

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
ДЕПАРТАМЕНТ ОБРАЗОВАНИЯ, НАУЧНО-ТЕХНОЛОГИЧЕСКОЙ ПОЛИТИКИ  
И РЫБОХОЗЯЙСТВЕННОГО КОМПЛЕКСА  
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ  
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«ДОНСКОЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

# **ГЕНЕТИКА ЖИВОТНЫХ**

**Сборник задач**

**Персиановский  
2021**

УДК 636.082(075.8)

Г 34

Авторы: А.Г. Максимов, В.В. Федюк, Н.В. Иванова, Н.А. Максимов

Рецензенты: Пахомов А.П., д-р с.-х. наук, проф. каф. разведения с.-х. животных, частной зоотехнии и зоогигиены им. акад. П.Е. Ладана Донской ГАУ;  
Засемчук И.В., канд. с.-х. наук, доц. каф. разведения с.-х. животных, частной зоотехнии и зоогигиены им. акад. П.Е. Ладана Донской ГАУ;

Генетика животных : сборник задач / А.Г. Максимов, В.В. Федюк, Н.В. Иванова, Н.А. Максимов ; Донской ГАУ. – Персиановский : Донской ГАУ, 2021. –142 с.

В сборнике задач приводятся методические указания по решению задач и представлено более 300 задач по различным разделам курса генетики для обучающихся по направлениям подготовки 36.03.02 «Зоотехния», 35.03.07 «Технология производства и переработки сельскохозяйственной продукции», 36.05.01 «Ветеринария» и для аспирантов направления подготовки 36.06.01 «Ветеринария и зоотехния». Каждый раздел содержит краткое изложение основных теоретических положений и определений, примеры решения типовых задач по каждой теме.

УДК 636.082(075.8)

Рекомендовано к изданию методическим советом университета протокол № 3 от « 26 » \_05 \_ 2021 г.

© Максимов А.Г., Федюк В.В.,  
Иванова Н.В., Максимов Н.А., 2021  
© ФГБОУ ВО Донской ГАУ, 2021

## Содержание

Генетическая номенклатура (символика).....	4
Раздел 1. Моногибридное скрещивание. Полное доминирование.....	6
Раздел 2. Моногибридное скрещивание. Взаимодействие аллельных генов.....	14
Раздел 3. Ди – и полигибридное скрещивание при независимом комбинировании признаков .....	28
Раздел 4. Взаимодействие неаллельных генов .....	39
Раздел 5. Наследование признаков, сцепленных с полом .....	54
Раздел 6. Сцепленное наследование и кроссинговер .....	61
Раздел 7. Молекулярные основы наследственности .....	73
Раздел 8. Иммуногенетика .....	91
Раздел 9. Популяционная генетика .....	104
Раздел 10. Генетический контроль (мониторинг) за распространением болезней и аномалий в популяциях.....	123
Словарь терминов .....	133
Библиографический список .....	139

## ГЕНЕТИЧЕСКАЯ НОМЕНКЛАТУРА (символика)

Номенклатура — перечень и объяснение условных названий и терминов, употребляемых в какой-либо отрасли науки.

Основы генетической символики были заложены Грегором Менделем, применившим буквенную символику для обозначения признаков. Доминантные признаки были обозначены заглавными буквами латинского алфавита А, В, С и т.д., рецессивные — малыми буквами — а, b, с и т.д. Буквенная символика, предложенная Менделем, по сути, алгебраическая форма выражения законов наследования признаков.

Каковы же основные правила и рекомендации по обозначению генетических терминов и генов?

Для обозначения скрещивания принята следующая символика.

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

**Генотип** — совокупность наследственных задатков (генов) организма.

При генетическом анализе скрещивания ниже символов родителей выписывают все типы гамет (яйцеклеток и сперматозоидов). Первое поколение обозначается F<sub>1</sub> (Filli — дети), второе поколение — F<sub>2</sub> и т.д. Рядом приводят обозначения генотипов потомков.

**Гомозиготными** называют особей, получивших от отца и матери одинаковые наследственные задатки (гены) по какому-то конкретному признаку.

**Гетерозиготными** называют особей, получивших от отца и матери разные гены. Таким образом, по генотипу особи могут быть гомозиготными (АА или аа) или гетерозиготными (Аа).

**Фенотип** — совокупность всех признаков и свойств организма, доступных наблюдению и анализу. Фенотип формируется под влиянием генотипа и условий

среды. Фенотип можно выразить по определенному признаку такими словами, как рогатый или комолый, высокий или низкий, черный или красный.

Наследственные задатки (гены) альтернативных признаков были названы аллелями.

**Аллели (аллельные гены)** — разные формы одного гена, возникшие в результате мутаций и расположенные в одинаковых точках (локусах) парных гомологичных хромосом. Один аллельный ген (A или a) зигота получает с яйцеклеткой от матери, другой (A или a) — со сперматозоидом от отца.

Диплоидный набор соматических хромосом, в которых находятся аллельные гены, контролирующие развитие признака, обозначают символами:

$$\text{♀} \frac{A}{A} \times \text{♂} \frac{a}{a} \text{ или } \text{♀} AA \times \text{♂} aa.$$

Если ген, контролирующий развитие признака, находится в половой хромосоме, то его называют сцепленным с полом (более подробно в разделе 5). Генотип такой особи записывают следующим образом:

$$\text{самка} - \text{♀} \frac{A}{X} \frac{A}{X};$$

$$\text{самец} - \text{♂} \frac{A}{X} \frac{-}{Y} \text{ или } \text{♂} \frac{a}{X} \frac{-}{Y}$$

Ниже приводим формы записи некоторых гибридов:

$$\text{Моногибрид} - \frac{A}{a} \text{ или } Aa; \text{ дигибрид} - \frac{A}{a} \frac{B}{b} \text{ или } AaBb.$$

Гены, лежащие в одной и той же хромосоме, называют сцепленными.

Все гены какой-либо одной хромосомы образуют группу сцепления. Они обычно попадают в одну гамету и наследуются вместе, не подчиняясь менделеевскому принципу независимого распределения (более подробно в разделе 6).

$$\text{Сцепление между генами обозначается } \frac{AB}{ab}$$

## *РАЗДЕЛ 1*

### **МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ. ПОЛНОЕ ДОМИНИРОВАНИЕ**

**Моногибридным** называют скрещивание, при котором родительские особи различаются по одной паре признаков.

Гибридологический анализ основан на использовании системы скрещивания в ряде поколений для определения характера наследования признаков и свойств. Гибридологический анализ — основной метод генетики. Впервые гибридологический метод исследования, позволяющий установить чёткие закономерности в наследовании моногибридных признаков был разработан Г. Менделем.

**1. Закон единообразия гибридов первого поколения:** при скрещивании гомозиготных родительских форм, различающихся по своим признакам, первое поколение получается единообразным по фенотипу и генотипу. Признак, проявившийся у потомков (гибридов) первого поколения, Мендель назвал доминантным и наследственный задаток (ген) этого признака обозначил большой буквой алфавита (А, В и т.д.). Признак, оставшийся у гибрида скрытым, был назван им рецессивным, и наследственный задаток его был обозначен такой же, но малой буквой алфавита (а, в и т.д.).

**2. Правило расщепления:** во втором поколении моногибридного скрещивания наблюдается расщепление по фенотипу в соотношении 3 : 1, а по генотипу в соотношении 1 : 2 : 1 (одна часть особей, гомозиготных по доминантному признаку, две части гетерозиготных и одна часть гомозиготных по рецессивному признаку).

**3. Правило чистоты гамет:** у гетерозиготных особей наследственные задатки (гены) не смешиваются друг с другом, а передаются в половые клетки «в чистом» (неизменном) виде.

**4. Закон независимого наследования признаков** состоит в том, что во втором поколении каждая пара аллельных генов и признаков, определяемых ими, ведет себя независимо от других пар аллельных генов и признаков.

Скрещивание гибридов первого поколения (Аа) с особями, сходными по генотипу с родственными формами (АА или аа) т.е. с исходными особями, называется **возвратным**.

Скрещивание с рецессивной родительской формой (аа) называется **анализирующим**. Оно позволяет установить генотип интересующей нас особи (АА или Аа). Во втором случае расщепление у потомства по фенотипу и генотипу 1 : 1 или 50 : 50.

**Реципрокными** называют два скрещивания, в одном из которых определенным признаком обладает отец, а во втором мать:

♀ красная масть x ♂ черная масть;

♀ черная масть x ♂ красная масть.

### *Решение типовой задачи*

Давайте предположим, что скрещиваются гомозиготная черная морская свинка с белым самцом. Нам известно, что у морских свинок черная масть (А) доминирует над белой (а). Требуется установить, какой масти будет потомство, полученное от данного скрещивания.

Сначала необходимо научиться кратко записывать условия задачи. Они включают в себя сведения о признаках и генах, которые их обуславливают, а также сведения о генотипах родителей.

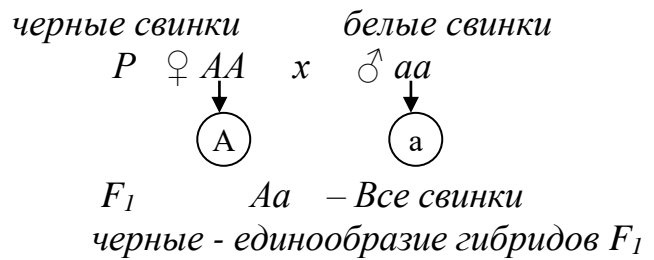
Вначале записываем признак, а через тире ген, который его обуславливает (детерминирующий ген): черная масть — А, белая масть — а.

Согласно условиям задачи, морская свинка гомозиготна по признаку черной масти. Следовательно, ее генотип АА.

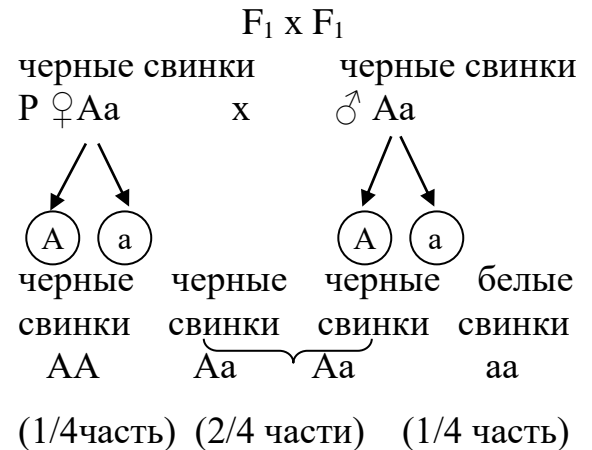
Самец же белой масти, значит его генотип аа (организм, имеющий рецессивный признак, всегда гомозиготен; в условиях задачи это не оговаривается).

**В общем виде схема проведения гибридологического анализа при моногибридном скрещивании может быть представлена таким образом:**

1. Запись сведений о фенотипах и генотипах скрещиваемых родительских особей.
2. Запись сортов (типов) гамет.
3. Запись всех возможных в результате случайного оплодотворения гамет фенотипов и генотипов потомства.
4. Если процесс скрещивания продолжается, то в таком же порядке ведется запись всех последующих этапов.



5. Гаметы.



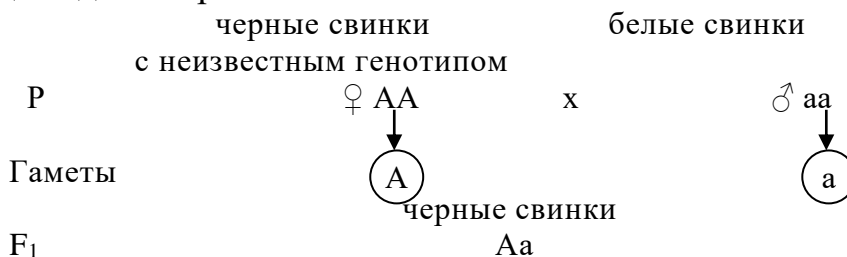
Расщепление у гибридов *F*<sub>2</sub> (второго поколения) по фенотипу — 3 : 1, т.е. 3 части черных и 1 часть белых свинок; по генотипу — 1 : 2 : 1, т.е. 1 часть **AA**, 2 части **Aa** и 1 часть **aa**.

При помощи анализирующего скрещивания не представляет трудности определить гомо- и гетерозиготность животного:



При анализирующем скрещивании получилось 50% животных с черной мастью и 50% — с белой. Таким образом, расщепление по фенотипу и генотипу составляет 1 : 1 или 50 : 50, а значит черная морская свинка была гетерозиготной.

В случае, если особь с неизвестным генотипом окажется гомозиготной (**AA**), то при анализирующем скрещивании у гибридов будет наблюдаться следующее единообразие:





## Задачи

1. Белая масть тонкорунных овец (А) доминирует над черной (а) мастью северных короткохвостых овец. Подозревается, что среди тонкорунных баранов имеются особи, гетерозиготные по масти. Можно ли установить это, если имеется несколько черных маток?

2. У крыс известна очень красивая мутация серебристой шерсти. При скрещивании с нормальными крысами, самки с серебристой шерстью всегда приносят нормальных крысят, а при возвратном скрещивании нормального самца из первого поколения с серебристой крысой получили 38 серебристых и 40 нормальных потомков. Решили проверить, какое расщепление получится во втором поколении. Получили 130 крысят. Сколько, по-вашему, из них будет иметь серебристую шкурку?

3. От спаривания самки со стоячими ушами с кобелем было получено 9 щенков. Четверо из них имели стоячие уши, а у остальных были висячие. Определите генотипы и фенотипы родителей и потомства, если известно, что висячие уши (H) доминируют над стоячими (h).

4. От спаривания свиноматки Мальвины 420 с хряком-производителем Вован 39 было получено 12 поросят. У 4-х поросят строение конечностей было нормальным (парнокопытность), а у остальных поросят они были сrostнопалыми. Определите генотипы и фенотипы родителей и потомства, если известно, что у свиней сrostнопалость доминирует над парнокопытностью.

