.

24. *Муксинов, М. К.* Задачник по генетике / М. К. Муксинов. — Фрунзе, 1975. — 64 с.

25. *Хелевин, Н. В.* Задачник по общей и медицинской генетике / Н. В. Хелевин, А. М. Лобанов, О. Ф. Колесова. — Москва : Высшая школа, 1984. — 156 с.

26. *Чепур, В. К.* Методические указания к лабораторным занятиям по генетике для студентов II курса зооинженерного факультета / В. К. Чепур. — Одесса, 1984. — 65 с.

## **Новые издания по дисциплине «Генетика» и смежным дисциплинам**

1. *Алферова, Г. А.* Генетика : учебник для вузов / Г. А. Алферова, Г. П. Подгорнова, Т. И. Кондаурова ; под редакцией Г. А. Алферовой. — 3-е изд., испр. и доп. — Москва : Издательство Юрайт, 2021. — 200 с. — (Высшее образование).

2. *Алферова, Г. А.* Генетика. Практикум : учебное пособие для вузов / Г. А. Алферова, Г. А. Ткачева, Н. И. Прилипка. — 2-е изд., испр. и доп. — Москва : Издательство Юрайт, 2021. — 175 с. — (Высшее образование).

3. *Нахаева, В. И.* Общая генетика. Практический курс : учебное пособие для вузов / В. И. Нахаева. — 2-е изд., перераб. и доп. — Москва : Издательство Юрайт, 2021. — 276 с. — (Высшее образование).

4. *Осипова, Л. А.* Генетика. В 2 частях. Ч. 1 : учебное пособие для вузов / Л. А. Осипова. — 2-е изд., испр. и доп. — Москва : Издательство Юрайт, 2021. — 243 с. — (Высшее образование).

5. *Осипова, Л. А.* Генетика. В 2 частях. Ч. 2 : учебное пособие для вузов / Л. А. Осипова. — 2-е изд., испр. и доп. — Москва : Издательство Юрайт, 2021. — 251 с. — (Высшее образование).

6. *Филипченко, Ю. А.* Изменчивость и методы ее изучения / Ю. А. Филипченко. — Москва : Издательство Юрайт, 2021. — 239 с. — (Антология мысли).

**Учебным заведениям и библиотекам:**  
в отделе по работе с вузами  
тел.: (495) 744-00-12, e-mail: vuz@urait.ru

**Частным лицам:**  
список магазинов смотрите на сайте urait.ru  
в разделе «Частным лицам»

**Магазинам и корпоративным клиентам:**  
в отделе продаж  
тел.: (495) 744-00-12, e-mail: sales@urait.ru

**Отзывы об изданиях присылайте в редакцию**  
e-mail: gred@urait.ru

Новые издания и дополнительные материалы доступны  
на образовательной платформе «Юрайт» urait.ru,  
а также в мобильном приложении «Юрайт.Библиотека»

*Учебное издание*

**Катмаков Петр Сергеевич,  
Гавриленко Владимир Петрович,  
Бушов Александр Владимирович,  
Анисимова Екатерина Ивановна**

## **ГЕНЕТИКА**

Учебник для вузов

Под общей редакцией *П. С. Катмакова*

Формат 70×100<sup>1</sup>/<sub>16</sub>.  
Гарнитура «Charter». Печать цифровая.  
Усл. печ. л. 21,57.

**ООО «Издательство Юрайт»**  
111123, г. Москва, ул. Плеханова, д. 4а.  
Тел.: (495) 744-00-12. E-mail: izdat@urait.ru, www.urait.ru