5. У кур коротконогость (D) доминирует над нормальными ногами (d). При скрещивании кур было получено 362 цыпленка, из которых 89 имели нормальные ноги. Определите генотипы родителей и потомства.

6. У кур наличие гребня (C) доминирует над его отсутствием (c). При скрещивании гетерозиготных петуха и курицы, имеющих гребни, было получено 20 цыплят. Установите сколько из них будет без гребня?

7. У крупного рогатого скота ген черной масти (R) доминирует над геном красной масти (r). В фермерском хозяйстве Н.И. Сидоренко имеется гомозиготный черный бык и красные коровы. Требуется установить:

а) какая масть будет у телят первого поколения?

б) какая масть будет у телят второго поколения?

**8.** В ТОО «Аджика» имеется племенной бык-производитель красной масти. От этого быка и коров, имеющих в хозяйстве, получили 52 красных и 49 черных телят. Определите генотипы коров, если известно, что красная масть является рецессивным признаком.

**9.** Фермер Д.М. Гадов использовал 2 года быка Георгия, гетерозиготного по черной масти, в стаде коров, гомозиготных по черной масти. От этого быка осталось 35 дочерей, которых фермер спаривал с гомозиготным черным быком Громом. При спаривании было получено 34 дочери, которые от спаривания с гетерозиготным быком Аполлоном дали 34 теленка. Будут ли среди них телята красной масти и сколько?

**10.** На птицеферме учхоза «Донское» при скрещивании серых кур с белыми все потомство оказалось серым. При скрещивании особей из первого поколения с белыми особями получено 295 голов, из которых 146 было белых и 149 - серых. Определите тип скрещивания, генотипы исходных форм и их потомков.

**11.** В зверохозяйстве «Персиановское» получен приплод в 767 норок. Из них 195 норок имеют белую окраску (альбиносы). Определите генотипы исходных форм, если известно, что коричневый окрас меха (В) доминирует над белым (b).

**12.** Фермер И.А. Разумовский завез в свое хозяйство племенной высокопродуктивный комолый скот. От скрещивания этих животных он получил 29 телят, причем 7 из них были рогатыми. Объясните, как это могло произойти? Определите генотипы родителей и потомства, а также какой из двух признаков доминирует?

**13.** На ферме АО «Рога и Копыта» рогатых коров осеменяли спермой комолого быка-производителя. В итоге было получено 49 комолых и 52 рогатых теленка. В родословных этих коров комолые предки отсутствуют. Какой из двух признаков является рецессивным? Как зоотехнику-селекционеру объяснить это происшествие руководителю хозяйства?

**14.** У крупного рогатого скота сплошная окраска (S) доминирует над чёрно-

пёстрой (s). Местный малопродуктивный скот, имевший сплошную окраску, для повышения продуктивности был осеменен спермой быка черно-пестрой окраски. Помесей первого поколения вновь осеменили спермой черно-пестрого быка.

Какое количество потомков из второго поколения будет иметь сплошную и какое черно-пеструю окраску?

**15.** Фермер С.Х. Кусюсев купил у другого фермера быка со сплошной окраской для таких же коров. После их спаривания в первом поколении он получил 61 теленка, причем 29 из них были черно-пестрыми. Определите генотипы родителей и потомства, если известно, что сплошная окраска (S) является доминантным признаком?

**16.** У собак черная окраска шерсти (B) доминирует над коричневой (b). Определите тип скрещивания, генотипы родителей и потомства, если от спаривания коричневой самки с черным самцом было получено 8 черных и 7 коричневых щенят?

**17.** У заводчика лапхаундов-чемпионов (лапландский шпиц) от чёрных родителей было получено 9 щенят, из них 2 — коричневые. Каковы генотипы родителей и потомства и сколько щенят могут быть гомозиготами, если известно, что черная окраска шерсти (B) доминирует над коричневой (b).

**18.** Контрактура мышц — одно из рецессивных аутосомных заболеваний крупного рогатого скота, при котором конечности новорожденного теленка лишены подвижности. Определите, сколько телят из 97 голов будут страдать этой болезнью, если они получены от гетерозиготных родителей?

**19.** На птицефабрике были скрещены две линии кур: с оперенными ногами и голыми. В первом поколении у всех цыплят ноги были оперенные. Какие ноги будут во втором поколении от разведения «в себе» особей первого поколения. Определите, какой из признаков доминирует?

**20.** Наследственное заболевание крупного рогатого скота и свиней — порфирия — обусловлено накоплением порфирина в крови и некоторых других тканях организма животного. Это связано с чрезвычайной чувствительностью к солнечному свету. Проявляется заболевание в виде изъязвлений вокруг глаз, носа

и на других частях тела, не защищенных волосным покровом. Ген порфирии рецессивен (р) по отношению к его нормальному аллелю (Р). Определите:

а) какое расщепление ожидается в первом поколении, если родители здоровые, но гетерозиготны по гену порфирии;

б) какое расщепление ожидается в первом поколении, если один из родителей болен, а другой здоров, но гетерозиготен.

**21.** У кошек короткая шерсть (S) доминирует над длинной (ангорской). Кот Снежок, родители которого были гомозиготными по ангорской и короткой шерсти, спарен с кошкой Анфисой. Мать Анфисы имела длинную шерсть, а отец — гетерозиготен по этому признаку. Определите генотипы родителей, если от этого спаривания получено 2 ангорских и 6 короткошерстных котят.

**22.** У норок коричневый цвет меха (В) доминирует над голубовато-серым (b). Требуется установить:

а) какое потомство появится от спаривания гомозиготной коричневой норки с голубовато-серой;

б) какого генотипа и фенотипа будет в первом поколении при спаривании гетерозиготных коричневых норок?

**23.** У лошадей есть наследственная болезнь гортани, выражающаяся характерным хрипом при беге. От больных животных иногда рождаются здоровые жеребята. В конезаводе № 157 им. 1-й Конной Армии здоровый жеребец Сладкий несколько лет подряд спаривался с двумя кобылами. От матки № 1 получали только больных жеребят, а от матки № 2 — 2 больных и 2 здоровых жеребенка. Определите:

а) доминантна или рецессивная болезнь;

б) генотипы родителей и потомства для обоих вариантов скрещивания.

**24.** У собак наблюдается заболевание нервной системы, которое проявляется в возрасте 5-6 месяцев. Не будучи смертельным, оно в дальнейшем препятствует свободному передвижению больных собак.

Определите:

а) доминантна или рецессивная болезнь, если среди 109 щенят, родившихся в 18 пометах, данный дефект наблюдается у 27;

б) тип скрещивания, генотипы родителей, если от их скрещивания было получено 4 здоровых и 3 больных щенка.

**25.** При спаривании быка Горина красной степной породы, имевшего завитки на шее, с не курчавыми (нормальными) коровами той же породы получено 33 курчавых и 34 не курчавых теленка. Не курчавые коровы с не курчавыми быками давали только не курчавых телят.

Как наследуется курчавость? Определите генотип быка Горина. Можно ли создать нерасщепляющуюся линию курчавого скота красной степной породы?

**26.** Две соседние фермы обменялись хряками. Каждая ферма использовала хряка для спаривания с дочерьми предыдущего хряка на этой ферме. В итоге на обеих фермах начали рождаться безногие поросята. Дайте генетический анализ этому явлению. «Ампутированные» конечности обусловлены рецессивными генами aa.

**27.** Бесхвостость у кур (Rp) может быть вызвана разными причинами, в том числе резким изменением температуры в период первой недели инкубации, сильной тряской яиц или инъекцией инсулина в яйца перед инкубацией. Будет ли бесхвостость, полученная в результате воздействия указанных факторов, передаваться потомству так, как передают ее особи, имеющие ген Rp?

## РАЗДЕЛ 2

### МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ.

### ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ АЛЛЕЛЬНЫХ ГЕНОВ

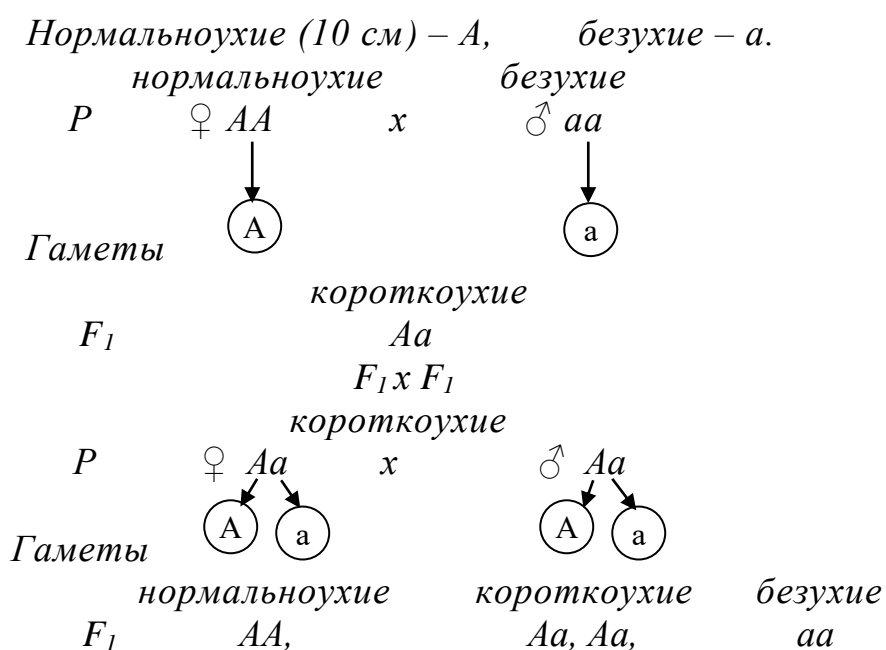
Вскоре после переоткрытия законов Менделя на животных и растениях разных видов было установлено, что не все признаки проявляют полное доминирование. Кроме него существует ряд других взаимодействий аллельных генов — промежуточное наследование, неполное доминирование, сверхдоминирование, кодоминирование и др.

Рассмотрим решение типовых задач при разных типах взаимодействия аллельных генов.

**При промежуточном характере наследования** (отсутствие доминирования) потомство первого поколения сохраняет единообразие, но не становится похожим полностью ни на одного из родителей, а обладает признаком промежуточного характера.

#### Решение типовой задачи

Например, известно, что среди овец наряду с нормальноухими имеются и животные с отсутствием ушей. Скрещивание безухих овец ( $aa$ ) с нормальноухими ( $AA$ ), имеющими длину уха  $\sim 10$  см, дает в первом поколении потомство ( $Aa$ ) исключительно с короткими ушами ( $\sim 5$  см).



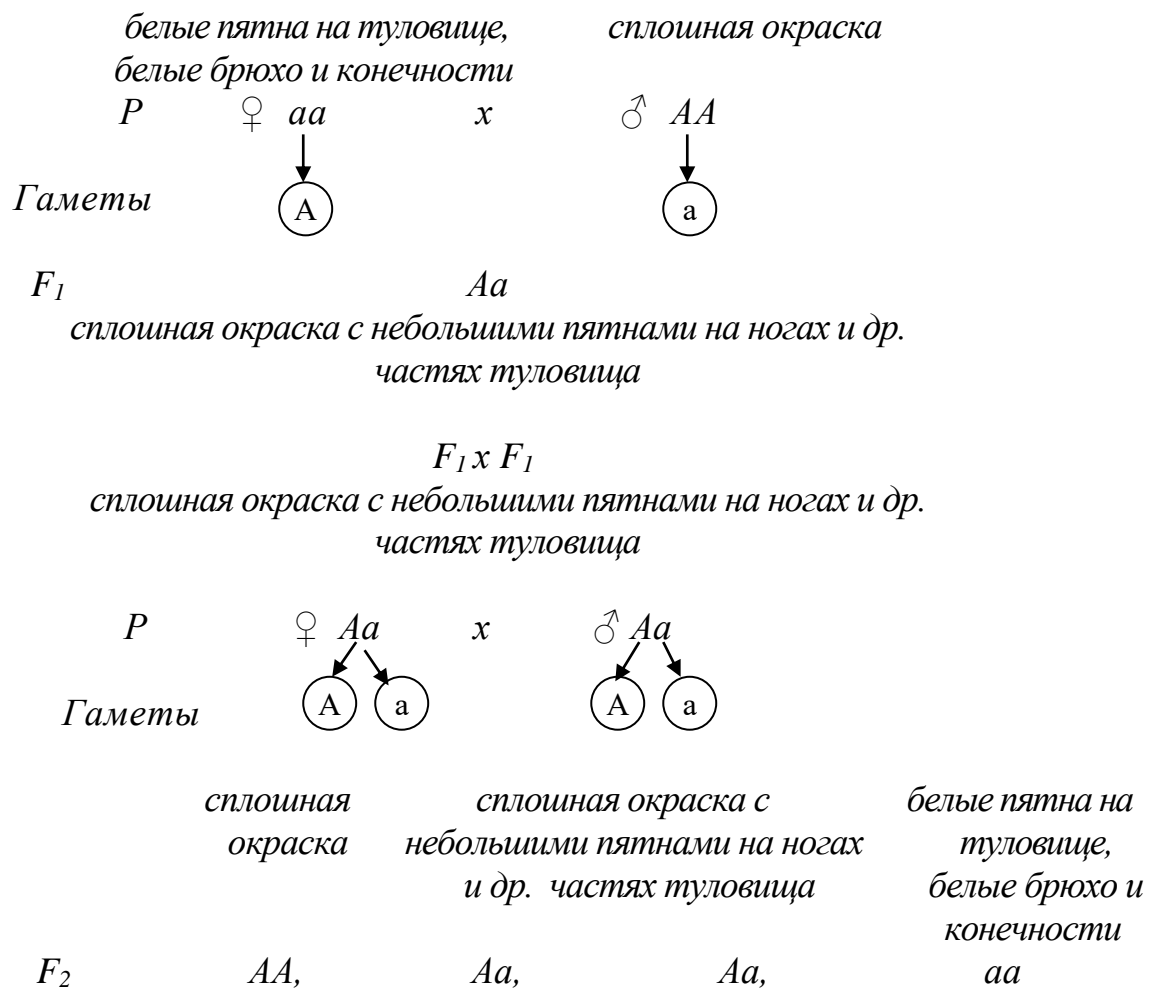
В  $F_2$  расщепление по фенотипу и генотипу одинаковое: 1 часть нормальноухих (AA), 2 части короткоухих (Aa) и 1 часть безухих (aa); 1:2:1.

Если у гибридов первого поколения признак занимает не среднее положение, а уклоняется в сторону родителя с доминирующим признаком, то тогда говорят о **неполном доминировании**.

### *Решение типовой задачи*

Предположим, при скрещивании коров с белыми пятнами на туловище, белым животом и конечностями с быками, имеющими сплошную окраску, получается потомство со шкурой однотонного окраса, но с небольшими пятнами на ногах или других частях туловища:

Белые пятна на туловище, белые брюхо и конечности — а, сплошная окраска — А.



В  $F_2$  одинаковое расщепление по фенотипу и генотипу: 1 часть телят со сплошной окраской (AA), 2 части — со сплошной окраской и небольшими

пятнами на ногах или других частях туловища (Aa) и 1 часть — с белыми пятнами на туловище, белым брюхом и конечностями (aa).

**При сверхдоминировании** у гибридов первого поколения проявляется *гетерозис* (превосходство над родителями по жизнеспособности, энергии роста, плодовитости и продуктивности).

**При кодоминировании** у гибридов в равной мере проявляются оба родительских признака: оба аллеля проявляют свое действие в полной мере, причем у гомозигот AA развивается признак A, у гомозигот A<sup>1</sup> A<sup>1</sup> — признак A<sup>1</sup>, а у гетерозигот AA<sup>1</sup> развиваются оба признака. Эта форма взаимодействия генов относится, в первую очередь, к наследованию структуры белков и антигенов, обуславливающих группы крови.

Например, в эритроцитах у крупного рогатого скота чаще встречается гемоглобин типа A (Hb-A) и типа B (Hb-B):

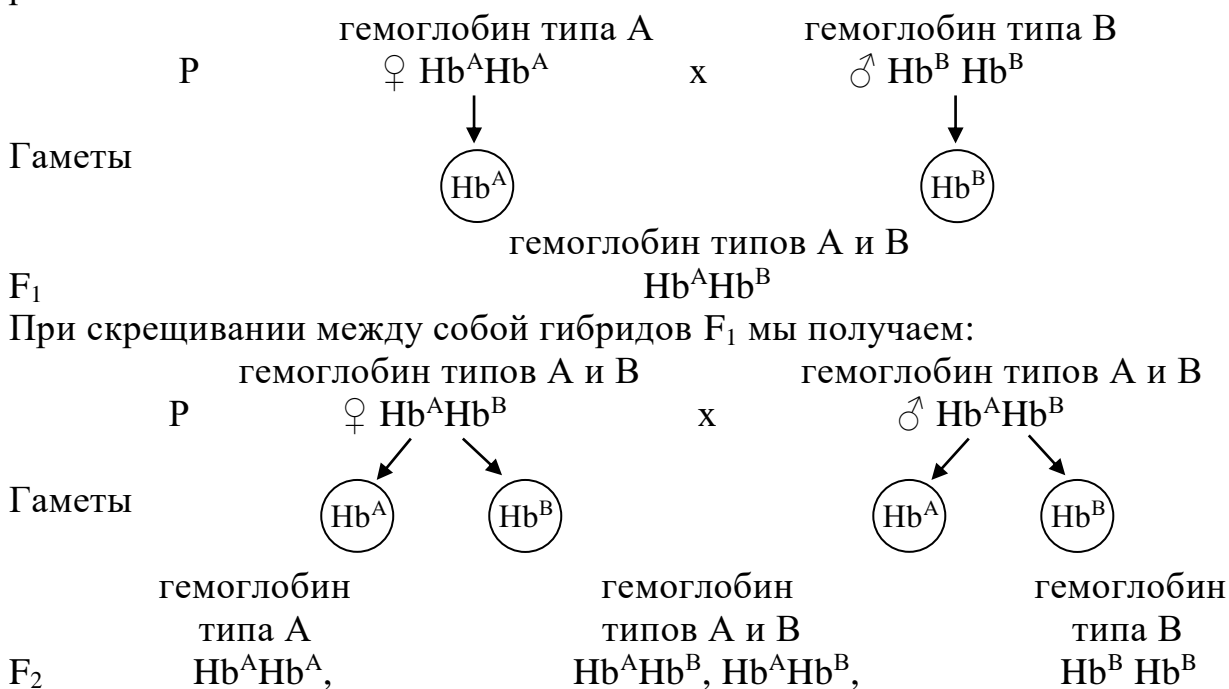
наличие гемоглобина A — Hb<sup>A</sup>,

наличие гемоглобина B — Hb<sup>B</sup>,

наличие гемоглобина типов A и B — Hb<sup>A</sup>Hb<sup>B</sup>.

#### **Решение типовой задачи**

Допустим, происходит скрещивание коровы и быка-производителя с разными типами гемоглобина.





Расщепление у гибридов второго поколения по фенотипу и генотипу одинаковое: 1 часть телят с гемоглобином типа А ( $Hb^A Hb^A$ ), 2 части — с гемоглобином типов А и В ( $Hb^A Hb^B$ ) и 1 часть — с гемоглобином типа В ( $Hb^B Hb^B$ ).

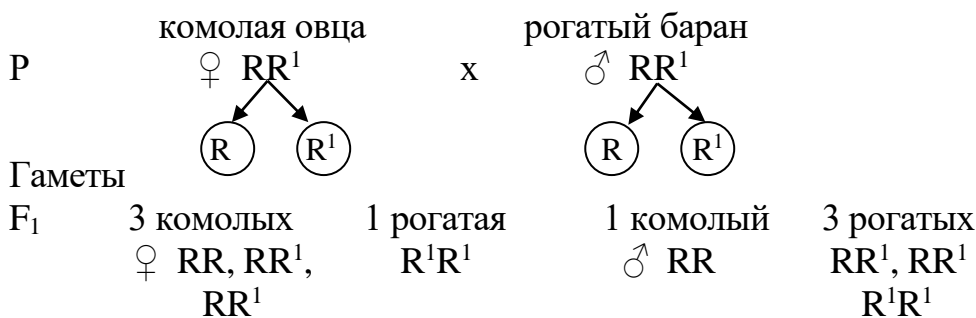
**Доминирование, связанное с полом** имеет место только в том случае, когда один и тот же ген у самцов доминирует над своим аллелем, а у самок оказывается рецессивным.

Например, у овцематок доминирует комолость ( $R$ ), а у баранов рогатость ( $R^1$ )

комолость —  $R$ , рогатость —  $R^1$ .

### **Решение типовой задачи**

Допустим, что гетерозиготная комоловая овца спаривается с гетерозиготным рогатым бараном. Хотя они и имеют одинаковые генотипы, но проявление признака (рогатости или комолости) зависит от пола животных.



Учитывая, что оба родителя гетерозиготные, они продуцируют гаметы обоих типов, поэтому в первом поколении получаем соответственно три разных комбинации гамет.

Фенотип маток при одинаковом генотипе отличается от фенотипа баранов, поэтому в первом поколении расщепление среди ярок и баранчиков следует рассматривать порознь.

Расщепление среди ярок составляет 3 комолых : 1 рогатая, а среди баранчиков — 3 рогатых : 1 комолый.

**Множественный аллелизм.** При данном типе взаимодействия аллельных генов ген, контролирующий развитие определенного признака, находится не в двухаллельном состоянии, как рассматривалось ранее, а может иметь три, четыре и большее число форм, появившихся в результате мутаций.

У сельскохозяйственных животных известны серии множественных аллелей разных признаков, гены которых обозначаются одной буквой с разными индексами.

Например у кур в локусе E установлена серия из 7 множественных аллелей: E-ген, обуславливающий распространение черного пигмента по всему телу (черные лангшаны);  $e^{wh}$  — полудоминантный пшеничный (лососевые фавероли; пшеничные бойцовые);  $e^+$  — дикий (наиболее близки бурые леггорны);  $e^b$  — коричный (светлые суссексы);  $e^s$  — пятнистая голова;  $e^{bc}$  — баттеркап (название породы — мутация в результате которой проявляются признаки беттеркап: цыплята с желтым пухом, с узкими продольными полосами на спине и с пятнами на голове);  $e^y$  — рецессивный пшеничный.

Ген E доминирует над всеми остальными аллелями и образует следующий последовательный ряд аллелей:

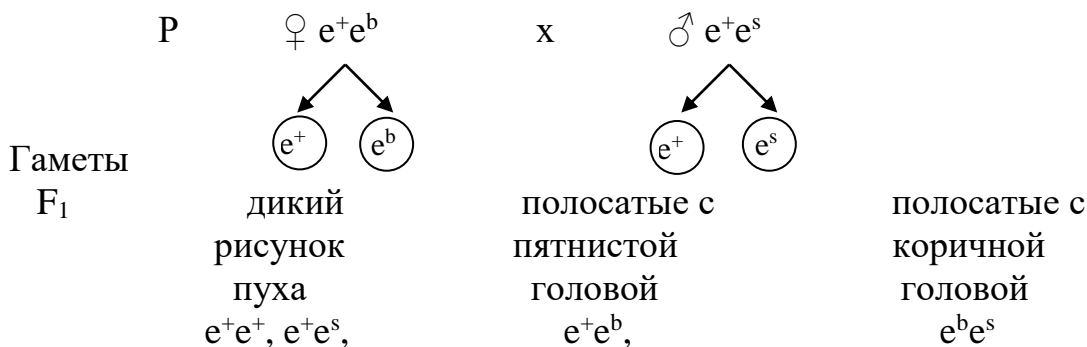
$E > e^{wh} > e^+ > e^b > e^s > e^{bc} > e^y$  (> знак доминирования).

Любая пара генов из приведенной серии подчиняется правилам Менделя.

### Решение типовой задачи

При скрещивании особей с генотипами  $e^+e^b$  и  $e^+e^s$  получили 46 «диких», 14 полосатых с пятнистой головой и 17 полосатых с коричной головой цыплят.

Расщепление в скрещивании аллеломорфных мутантов из серии локуса E у кур.



Отношения 2:1:1 (ожидаемое отношение 39: 19:19).

При скрещивании гомозиготных мутантов ♀ $e^ye^y$  x ♂ $e^ye^b$  и ♀ $e^ye^y$  x ♂ $e^ye^{bc}$  получаются *компаунды*, которые не дают возврата к дикому типу, что подтверждает множественный аллеломорфизм.

**Плейотропия** — это влияние одного гена на развитие двух и более признаков (множественное действие гена). Плейотропный ген по отношению к одному признаку может быть доминантным, а к другому — рецессивным.

Если плейотропный ген является полностью доминантным или рецессивным по отношению ко всем другим, обуславливаемым им признакам, то расщепление в потомстве полностью согласуется с правилами Менделя.

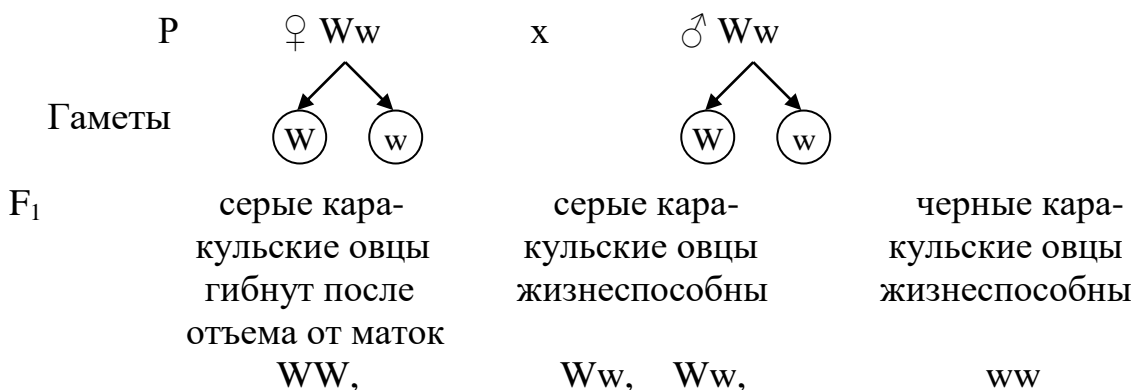
Если же действие в отношении одного признака является доминантным, а другого рецессивным, летальным, то в гомозиготном состоянии это приводит к гибели организма.

Например, у овец каракульской породы цвет шерсти и развитие рубца обуславливается одним геном: черная окраска шерсти и нормальное развитие рубца —  $w$ , серый цвет шерсти и недоразвитие рубца -аллелем  $W$ .

Ягнята, гомозиготные по гену  $WW$ , погибают после отбивки их от матерей из-за недоразвития рубца. Гомозиготный ( $ww$ ) и гетерозиготный ( $Ww$ ) молодой жизнеспособен.

### Решение типовой задачи

При скрещивании гетерозиготных серых овец каракульской породы мы получаем такие варианты потомства:



В F<sub>1</sub> выходит расщепление гибридов: 25% серых гомозиготных ягнят ( $WW$ ) гибнут после отбивки, 50% серых гетерозиготных ягнят ( $Ww$ ) жизнеспособны, 25% черных гомозиготных ягнят ( $ww$ ) жизнеспособны.

### Задачи

1. У шортгорнского скота чалую окраску имеют особи, гетерозиготные по аллелям красной и белой шерсти. Белые шортгорнские коровы часто бывают бесплодными. Имеется сообщение, что от одного белого шортгорнского быка-производителя было получено 20 чалых и красных

дочерей с нормальной плодовитостью и 10 белых дочерей, которые оказались бесплодными. Нет ли в этом сообщении информация, ставящая под сомнение его достоверность?

2. При скрещивании курчавоперых кур с петухами, имеющими обычное оперение, было получено 203 курчавоперых и 197 обычных по оперению цыплят. При дальнейшем скрещивании курчавоперых кур из первого поколения друг с другом было получено следующее потомство: 78 курчавоперых; 45 с обычным оперением; 40 сильно курчавоперых. Как наследуется курчавоперость у кур? Каковы генотипы всех особей, участвовавших в скрещивании? Какого потомства следует ожидать от скрещивания сильно курчавоперых особей с нормальными?

3. У мексиканского дога существует ген, вызывающий отсутствие шерсти. В гомозиготном состоянии он ведет к гибели потомства. При скрещивании двух нормальных догов часть потомства погибла. При скрещивании того же самца с другой самкой гибели потомства не наблюдалось. Однако при скрещивании между собой потомков этих двух помётов опять наблюдалась гибель щенков. Определите генотипы всех скрещиваемых особей.

4. Серая окраска шерсти ширази у ряда пород овец (каракульская, сокольская, малич) ценится значительно высоко, чем черная. Но попытки разведения ширази между двумя представителями данного феномена шерсти не удавались. По данным Глембоцкого, расщепление по гену серой окраски овец по двум совхозам «Караул-Базар» и «Каракуль» составило при рождении ягнят 1081 ширази и 1115 особей с обычной черной окраской. В дальнейшем наблюдалась значительная гибель потомства с шерстью окраски ширази, связанная с недоразвитием рубца у молодняка. Хозяйства понесли значительный экономический ущерб. Предложите способ, как избежать ущерба, наносимого гибелью части ягнят с феноменом окраски шерсти.

5. На острове Мэн на юге Англии вывели породу кошек с короткими хвостами. Гражданин Санкт-Петербурга привёз с собой котенка по кличке Билли с коротким хвостом на родину. Котёнок вырос, и в паре с бродячей уличной

кошкой, имевшей нормальный длинный хвост, вышло следующее потомство из четырёх котят: двое короткохвостых и двое длиннохвостых малыша. Заводчик короткохвостого кота подобрал одного котёнка с коротким хвостом (кошечку). Когда она выросла, он скрестил ее с отцом. В потомстве оказалось 6 котят, из них четверо с короткими хвостами. Как наследуется длина хвоста у кошек с острова Мэн? Почему при скрещивании между собой двух короткохвостых кошек в потомстве практически всегда оказываются длиннохвостые особи? Напишите генотип кота-отца (Билли) и всех других питомцев заводчика.

6. 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?

7. Желтая морская свинка при скрещивании с белой всегда дает кремовых потомков. Скрещивание кремовых свинок между собой дает расщепление: 1 желтая, 1 белая, 2 кремовые. Какой тип взаимодействия аллельных генов имеет место в данном случае? Какого потомства следует ожидать при скрещивании кремовой морской свинки с белой?

8. Кохинуровые норки (светлая окраска меха с черным «крестом» на спине) получают в результате скрещивания белых норок с темными. Скрещивание между собой темных норок дает темное потомство, а скрещивание между собой белых — белое. На звероферме АО «Мягкое золото» от скрещивания кохинуровых норок получено потомство — 185 белых, 193 темных и 380 кохинуровых. Назовите число особей и их окраску шерсти, которые являются гомозиготными по данному признаку. Какое потомство получится от скрещивания кохинуровых норок с белыми?

9. В колхозном стаде села Мондштадское от скрещивания чалых (сероголубых) шортгорнов получено 405 телят. Из них 204 теленка имели окраску родителей. Определите генотипы и фенотипы остальной части потомства, если известно, что чалые шортгорны рождаются при скрещивании красных и белых животных.

**10.** От скрещивания гнедых лошадей с альбиносами рождаются жеребята с золотисто-желтой окраской туловища при почти белой гриве и хвосте (так называемая окраска «паломино»). Попытки развести в чистой линии лошадей такой масти не удалось. При их скрещивании всегда возникало расщепление в отношении 1 гнедая: 2 паломино : 1 альбинос. Объясните данное расщепление. Как наследуется окраска паломино у лошадей?

**11.** У кур черный цвет оперения обуславливается геном В, а белый — геном В<sup>1</sup>. Гетерозиготные особи с генотипом ВВ<sup>1</sup> имеют голубое оперение. Определите:

а) будет ли происходить расщепление в первом поколении, при скрещивании двух черных особей; б) какое потомство ожидается в результате скрещивания белых и голубых кур; в) можно ли путем многократного отбора в ряде поколений вывести нерасщепляющуюся группу кур с голубым оперением?

**12.** В одном из кролиководческих хозяйств Луганской области Украины от скрещивания кроликов дикой окраски с гималайскими получено 120 крольчат, из них 60 с окраской дикого типа, 29 гималайских и 32 альбиносов. Определите генотипы родителей и потомков.

**13.** При скрещивании гималайских самок с шиншилловыми самцами в приплоде получают 25% альбиносов, которые на ферме не имеют спроса, потому данные особи уничтожаются. Как организовать подбор так, чтобы не допустить появления кроликов-альбиносов?

**14.** У овец ген К<sup>1</sup> обуславливает комолость, а ген К – рогатость. Доминирование этой пары аллелей зависит от пола животных. Известно, что у баранов рогатость доминирует над комолостью, а у маток наоборот – комолость доминирует над рогатостью. Необходимо определить:

а) какое расщепление ожидается в первом поколении при скрещивании рогатой овцы с комолым бараном; чей признак (отца или матери) унаследуют дочери и чей — сыновья; б) какое расщепление в первом поколении ожидается от скрещивания рогатого барана с комолой овцой, если оба родителя гомозиготны по данному признаку; чей признак (отца или матери) унаследуют сыновья и чей — дочери; в) какое расщепление ожидается в первом поколении при скрещивании

гетерозиготного рогатого барана с гетерозиготной комолой овцой?

**15.** Платиновые лисицы зачастую ценятся выше, чем серебристые, что диктуется сезонной модой. В это время звероводческие хозяйства стараются получить как можно больше платиновых щенков. Какие пары наиболее выгодно скрещивать для получения платиновых лисиц, если известно, что платиновость и серебристость определяются аллельными аутосомными генами, платиновость доминирует над серебристостью, но в гомозиготном состоянии ген платиновости вызывает гибель зародыша?

**16.** У кроликов гены нескольких типов окраски находятся в одних и тех же локусах и являются видоизменениями доминантного гена, который даёт дикий (сплошной) тип окраски. Ген дикой окраски ( $C$ ) доминирует над всеми остальными окрасками. Ген шиншилловой ( $C^1$ ) и гималайской ( $C^2$ ) окраски доминирует над геном альбинизма ( $c$ ). Гетерозиготы от шиншилловой и гималайской окрасок дают светло-серый цвет шерсти. Определите генотипы и фенотипы потомков в первом и во втором поколениях при скрещивании кроликов шиншилловой и гималайской окрасок. Можно ли создать стадо из кроликов светло-серой окраски при скрещивании таких особей между собой? Составьте генотипы скрещиваемых животных и их потомков.

**17.** Из-за сильного укорочения ног одна из пород кур названа «ползающими курами». При инкубации 15000 яиц, полученных от скрещивания ползающих кур между собой, вывелось 11247 цыплят, из которых 3723 цыпленка оказались с нормально длинными ногами, остальные – коротконогими. Определите генотипы вылупившихся цыплят и дайте характеристику генам.

**18.** У тонкорунных овец встречаются особи с укороченными ушами (стреловидные), корноухие (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 первого поколения «в себе» происходит расщепление потомства по фенотипу в соотношении: 1 часть длинноухих : 2 стреловидных : 1 безухих. Объясните, как наследуется этот признак?

**19.** От одной шортгорнской коровы было получено 5 телят, из них один бычок красной масти, две телочки — чалой и две — красной масти. Можно ли определить масть быка и коровы, от которых родились эти телята?

**20.** Признак укороченных ног у кур — К, доминирует над длинноногостью — к. При этом у гомозиготных по коротконогости цыплят клюв настолько мал, что они не могут пробить яичную скорлупу и гибнут, не вылупившись из яйца. В хозяйстве, разводящем только коротконогих кур получено 7000 цыплят. Сколько среди них будет коротконогих?

**21.** У серебристо-соболиных норок ость серебристая, подпушь светло-голубая. От скрещивания серебристо-соболиного самца с нормальными темными самками получили в потомстве 345 серебристо-соболиных и 325 темных норок. Величина помета составляла в среднем 5,11 щенка. При скрещивании серебристо-соболиных норок между собой было получено 19 особей родительского фенотипа и 10 темных норок при средней величине помета 3,65 щенка. Объясните результаты скрещиваний. Определите генотипы родителей и потомков.

**22.** Ганс Нахтсгейм исследовал наследственную аномалию лейкоцитов у кроликов. Эта аномалия обычно включает задержку типичной сегментации ядер некоторых клеток крови. Когда кролики, у которых обнаружили аномалию лейкоцитов, были скрещены с нормальными чистопородными кроликами, в первом поколении 217 потомков имели аномалию и 237 были нормальными. При скрещивании кроликов, имеющих аномалию, между собой, в первом поколении обнаружилось расщепление: 223 кролика оказались нормальными, и 39 — с аномалией и 39 крайне ненормальных потомков едва сумели видеть белый свет. Кроме того, они имели дефектные лейкоциты, сильные уродства скелетной мускулатуры и почти все умерли вскоре после рождения. Как наследуется аномалия крови у кроликов? Как можно объяснить появление сильно дефектных потомков при скрещивании аномальных кроликов? Почему их было только 39?

**23.** Бык Викинг норвежской опландской породы в результате спаривания со своими дочерьми дал 60 телят, из которых 12 имели сильно укороченный позво-



ночник. Все телята с этим дефектом погибли. Бык и дочери имели нормально развитый позвоночник. Как наследуется этот дефект?

**24.** Гетерозиготный бык голштинской породы несет рецессивный ген, вызывающий отсутствие шерсти. В гомозиготном состоянии этот ген ведет к гибели новорожденных телят. Определите вероятность рождения нежизнеспособного теленка от скрещивания этого быка с одной из его дочерей от нормальной коровы.

**25.** В XIX в. была популярной коротконогая порода крупного рогатого скота — декстер. Однако при подсчете потомства от внутривидового скрещивания оказалось, что  $1/4$  телят рождается мертвыми, а  $1/4$  — нормально длинноногими. Определите генотипы коротконогих особей и дайте характеристику генам.

**26.** У пчел ген, определяющий вислоккрылость, проявляется только в гетерозиготном состоянии, в гомозиготном состоянии он вызывает гибель организма. Известно, что у пчел самцы развиваются из неоплодотворенных яиц и являются гомозиготными. Определите: а) фенотипы и генотипы потомства от скрещивания вислоккрылой пчелы с нормальным трутнем; б) фенотипы и генотипы самцов-потомков вислоккрылых пчел.

**27.** У крупного рогатого скота ген D вызывает укороченность головы и ног, но улучшает мясные качества. В гомозиготном состоянии ген DD вызывает гибель организма. Определите, каким будет расщепление при спаривании между собой двух гетерозиготных животных, а также гетерозиготных с гомозиготными по рецессивному признаку.

**28.** Желтый и серый цвета шерсти мышей определяются двумя аллельными аутосомными генами. При скрещивании желтых мышей между собой получено 1193 желтых и 618 серых мышат. В дальнейшем мыши с желтой шерстью скрещивались с серыми. Определите соотношение цветовых окрасок в потомстве при втором варианте скрещивания и дайте характеристику генам.

**29.** Линейные карпы отличаются от обычных чешуйчатых тем, что чешуя у них расположена лишь одной полоской. Линейность доминирует над чешуйчатостью. Но при скрещивании чешуйчатых карпов с такими же чешуйчатыми особями — всё потомство оказывается только чешуйчатым. При скрещивании линей-

ных карпов с линейными в потомстве появляется  $1/3$  чешуйчатых и  $2/3$  линейных; при этом плодовитость снижается на 25%. Определите генотипы чешуйчатых и линейных карпов, дайте характеристику генам.

**30.** Стив разводил «в себе» индеек, гетерозиготных по рецессивному гену  $l_0$ . За два года из яиц было выведено 788 индюшат, из которых у 199 наблюдалась типичная для этого рецессивного гена аномалия «запрокидывания» головы. Мог ли этот ген  $l_0$  вызывать гибель гомозигот в период инкубации, и если мог, то в какой степени проявлялось его действие?

**31.** Адам обнаружил в линии черных домовых мышей особей, у которых на животе и изредка на спине располагаются белые пятна. Скрещивание пятнистых мышей с черными дает как черное, так и пятнистое потомство. Скрещивание пятнистых мышей между собой дает те же типы потомства, но при этом некоторое количество эмбрионов гибнет в возрасте 14 дней. Хвосты у этих эмбрионов закручены, а позвонки раздвоены. Какова генетическая основа таких результатов? Какие признаки доминантны, а какие рецессивны?

**32.** При скрещивании хохлатых уток с нормальными было получено 230 утят, из которых 105 было хохлатыми, а 125 нормальными. От скрещивания хохлатых уток между собой также появились хохлатые и нормальные утята (156 и 75 соответственно), причем часть эмбрионов погибала перед вылуплением. Какого потомства следует ожидать при скрещивании нормальных уток между собой?

**33.** У норки доминантный ген в гетерозиготном состоянии обуславливает серебристо-соболиную окраску меха («дыхание весны»), а особи, гомозиготные по данному признаку, рождаются мёртвыми. Рецессивные аллели обуславливают темно-коричневую (стандартную) окраску меха. Обозначьте буквенными символами генотипы, напишите схему скрещивания.

**34.** В инбредной линии белых леггорнов обнаружен рецессивный летальный ген  $m_x$ , вызывающий недоразвитие костей, входящих в состав надклювья. Гомозиготные зародыши  $m_x m_x$  погибают, ибо не способны пробить скорлупу. Ген  $m_x$  наследуется как менделирующий признак. Можно ли избежать действия гена  $m_x$ , используя селекционные приемы?

**35.** Дактилолизис — заболевание цыплят, в основе которого лежит ауто-сомная рецессивная мутация. Цыплята выводятся нормальными, на 7-8-й день жизни на подошве ног появляется припухлость и затвердение, затем образуются трещины и язвы, при тяжелой форме — некроз. От спаривания гетерозиготных кур и петухов по гену  $dl$  получено 228 нормальных цыплят и 70 больных дактилолизисом. Сходная патология (фенокопии) наблюдаются у генетически нормального молодняка при недостатке в рационе витамина  $B_3$  — пантотеновой кислоты и витамина  $H$  (биотина). Как можно очистить стадо от постэмбрионального полуплетального гена  $dl$ ? Возможно ли, что действие гена проявляется при недостаточном синтезе витаминов  $B_3$  и  $H$ ?

**36.** У нутрий известна серия аллелей локуса  $T$ :  $T > t^s > t^f > t^a$ .  $T$ -ген, осветляющий окраску до белой;  $t^s$  — контролирует развитие бежевой окраски;  $t^f$  — розовой;  $t^a$  — обуславливает серовато-коричневый налет;  $Tt^a$  — осветленные участки остевых волос белые, шкурка имеет серебристый вид;  $t^f t^f$  — розовые;  $t^s t^s$  — бежевые; гетерозиготы  $Tt^s$ ,  $Tt^f$  — серебристой окраски (белые);  $t^s t^a$  — компаунды (перламутровые с серо-дымчатым оттенком). При скрещивании гетерозиготных белых итальянских нутрий серебристой окраски с самцами бежевой окраски в  $F_1$ , получили 42 серебристых и 44 перламутровых нутрий-компаундов с серо-дымчатым оттенком. При разведении «в себе» в  $F_2$  произошло расщепление на перламутровых, бежевых и белых. Как наследуется масть у нутрий? Определите генотипы потомства в  $F_1$  и  $F_2$ .

**37.** Некоторые формы шизофрении наследуются как доминантные ауто-сомные признаки. У гомозигот пенетрантность равна 100%, у гетерозигот — 20%. Определите вероятность рождения больных детей в семье, где один из супругов гетерозиготен, а другой нормален в отношении анализируемого признака. Определите вероятность рождения больных детей в браке двух гетерозигот.

**38.** Арахнодактилия (паучьи пальцы) наследуется как доминантный ауто-сомный признак с пенетрантностью 30%. Определите вероятность появления аномалии у детей в семье, где оба родителя гетерозиготны по данному гену и у них уже родился один ребенок с паучьими пальцами.

### РАЗДЕЛ 3

## ДИ- И ПОЛИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ ПРИ НЕЗАВИСИМОМ КОМБИНИРОВАНИИ ПРИЗНАКОВ

*Дигибридным* можно считать скрещивание особей, различающихся по двум парам альтернативных признаков. Скрещивание особей, различающихся по многим признакам, называют *полигибридным*.

При ди- и полигибридном скрещивании могут быть 2 варианта.

Первый — неаллельные гены располагаются в одной паре гомологичных хромосом (в этом случае гены сцеплены между собой и наследуются вместе); второй — гены располагаются в негомологичных хромосомах (при мейозе расходятся в гаметы независимо друг от друга образуя всевозможные комбинации в зиготе).

В задачах данного раздела рассматривается наследование признаков, гены которых не сцеплены.

### Решение типовой задачи

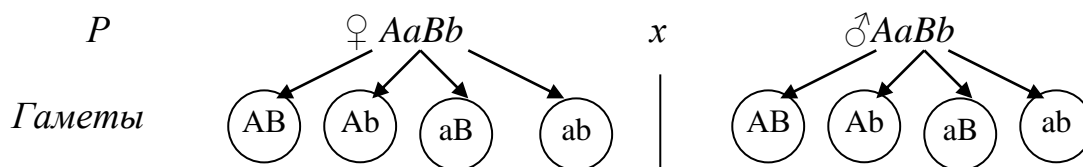
У свиней белая окраска щетины доминирует над черной, а сrostнопалость — над двупалостью. Какой фенотип и генотипа будет имеет потомство в первом и во втором поколениях от спаривания дигомозиготных белых сrostнопалых свиноматок с гомозиготным черным двупалым хряком?

Ход решения задачи такой же, как и при моногибридном скрещивании:



Все потомство  $F_1$  единообразное – по фенотипу белой масти сrostнопалое, а по генотипу – дигетерозиготное ( $AaBb$ ).

Для получения гибридов  $F_2$  проведем скрещивание гибридов  $F_1$  между собой.



Для нахождения генотипов и фенотипов гибридов  $F_2$  удобно пользоваться решеткой Пеннета:

$F_2$

гаметы / ♂	<i>AB</i>	<i>Ab</i>	<i>aB</i>	<i>ab</i>
♀ <i>AB</i>	белые сроснопалые <i>AABB</i>	белые сроснопалые <i>AABb</i>	белые сроснопалые <i>AaBB</i>	белые сроснопалые <i>AaBb</i>
<i>Ab</i>	белые сроснопалые <i>AABb</i>	белые двупалые <i>AAbb</i>	белые сроснопалые <i>AaBb</i>	белые двупалые <i>Aabb</i>
<i>aB</i>	белые сроснопалые <i>AaBB</i>	белые сроснопалые <i>AaBb</i>	черные сроснопалые <i>aaBB</i>	черные сроснопалые <i>aaBb</i>
<i>ab</i>	белые сроснопалые <i>AaBb</i>	белые двупалые <i>Aabb</i>	черные сроснопалые <i>aaBb</i>	черные двупалые <i>aabb</i>

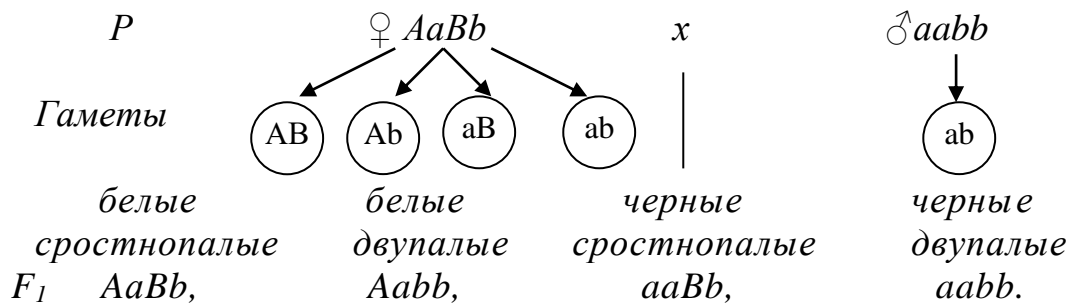
Для определения соотношения фенотипов во втором поколении следует подсчитать в клетках решетки Пеннета особей с разными генотипами: при наборе генов А-В- все потомки будут белыми сроснопалыми (9), А-*bb* — белыми двупалыми (3), *aa*В — черными сроснопалыми (3) и *aabb* — черными двупалыми (1).

Гены разных аллельных пар А, а и В, в — комбинируются независимо друг от друга, образуя различные сочетания генотипов.

Соотношение фенотипов в  $F_2$  ( $2^2 = 4$ ) составляет: 9 белых сроснопалых, 3 белых двупалых, 3 черных сроснопалых и 1 черный двупалый.

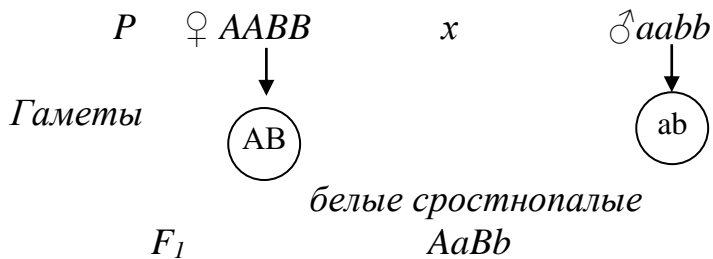
Расщепление по фенотипу составляет 9 : 3 : 3 : 1, а по генотипу ( $3^2 = 9$ ) — 1 : 2 : 2 : 4 : 1 : 2 : 1 : 2 : 1 (1*AABB* : 2*AABb* : 2*AaBB* : 4*AaBb* : 1*AAbb* : 2*Aabb* : 1*aaBB* : 2*aaBb* : 1*aabb*).

При анализирующем скрещивании гетерозиготную особь скрещивают с рецессивной родительской формой:



В *F*<sub>1</sub> получаем 50 % поросят с доминантными и 50 % - с рецессивными признаками (50 : 50 или 1:1).

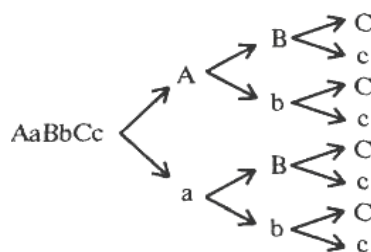
Если животное с доминантными признаками будет дигомозиготным, то полученные от скрещивания с *aabb* гибриды будут единообразными с доминантными признаками:



При полигибридном скрещивании техника решения задач аналогична. В каждом случае решение задачи надо начинать с правильной записи генотипов родителей, а затем с определения типов гамет, образуемых родителями.

Например, при скрещивании тригетерозиготных гибридов

♀ *AaBbCc* × ♂ *AaBbCc* надо определить типы гамет.



Гетерозиготный тригибрид образует 8 типов гамет:

*ABC*, *ABc*, *AbC*, *Abc*, *aBC*, *aBc*, *abC*, *abc*.

Гаметы родителей также, как и при дигибридном скрещивании заносят в решетку Пеннета, а на их пересечении в клетках решетки вписывают генотипы потомства. Расщепление по фенотипу составит 27:9:9:9:3:3:3:1.

## Задачи

1. У кроликов горностаевая окраска меха доминирует над белой, а короткая шерсть (пух) — над длинной. Гены обеих признаков не сцеплены. Гомозиготный длинношерстный кролик горностаевой окраски спаривается с белыми гетерозиготными по гену короткой шерсти самками. Определите генотип и фенотип потомства.

2. У овец ген белой масти (В) доминирует над геном черной масти (b), наличие сережек на шее (S) — над их отсутствием (s). От скрещивания черных овец с сережками на шее с белым бараном без сережек получали гибридов с генотипом BbSs. При скрещивании между собой гибридов первого поколения получили 16 потомков. Определите расщепление по генотипу и фенотипу у гибридов во втором поколении.

3. У овец ген белой масти (В) доминирует над черной (b), а ген длинных ушей (U) — над безухостью (u). Гетерозиготные по этому признаку животные имеют короткие уши. Гомозиготный белый длинноухий баран скрещивался с гетерозиготными белыми короткоухими овцематками. А помёте первого поколения было получено 40 ягнят. Сколько разных генотипов может быть получено в результате этого скрещивания? Сколько получают ягнят гомозиготных по обоим признакам? Сколько ягнят будет иметь короткие уши?

4. Скрещивание красного комолого скота (PPRR) с чалым рогатым скотом (pp RR') дает комолых животных, но половина из них чалой масти, половина красной. Какая часть потомства будет белой, чалой и комолой?

Комолость доминирует над рогатостью, красная и белая масти равноценны.

5. У кроликов длинная шерсть (пух) обуславливается рецессивным геном d, его аллель D контролирует развитие короткой шерсти, ген черной окраски шерсти S доминирует над геном альбинизма s. Дигетерозиготный черный короткошерстный кролик был скрещен с белыми гетерозиготными по короткошерстности самками. Получили 24 крольчонка. Определите генотипы и фенотипы потомства.

6. У крупного рогатого скота ген комолости (P) доминирует над геном

рогатости (р). Аллели, определяющие белую ( $R^1$ ) и красную (R) масть, не доминируют один над другим, поэтому гетерозиготные животные имеют чалую масть. От скрещивания дигетерозиготных быков и коров получили 48 телят.

Определите расщепление по фенотипу у потомства. Сколько телят было чалых комолых, чалых рогатых и красных комолых?

**7.** У крупного рогатого скота ген комолости (P) доминирует над геном рогатости (p). Аллели, определяющие белую ( $R^1$ ) и красную (R) масть, не доминируют один над другим, поэтому гетерозиготные животные имеют чалую масть. Красный гетерозиготный по комолости бык спарен с чалыми рогатыми коровами. Определите расщепление потомства по фенотипу.

**8.** У крупного рогатого скота ген черной масти (B) доминирует над геном рыжей масти (b), комолость (P) доминирует над геном рогатости (p), а ген белоголовости (E) доминирует над геном, обуславливающим сплошную окраску головы (e). Черный, комолый бык-производитель со сплошной окраской головы абердин-ангусский был скрещен с рыжими, рогатыми белоголовыми коровами. Полученные гибриды первого поколения были скрещены между собой. Определите расщепление по фенотипу у потомства во втором поколении.

**9.** Признак укороченных ног (K) у кур доминирует над длинноногостью (k), белый цвет оперения (B) доминирует над цветным оперением (b). У гомозиготных по коротконогости цыплят клюв настолько мал, что они не могут разбить яичную скорлупу и гибнут, так и не вылупившись из яйца. В хозяйстве, разводящем только коротконогих белых кур, получили 9000 цыплят. Определите, сколько среди них будет белых гетерозиготных коротконогих и сколько длинноногих цыплят?

**10.** У кур ген R вызывает развитие розовидного гребня, а аллельный ему ген r — листовидного. Оперенные ноги (O) доминируют над голыми ногами (o). Определите расщепление по фенотипу у 6000 цыплят, полученных от скрещивания гетерозиготных петухов с розовидным гребнем и оперенными ногами с курами, имеющими листовидный гребень и голые ноги.

**11.** Корова абердин-ангусской породы, черной масти (BB), комолая (PP), с



окрашенной головой (hh) была скрещена с быком-производителем герефордской породы, рогатым (pp), красной масти (bb) и с белой головой (HH). Какие фенотипы будут у потомства в первом и во втором поколении? Селекционер хочет вывести новую породу красной масти, комолую, белоголовую. Какая часть потомства из второго поколения будет обладать желательным фенотипом и генотипом?

**12.** При скрещивании голштинских коров (BBpphh) с герефордскими быками-производителями (bbPPHH) получили телят черных, комолых, белоголовых. При скрещивании гибридов первого поколения между собой получили 27 черных комолых телят с белой головой, 9 черных комолых с окрашенной головой, 9 черных рогатых с белой головой, 3 черных рогатых с окрашенной головой, 3 красных рогатых с белой головой и 1 красного рогатого с окрашенной головой. Составьте схему скрещивания и наследования признаков при независимом комбинировании у тригибридов.

**13.** У свиней ген белой масти доминирует над черной, а сrostнопалость — над двупалостью.

Имеются два белых хряка-производителя (Пушистик №15 и Щекастик №19) со сrostнопалыми ногами. Хряк Пушистик №15 при скрещивании с любыми свиноматками дает белое потомство, но при скрещивании с двупалыми свиньями половина потомства оказывается сrostнопалым, половина — двупалым. Щекастик №19 при скрещивании с черными свиноматками дает половину белого и половину черного потомства, а при скрещивании с двупалыми матками, только сrostнопалых потомков. Определите генотипы хряков и свиноматок, составьте схемы скрещивания.

**14.** Гомозиготная рыжая двупалая свиноматка при скрещивании с черным однопалым хряком дала лишь черное однопалое потомство. Возвратное скрещивание гибридов первого поколения с рыжими двупалыми хряками дало 10 черных однопалых, 9 рыжих однопалых, 11 черных двупалых и 10 рыжих двупалых поросят. Определите генотипы хряков и маток. Как наследуется однопалость, черная и рыжая масти?

**15.** Полосатые куры породы плимутрок с оперенными плюснами (BBff) были скрещены с петухом породы леггорн с черным оперением и оперенными плюснами (bbFF). Все потомство первого поколения было черным с оперенными плюснами. Определите фенотипы и генотипы у гибридов во втором поколении.

**16.** У кур ген оперенных ног (F) доминирует над голыми (f), а ген гороховидного гребня (P) — над простым (p).

Две курицы «С» и «Д» скрещены с петухами «А» и «В». Все четыре птицы имеют оперенные ноги и гороховидный гребень. Петух «А» с обеими курами дает потомство только с оперенными ногами и гороховидным гребнем. Петух «В» с курицей «С» дает как оперенных, так и голоногих цыплят, но с гороховидными гребнями; при скрещивании с курицей «Д» он дает цыплят только с оперенными ногами, некоторые из них имеют гороховидные, а некоторые простые гребни.

Начертите схемы скрещивания кур. Определите генотипы всех особей: «А», «В», «С» и «Д».

**17.** Голоногая курица с гороховидным гребнем, скрещенная с петухом, имеющим оперенные ноги и гороховидный гребень, дает потомство исключительно с оперенными ногами, а среди большинства особей с гороховидным гребнем встречается некоторое количество птиц с простыми гребнями. Определите генотипы родителей. Какое расщепление будет по этим признакам при скрещивании курицы с одним из её потомков, имеющим оперенные ноги и простой гребень?

**18.** Куры, имеющие белоснежный пух (s) и гороховидный гребень (P), скрещены с петухом с кремовым пухом (S) и простым гребнем (p). Определите фенотипы потомства в первом и во втором поколениях.

**19.** У кур ген белого оперения (A) доминирует над окрашенным (a), ген оперенных голеней (F) доминирует над голыми (f) и ген гороховидного гребня (P) доминирует над простым (p). Скрещена гомозиготная белая с оперенной голенью и гороховидным гребнем курица с гомозиготным окрашенным голоногим петухом с простым гребнем. Определите фенотипы потомков в F<sub>2</sub> при разведении F<sub>1</sub> «в себе».

**20.** Гомозиготные белые куры с оперенными ногами и с гороховидным гребнем скрещены с гомозиготным белым голоногим петухом с ореховидным гребнем. Какое расщепление по фенотипу будет по этим признакам при разведении первого поколения «в себе».

**21.** У кур ген черного оперения (E) доминирует над бурым (e) оперением, наличие хохолка (S) на голове доминирует над его отсутствием (s). Черная курица без хохолка скрещена с бурым хохлатым петухом. Половина потомства оказалась черным хохлатым, а другая половина — бурым хохлатым. Определите генотипы родителей и потомства.

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

**23.** У коров комолость (P) доминирует над рогатостью (p), а красная масть (R) равноценна белой ( $R^1$ ), поэтому гетерозиготные по масти животные чалые. Гомозиготный комолый белый бык-производитель спаривался с гомозиготными белыми рогатыми коровами. В первом поколении все телята были комолые белые. Телочки первого поколения спаривались с красными комолыми гетерозиготными быками. Определите генотипы родителей и телят в первом и во втором поколении.

**24.** У шортгорнской породы крупного рогатого скота ген R обуславливает красную масть,  $R^1$  — белую, гетерозиготные животные имеют чалую масть. Комолость доминирует над рогатостью. Чалые гетерозиготные коровы скрещены с красным рогатым быком. Определите генотипы и фенотипы потомства.

**25.** У крупного рогатого скота комолость (P) доминирует над рогатостью (p), а красная масть (R) равноценна белой ( $R^1$ ), гетерозиготные по масти животные имеют чалую масть. Какие соотношения генотипов и фенотипов у потомства получатся при следующих спариваниях:  $R^1R^1Pp \times RR^1pp$ ;  $RR^1PP \times RR^1Pp$ ;  $RRPp \times R^1R^1pp$ . Каковы фенотипы родительских особей.

**26.** Ген цветного оперения уток (O) доминирует над белым оперением

(о), ген наличия хохолка на голове (D) в гомозиготном состоянии обладает летальным действием — эмбрионы гибнут перед вылуплением из яйца. На ферме все утки и селезни имеют хохолок на голове и цветное оперение (OoDd). В инкубатор было заложено 2400 яиц, полученных в этом стаде. Составьте схему скрещивания и определите фенотипы потомства. Сколько утят не вылупятся из яиц? Какое количество полученных утят будет иметь хохолок на голове?

**27.** У свиней черная масть (С) доминирует над рыжей (с), прямой профиль головы (К) — над изогнутым (к). От черного хряка-производителя с прямым профилем головы и такой же свиноматки за два опороса получено 20 поросят, в том числе 7 черных с прямым, 4 черных с изогнутым профилем, 6 рыжих прямоголовых и 3 рыжих с изогнутым профилем. Составьте схему скрещивания и определите генотипы и фенотипы родителей и потомков.

**28.** В хозяйство, где занимаются разведением мясного скота, было завезено 50 черных комолых телок и один бык. Среди полученного от них потомства 28 телят были черные комолые, 10 — красные комолые, 8 — черные рогатые и 4 — красные рогатые. Определите, какие признаки являются доминантными, а какие рецессивными? Каковы генотипы завезенных животных? Определите теоретически ожидаемое расщепление в их потомстве.

**29.** У андалузских кур наблюдается неполное доминирование черной окраски оперения (В) над белой (b). Голубое оперение имеется только у гетерозиготных кур. Ген (О) оперенных голеней ног доминирует над голыми ногами (о). Какое потомство даст голубая курица, гетерозиготная по гену оперенных ног с белым голоногим петухом, с голубым гетерозиготным по гену оперенных ног петухом и с гомозиготным черным, имеющим оперенные ноги петухом?

**30.** Крупный рогатый скот типа африкандер имеет красную масть и рога, но в Африке популярна желтая масть. От скрещивания желтого комолого быка-производителя с красными рогатыми коровами было получено: 7 желтых комолых телят, 6 желтых рогатых, 7 красных комолых и 7 красных рогатых. Определите генотипы быка и коров, установите какой признак доминирует, а какой рецессивный?

**31.** Скрещивание абердинангусов с герефордами дает тригибридную особь (BbPpHh). Определите количество гамет, получаемых от таких животных. Установите, сколько квадратов должно быть в решетке Пеннета, чтобы можно было показать все возможные сорта гамет у животных  $F_1$  при скрещивании их между собой?

**32.** При проведении вводного скрещивания спаривали животных с генотипом aaBBSS и AAbbss. Селекционер хочет получить животных с генотипом aabbss. В каком поколении ( $F_x$ ) имеется возможность её получить и сколько необходимо вырастить особей для ее получения?

**33.** У кур нормальные ноздри (H) доминируют над высокими ноздрями (h), добавочные пальцы (T) доминируют над нормальными (t). Скрещивали кур из первого поколения, имеющих нормальные ноздри и добавочный палец, с петухами, имеющими высокие ноздри и нормальное количество пальцев. Определите какое расщепление по фенотипу у полученного потомства?

**34.** У кур черное оперение (R) доминирует над рыжим (r), ген узких ноздрей (U) доминирует над высокими (u). Скрещивали черных кур с нормальными узкими ноздрями с рыжим петухом с высокими ноздрями. Гибридов первого поколения скрещивали между собой. Во втором поколении получили 320 цыплят. Определите количество черных цыплят с узкими ноздрями и рыжих с узкими ноздрями.

**35.** У крупного рогатого скота черная масть (B) доминирует над красной (b), а комолость (P) — над рогатостью (p). В хозяйстве в течение ряда лет скрещивались черные комолые коровы с черными комолыми быками. Было получено 1280 телят, из них 722 черных комолых и 234 красных комолых. Определите генотипы родителей и количество рогатых телят. Установите, сколько было получено красных рогатых телят?

**36.** В хозяйстве от 800 красных рогатых коров было получено 764 теленка, из них красных 384, комолых — 371, рогатых — 393. Определите генотипы родителей и количество черных телят.

**37.** У крупного рогатого скота ген комолости (P) доминирует над

геном рогатости ( $p$ ), красная ( $R$ ) и белая ( $R^1$ ) масть не доминируют друг над другом, поэтому гетерозиготные особи имеют чалую масть. От скрещивания дигетерозиготных быков и коров было получено 448 телят. Определите, сколько телят было чалых комолых и сколько красных комолых?

**38.** У человека глаукома взрослых имеет две формы: одна определяется доминантным аутосомным геном, другая — рецессивным аутосомным, не сцепленным с предыдущим геном.

а) Какова вероятность рождения ребенка с аномалией, если оба родителя гетерозиготы по обеим парам патологических генов?

б) Какова вероятность рождения детей с аномалией, если один из родителей гетерозиготен по обеим парам патологических генов, а другой нормален по зрению и гомозиготен по обеим парам генов?

**39.** У человека полидактилия, близорукость и отсутствие малых коренных зубов передаются как доминантные аутосомные признаки.

а) Какова вероятность рождения детей без аномалий в семье, где оба родителя страдают всеми тремя недостатками, но гетерозиготны по всем трем парам генов?

б) Определите вероятность рождения детей без аномалий в семье, где бабушка по линии жены была полидактильной, а дед близорукий, по остальным признакам они нормальны. Их дочь унаследовала обе аномалии. Бабушка по линии мужа не имела малых коренных зубов, имела нормальное зрение и пятипалую кисть. Дед был нормален в отношении всех трех признаков. Сын унаследовал аномалию матери.

## РАЗДЕЛ 4

### ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ НЕАЛЛЕЛЬНЫХ ГЕНОВ

У сельскохозяйственных животных и птицы выявлены все формы взаимодействия неаллельных генов (новообразование, комплементарность, модифицирующее действие, эпистаз, полимерия). Типовые расщепления при разных типах взаимодействия неаллельных генов указаны в таблице 1.

Таблица 1

ТИПОВЫЕ РАСЩЕПЛЕНИЯ ПРИ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ НЕАЛЛЕЛЬНЫХ ГЕНОВ					
ТИП ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ГЕНОВ	ГЕНОТИПЫ				РАСЩЕПЛЕНИЕ
	A-B-	A-bb	aaB-	aabb	
Дигибридное скрещивание .	9	3	3	1	9:3:3:1
Комплементарное взаимодействие – 1 .	9	3	3	1	9:3:3:1
Комплементарное взаимодействие – 2 .	9	3	3	1	9:7
Комплементарное взаимодействие – 3 .	9	3	3	1	9:3:4
Комплементарное взаимодействие – 4 .	9	3	3	1	9:6:1
Доминантный эпистаз – 1 .	9	3	3	1	12:3:1
Доминантный эпистаз – 2 .	9	3	3	1	13:3
Рецессивный эпистаз – 1 .	9	3	3	1	9:3:4
Рецессивный эпистаз – 2 .	9	3	3	1	9:7
Некумулятивная полимерия .	9	3	3	1	15:1
Кумулятивная полимерия* .	9	3	3	1	1:4:6:4:1

**\*Примечание:** при кумулятивной полимерии расщепление по фенотипу зависит от количества в генотипе особи доминантных полимерных генов ( $A_n=4$ ;  $A_n=3$ ;  $A_n=2$ ;  $A_n=1$ ;  $a_n=4$ , а расщепление будет 1:4:6:4:1 соответственно).

Схемы записи результатов гибридологического анализа при всех этих типах взаимодействия неаллельных генов ничем не отличаются от того, если бы их записывали при дигибридном или полигибридном скрещивании. Сходны и результаты скрещивания по типам гамет на различных этапах скрещивания, а также по типам и количественному соотношению генотипов. Единственное различие — в типах и количественном соотношении фенотипов. Для каждого из этих скрещиваний они специфичны, именно по этому показателю определяется сам тип взаимодействия.

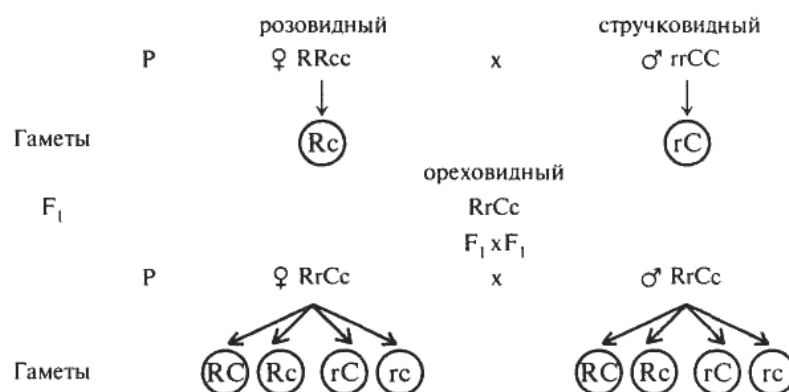
**Новообразованием** – это такой тип взаимодействия неаллельных генов, когда при их сочетании в одном организме развивается совершенно новая форма признака.

Например, у кур гены розовидного и стручковидного гребня не являются аллельными. Стручковидный и розовидный гребни доминируют над листовидным. При скрещивании кур породы виандот, имеющих розовидный гребень (RRcc), с петухами породы брама со стручковидным гребнем (rrCC) у потомков F<sub>1</sub> (RrCc) в результате взаимодействия два доминантных генов R и C развивается новая форма гребня — ореховидная. Скрещивание потомков первого поколения между собой ведет к получению во втором поколении (рис. 1) четырех разных фенотипов в соотношении: 9 — с гребнем ореховидной формы (R-C-), 3 — с гребнем розовидной формы (R-cc), 3-со стручковидным гребнем (rrC-) и 1 — с листовидным (rrcc). Расщепление по фенотипу 9:3:3:1.

Взаимодействие неаллельных генов R и C обуславливает образование новой формы гребня, в то время как каждый из этих генов в отдельности проявляет свой собственный эффект. Особь с листовидным гребнем является двойным рецессивом (rrcc).

**Комплементарными** называют неаллельные гены, которые при совместном взаимодействии в гомозиготном или гетерозиготном состоянии вызывают развитие нового признака, отсутствующего у родителей.

Например, при скрещивании белых минорок с белыми шелковистыми курами потомки первого поколения получают окрашенными. Для развития окраски необходимо, чтобы в организме синтезировались тирозин (предшественник меланина) и фермент тирозингидроксилаза, без которого пигмент не образуется.



Второе поколение F<sub>2</sub>

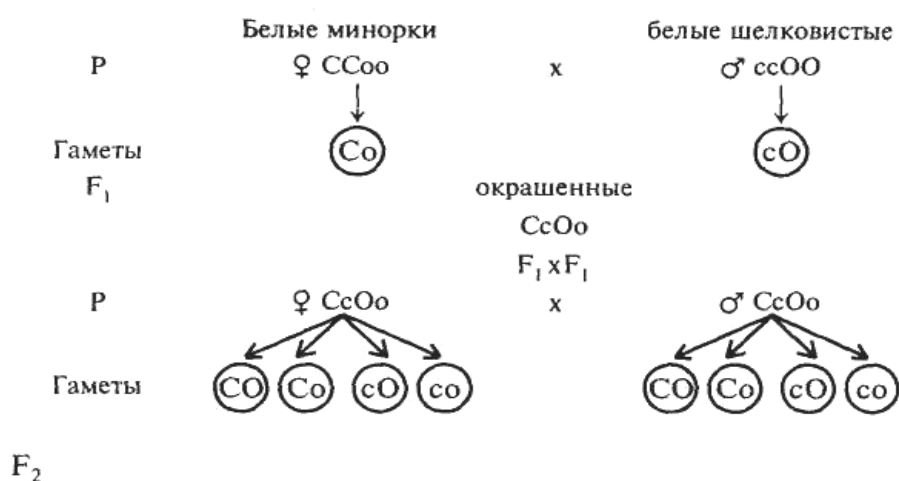


гаметы ♂	♀	RC	Rc	rC	rc
RC		Ореховидный RRCC	Ореховидный RRCc	Ореховидный RrCC	Ореховидный RrCc
Rc		Ореховидный RRCc	Розовидный RRcc	Ореховидный RrCc	Розовидный Rrcc
rC		Ореховидный RrCC	Ореховидный RrCc	Стручковидный rrCC	Стручковидный rrCc
rc		Ореховидный RrCc	Розовидный Rrcc	Стручковидный rrCc	Листовидный rrcc

Рис.1 Наследование формы гребня у кур при взаимодействии двух пар генов (новообразование)

Обычно способность синтезировать какое-либо вещество доминирует над неспособностью к его образованию.

Белые минорки имеют генотип  $CCoo$ . Они способны синтезировать тирозин, необходимый для образования пигмента, но не имеют способность к синтезу фермента тирозингидроксилазы, который превращает это вещество в пигмент. Белые шелковистые куры имеют генотип  $ccOO$ . Они не способны синтезировать тирозин, но обладают способностью синтезировать фермент. При спаривании таких кур между собой ( $CCoo \times ccOO$ )  $F_1$  ( $CcOo$ ) получается окрашенным. В этом случае произошло образование пигмента в результате включения в генотип птиц  $F_1$  обоих доминантных генов —  $C$  (обуславливающего синтез тирозина) и  $O$  (обуславливающего синтез фермента). В  $F_2$  получаем (рис. 2) 9 окрашенных птиц ( $C-O-$ ), а 7 — белых (3 —  $C-oo$ , 3 —  $ccO-$  и 1 —  $cco$ ).



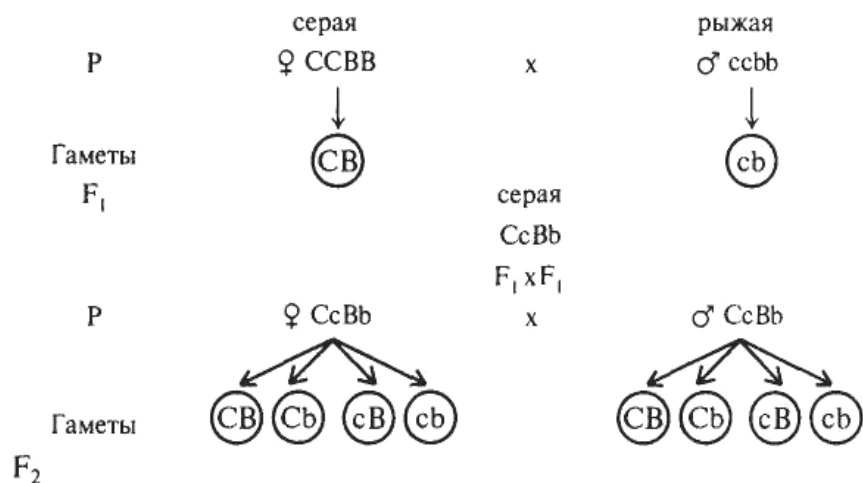
гаметы ♂	♀	CO	Co	сО	со
CO		Окрашенные ССОО	Окрашенные ССОо	Окрашенные СсОО	Окрашенные СсОо
Co		Окрашенные ССОо	Белые ССоо	Окрашенные СсОо	Белые Ссоо
сО		Окрашенные СсОО	Окрашенные СсОо	Белые ссОО	Белые ссОо
со		Окрашенные СсОо	Белые Ссоо	Белые ссОо	Белые ссоо

Рис.2. Наследование окраски оперения у кур при комплементарном взаимодействии генов

**Эпистаз** — это такой тип взаимодействия неаллельных генов, при котором один ген подавляет действие другого неаллельного гена ( $A > B$  или  $A < B$ ).

Гены, подавляющие действие других генов, называются ингибиторами (супрессорами, эпистатическими), а подавляемые — гипостатическими. При доминантном эпистазе в качестве ингибитора (эпистатического) выступает доминантный ген, а при рецессивном эпистазе — рецессивный. При доминантном эпистазе у потомков второго поколения могут быть два типа расщепления: 12:3:1 или 13:3; а при рецессивном эпистазе — 9:7 или 9:3:4.

Например, у лошадей серая доминирующая масть, связанная с ранним поседением, перекрывает все другие масти. При скрещивании серой лошади генотипа ССВВ с рыжей, генотипа ссbb, в первом поколении все потомки будут серыми с генотипом СсVb. При скрещивании потомков первого поколения между собой во втором поколении (рис. 3) наблюдается расщепление по фенотипу: 12 серых (С--), 3 вороных (ссV-) и 1 рыжая (ссbb). Аллель серой масти (С) перекрывает действие других независимых генов окраски. Все лошади, имеющие в генотипе аллель С, будут серыми. Если аллель С отсутствует, при наличии в генотипе аллеля V лошадь будет вороной (ссVV, ссVb) и лошадь с генотипом ссbb, двойным рецессивом, будет рыжей окраски.



гаметы / ♂ \ ♀	CB	Cb	cB	cb
CB	Серая CCBB	Серая CCBb	Серая CcBB	Серая CcBb
Cb	Серая CCBb	Серая CCbb	Серая CcBb	Серая Ccbb
cB	Серая CcBB	Серая CcBb	Вороная ccBB	Вороная ccBb
Cb	Серая CcBb	Серая Ccbb	Вороная ccBb	Рыжая ccbb

Рис. 3. Эпистаз при наследовании серой, вороной и рыжей масти у лошадей

**Полимерией** называют такое явление, когда развитие того или иного признака организма обусловлено взаимодействием двух или более пар генов, оказывающих сходное воздействие на развитие этого признака.

Полимерия может проходить по аддитивному (когда действие полимерных генов суммируется) или по мультипликативному типу (действие полимерных генов как бы перемножается).

По типу полимерии наследуются все количественные признаки (живая масса, прирост, удои, жирномолочность, настриг шерсти, яйценоскость и др.). При полимерном наследовании развитие признака обуславливается двумя или несколькими парами однозначно действующих генов. Чем больше доминантных полимерных генов содержит организм, тем сильнее выражен такой признак.



## Второе поколение F2

гаметы ♂	♀	$A_1 A_2$	$A_1 a_2$	$a_1 A_2$	$a_1 a_2$
$A_1 A_2$	Темно-красное $A_1 A_1 A_2 A_2$	Красное $A_1 A_1 A_2 a_2$	Красное $A_1 a_1 A_2 A_2$	Светло-красное $A_1 a_1 A_2 a_2$	
$A_1 a_2$	Красное $A_1 A_1 A_2 a_2$	Светло-красное $A_1 A_1 a_2 a_2$	Светло-красное $A_1 a_1 A_2 a_2$	Бледно-красное $A_1 a_1 a_2 a_2$	
$a_1 A_2$	Красное $A_1 a_1 A_2 A_2$	Светло-красное $A_1 a_1 A_2 a_2$	Светло-красное $a_1 a_1 A_2 A_2$	Бледно-красное $a_1 a_1 A_2 a_2$	
$a_1 a_2$	Светло-красное $A_1 a_1 A_2 a_2$	Бледно-красное $A_1 a_1 a_2 a_2$	Бледно-красное $a_1 a_1 A_2 a_2$	Белое зерно $a_1 a_1 a_2 a_2$	

Рис. 4. Наследование окраски зерен пшеницы при полимерии

**Модифицирующее действие генов.** Гены, не проявляющие собственного действия, но усиливающие или ослабляющие эффект действия других генов, называются *генами-модификаторами*.

Например, у ряда пород кур (черные испанские, орпингтоны, польские и др.) при действии генов-ослабителей черной пигментации происходит ослабление и нарушение стандартной окраски оперения.

Ген  $Li$  — ослабитель коричневой окраски оперения, сцепленный с полом, превращает все участки оперения коричневой окраски в бледно-желтые. Рecessивный аутосомный мутантный ген лавандовой окраски  $lav$  превращает черную окраску оперения в серую, а красную в палевую.

У кроликов известен ген-модификатор  $H$ , усиливающий голубую масть у венской голубой породы.

У крупного рогатого скота гены-модификаторы контролируют пеструю окраску у группы черно-пестрых пород

## Задачи

1. В первом поколении от скрещивания зеленого и белого волнистых попугайчиков все потомство оказалось зеленым. Во втором поколении выделяются фенотипические классы в следующем отношении: 29 зелёных, 8 желтых, 9 голубых, 2 белых попугайчиков. Каковы генотипы родителей и потомков? Какие еще два фенотипических класса попугайчиков можно скрестить, чтобы получить такое же расщепление во втором поколении?

2. От скрещивания платиновой норки с серебристо-соболиным самцом было получено 6 коричневых норок и 5 серебристо-соболиных. При скрещивании той же самки с другим серебристо-соболиным самцом в нескольких пометах получили: 7 — серебристо-соболиных, 6 — с очень редкой и красивой окраской «дыхание весны», 8 — коричневых, 6 — платиновых норок.

При скрещивании между собой двух норок с окраской меха «дыхание весны» в потомстве всегда вылеплялась примерно треть особей с платиновой окраской.

Определите генотипы родителей и потомков. Как наследуется окраска меха «дыхание весны» у норок? Какого потомства следует ожидать от скрещивания норок с окраской меха «дыхание весны» с коричневым самцом?

3. В зверохозяйстве «Хвосты и лапки» скрещиваются две линии норок с бежевой и серой окраской меха. У гибридов первого поколения наблюдается коричневая окраска меха (дикий тип). У гибридов второго поколения получили следующее расщепление: 14 серых, 46 коричневых, 5 кремовых, 16 бежевых норок. Как наследуются эти окраски? Какое может быть получено потомство от скрещивания гибридных коричневых норок с кремовыми?

4. При скрещивании коричневоглазых дрозофил одной линии с ярко-красноглазыми мухами другой линии все потомство первого поколения имело нормальные темно-красные глаза (дикий тип). Во втором поколении обнаружено: 116 мух с нормальными глазами, 44 — с коричневыми, 42-с ярко-красными и 13 — с белыми глазами. Откуда в потомстве второго поколения взялись белоглазые мухи? Определите характер взаимодействия генов и дайте характеристику действия каждого из них в процессе образования глазных пигментов у дрозофилы.

5. От скрещивания зеленых и алых меченосцев в первом поколении все рыбки были кирпично-красной окраски, а во втором поколении получено 50 кирпично-красных, 5 лимонных, 18 алых и 17 зеленых. Как наследуется окраска тела у меченосцев? Определите генотип исходных родительских форм рыб. Что получится, если скрестить алых меченосцев с лимонными?

6. Белое оперение у кур определяется двумя парами несцепленных не аллельных генов. В одной паре доминантный ген определяет окрашенное оперение, рецессивный — белое оперение. В другой паре доминантный ген подавляет окраску, рецессивный — не подавляет окраску.

А). При скрещивании белых кур получено потомство из 1680 цыплят. Среди них 315 цыплят имели окрашенное оперение, а остальные белое. Определите генотипы родителей и окрашенных цыплят.

Б). На птицеферме ГППЗ «Аждаха» скрещивали белых кур с пестрыми и получили 5055 белых цыплят, окрашенных — 3033. Определите генотипы родителей и потомства.

В). На птицефабрике «Двалин» от скрещивания кур белой и пестрой окраски получено 917 пестрых и 915 белых цыплят. Определите генотипы родителей и потомства.

7. Окраска мышей определяется двумя парами несцепленных неаллельных генов. Доминантный ген одной пары обуславливает серый цвет, его рецессивный аллель — черный. Доминантный ген другой пары способствует проявлению цветности, его рецессивный аллель подавляет цветность.

А). При скрещивании серых мышей между собой получено потомство из 85 серых, 36 белых и 29 черных мышей. Определите генотипы родителей и потомства.

Б). При скрещивании серых мышей между собой получили потомство из 60 серых и 19 черных мышей. Определите генотипы родителей и потомства.

8. При скрещивании черных собак породы коккер-спаниель получается потомство четырех мастей: 18 черных, 6 рыжих, 6 коричневых, 2 светло-желтых щенка. Черный коккер-спаниель был скрещен со светло-желтым. От этого скре-

щивания в потомстве был светло-желтый щенок. Какое соотношение мастей в потомстве можно ожидать от скрещивания того же черного спаниеля с собакой одинакового с ним генотипа?

**9.** Форма гребня у кур может быть листовидной, гороховидной, розовидной и ореховидной. При скрещивании кур, имеющих ореховидные гребни, потомство получилось со всеми четырьмя формами гребней в отношении: 9 ореховидных, 3 гороховидных, 3 розовидных, 1 листовидный.

Определите вероятные соотношения фенотипов в потомстве от скрещивания получившихся 3 гороховидных особей с 3 розовидными особями.

**10.** У разводимых в звероводческих хозяйствах норок цвет меха определяется двумя парами несцепленных неаллельных генов. Доминантные гены обеих аллелей определяют коричневую, а рецессивные – платиновую окраску меха.

А). Какое потомство получится при скрещивании двух гетерозиготных по обеим парам генов норок?

Б). При скрещивании каких родительских пар все потомство окажется коричневым.

**11.** При скрещивании кур с розовидным и гороховидным гребнем всё потомство оказалось с ореховидными гребнями. Возвратное скрещивание их с родителями, имеющими розовидный гребень, дало половину потомков с ореховидным гребнем и половину с розовидным. При скрещивании потомков первого поколения друг с другом помимо уже имеющихся форм гребня в потомстве появились особи с простым листовидным гребнем (примерно 1/16 часть). Как это можно объяснить? Как наследуется форма гребня у кур?

**12.** При скрещивании собак черной и белой масти была получено примерно половина белых, 3/8 — черных и 1/8 — коричневых щенков. Как это можно объяснить? Каковы генотипы родителей и потомков?

**13.** У волнистых попугайчиков есть несколько окрасок: голубая, зеленая, желтая и белая. При скрещивании голубых и желтых попугайчиков с белыми доминирует окрашенная форма (голубая или желтая). В F<sub>2</sub> наблюдается расщепление в соотношении: 3 части голубых : 1 часть белых или 3 части желтых: 1 часть



белых соответственно. Зеленая окраска доминирует над голубой и желтой, причем в  $F_2$  получается расщепление: 3 части зеленых : 1 часть голубых или 3 части зеленых : 1 часть желтых соответственно. При скрещивании белых попугайчиков с гомозиготными зелеными результаты получаются такие же, как при скрещивании желтых с голубыми. Определите, какой окраски будут гибриды в первом и во втором поколениях в этих двух случаях?

**14.** Во втором поколении от скрещивания коккер-спаниелей желтой и черной масти было получено 46 черных щенков, 13-рыжих, 17-коричневых и 3 желтых. На основании этих данных сделайте заключение о характере наследования окраски шерсти у собак породы коккер-спаниель. Каковы генотипы родителей и потомков?

**15.** У разводимых в звероводческих хозяйствах России норок платиновый цвет определяется двумя парами несцепленных генов. Доминантные аллели обеих пар генов вместе определяют коричневую окраску. Рецессивные аллели обеих пар генов определяют платиновую окраску меха.

Какое потомство получится при скрещивании двух дигетерозиготных коричневых норок? При скрещивании каких родительских пар все потомство окажется коричневым?

**16.** У попугайчиков-неразлучников цвет перьев определяется двумя парами несцепленных неаллельных генов. Сочетание двух доминантных генов (хотя бы по одному из каждого аллеля) определяет зеленый цвет, сочетание доминантного гена из одной пары и рецессивных генов из другой пары аллелей определяет желтый или голубой цвет, особи рецессивные по обоим парам аллелей имеют белый цвет.

А). При скрещивании зеленых попугайчиков-неразлучников между собой получено потомство из 55 зеленых, 18 желтых, 17 голубых и 6 белых особей. Определите генотипы родителей и потомства.

Б). Зоопарк прислал заказ на белых попугайчиков. Однако скрещивание имеющихся на ферме зеленых и голубых особей не давало белых попугайчиков. Определите генотипы имеющихся на ферме птиц.

**17.** При скрещивании кроликов агути с черными в первом поколении получили крольчат с окраской агути, а во втором — 73 агути, 17 черных, 6 голубых крольчат.

Объясните полученные результаты и определите генотипы родителей. Как проверить правильность Вашего предположения?

**18.** При скрещивании чистопородных белых леггорнов с чистопородными шелковистыми белыми курами все потомство оказывается белым, а во втором поколении наблюдалось следующее соотношение фенотипов: 63 белых и 12 цветных цыплят. Введите соответствующие обозначения и дайте генетическое объяснение этому результату.

Определите генотип родителей. Какое скрещивание следует провести, чтобы проверить правильность вашего предположения и какие результаты вы ожидаете при этом получить?

**19.** Овца и баран, а также их потомство имеют тонины шерсти 30 мкм. Другая родительская пара с той же тониной (30 мкм) дала следующее потомство: 1 ягненок — 26 мкм, 4 ягненка — 28 мкм, 6 — 30 мкм, 4 — 32 мкм, 1 — 37 мкм. Всего 16 ягнят. Каковы генотипы первой и второй родительских пар?

**20.** Различие в длине шерсти у овец обуславливается взаимодействием трех пар однозначных генов, имеющих кумулятивный эффект. У одной породы овец, имеющей все гены в доминантном состоянии, длина шерсти составляет 42 см, а у другой, имеющей все гены в рецессивном состоянии, длина шерсти равна 12 см. При скрещивании гетерозиготных по всем парам генов овец с такими же баранами получено 64 ягненка.

Сколько ягнят будет иметь такую же длину шерсти, как и родители; какой длины (более короткой или более длинной) будет шерсть остальных ягнят?

**21.** При скрещивании собак коричневой масти с белыми все потомство имело белую масть. От скрещивания собак  $F_1$  между собой получено 40 белых, 11 черных и 3 коричневых щенка. Определите генотип родителей и потомков.

**22.** У лошадей ген С обуславливает серую масть и является эпистатич-

ным по отношению к гену В, обуславливающему вороную масть. При генотипе гомозиготном по обоим парам рецессивных генов масть рыжая (гнедая).

От спаривания лошадей вороной линии с лошадьми серой масти, несущих гены вороной окраски, получено 12 потомков. Какое будет расщепление по генотипу и фенотипу во втором поколении?

**23.** Уши кроликов породы Баран имеют длину 28 см, а у других пород — 12 см. Различия в длине ушей зависят от двух пар генов с кумулятивным действием. В генотипе кроликов породы Баран все гены доминантные, а у обычных пород кроликов — рецессивные.

Скрещивали кроликов породы Баран с обычными кроликами. Какова длина ушей кроликов первого поколения? Сколько будет генотипов во втором поколении? Сколько кроликов второго поколения будут давать при разведении «в себе» нерасщепляющееся потомство?

**24.** У кур живая масса определяется двумя парами неаллельных генов, которые в гомозиготном рецессивном состоянии определяют минимальную массу, а в гомозиготном доминантном — максимальную массу.

От скрещивания гетерозиготных кур из первого поколения с петухом, имеющим максимальную массу, получено 16 цыплят. Цыплята каких фенотипов и генотипов будут получены? Сколько цыплят будет иметь такую же массу, как у петуха?

**25.** При скрещивании серебристо-голубых норок с алеутскими самцами в потомстве получают норок стандартной окраски. При скрещивании между собой стандартных норок во втором поколении ожидается получение алутских, серебристо-голубых, сапфировых и стандартных норок. Каково соотношение норок различной окраски?

**26.** При скрещивании некоторых белококонных пород тутового шелкопряда между собой в первом поколении бывают только желтококонные особи.

Во втором поколении происходит расщепление на белых и желтых особей в соотношении 7:9. Чем объяснить такое наследование?

**27.** При скрещивании собаки коричневой масти с белым кобелем в пер-

вом поколении все щенята белые. Во втором поколении произошло расщепление на 9 белых, 3 черных и 4 коричневых. Объясните этот случай наследования масти у собак.

**28.** От скрещивания кур с розовидными гребнями и петухов с ореховидными гребнями получено 24 потомка с ореховидным, 25 с розовидным, 9 с гороховидным, 7 с простым гребнем. Определите генотипы родителей.

**29.** Породы кур с оперенными ногами гомозиготны по двум парам доминантных генов, а породы с неоперенными ногами — полные рецессивы. При скрещивании пород кур с оперенными и неоперенными ногами все потомство в первом поколении имеет оперенные ноги. Проведите анализ потомства второго поколения.

**30.** При скрещивании белых леггорнов с окрашенным плимутроком получено белое потомство с темной пятнистостью. Во втором поколении потомство имело белое оперение, белое с пятнистостью и окрашенное в соотношении 7:6:3. Объясните такое расщепление и определите генотипы особей во втором поколении.

**31.** Куры с оперенными ногами и розовидным гребнем скрещены с голоногим петухом с гороховидным гребнем. В потомстве таких родителей оказалось 25 особей с оперенными ногами и гороховидным гребнем, 24 — с оперенными ногами и ореховидным гребнем, 26 — с оперенными ногами и розовидным гребнем и 22 особи с оперенными ногами и простым гребнем. Начертите схему скрещивания. Установите по фенотипам потомства генотипы родителей.

**32.** При скрещивании кур породы белый леггорн ПСС с петухом породы белый плимутрок (iicc) во втором поколении наряду с белыми появляются окрашенные цыплята в соотношении, примерно 13 белых на 3 чёрных. В этом случае доминантный ген I является ингибитором другого доминантного гена (C) черного оперения. Поясните эту форму наследования.

**33.** Курчавоперость обусловлена аутосомным геном K с неполным доминированием. Стандартно отвечают только гетерозиготы Kk. Проявление курчавоперости зависит от генов-модификаторов. Рецессивный аутосомный ген mf ослаб-

ляет проявление курчавоперости,  $Mf$  — усиливает. Каких кур и петухов следует использовать для получения 100% желательного потомства? Напишите генотипы особей желательного типа по гену курчавоперости и генам-модификаторам.

**34.** От скрещивания андалузских «забрызганных» кур ( $iiBB$ ) с петухами породы леггорн ( $Ibb$ ) в первом поколении все потомство было белым, а во втором поколении получено 386 чисто белых, 34 с голубыми брызгами «забрызганных», 62 голубых и 30 черных цыплят. При возвратном скрещивании получено 256 белых, 126 голубых и 129 черных. Ген  $b$  ослабляет черную пигментацию, среди особей второго поколения черные отметины будут иметь лишь, куры имеющие гены  $I...bb$ , а черную -  $iibb$ . Определите генотипы потомства.

**35.** Породы кур с оперенными ногами гомозиготны по двум парам доминантных генов  $A_1A_1A_2A_2$ , а породы с неоперенными ногами имеют генотип  $a_1a_1a_2a_2$ .

При скрещивании пород кур с оперенными и неоперенными ногами все потомство первого поколения единообразно, с оперенными ногами. Проведите анализ расщепления по фенотипу у потомства второго поколения.

**36.** Сплошная окраска у кроликов зависит от четырех доминантных аллелей ( $A_1A_1A_2A_2A_3A_3A_4A_4$ ), а белая масть обусловлена рецессивными ( $a_1a_1a_2a_2a_3a_3a_4a_4$ ). Величина окрашенных участков тела зависит от числа доминантных аллелей в генотипе животных. При спаривании гомозиготных особей в первом поколении получают тетрагибридных, единообразных животных с генотипом  $A_1a_1A_2a_2A_3a_3A_4a_4$ . Какое расщепление тетрагибридов по фенотипу будет во втором поколении?

**37.** При скрещивании черных мышей ( $AAbb$ ) с альбиносами ( $aaBB$ ) все первое поколение ( $AaBb$ ) будет иметь дикую окраску агути. Какие соотношения потомков можно ожидать во втором поколении (мыши генотипом  $aabb$  будут альбиносами)?

## РАЗДЕЛ 5

### НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ, СЦЕПЛЕННЫХ С ПОЛОМ

Признаки, расщепление по которым при скрещивании связано с полом, называются **сцепленными с полом**. Эти признаки обуславливаются генами, локализованными в половых хромосомах.

В соответствии с хромосомной теорией определения пола мужские и женские организмы различаются между собой лишь одной парой хромосом, которая у одного пола представлена гомологичными, у другого — негомологичными хромосомами. Эту пару хромосом принято называть **половыми хромосомами**, а организмы, несущие одинаковые половые хромосомы — **гомогаметными**, разные — **гетерогаметными**.

У млекопитающих, некоторых беспозвоночных, части насекомых (например, дрозофил) гомогаметным является женский пол, его половые хромосомы обозначаются XX, гетерогаметным — мужской (XY). У птиц, рыб, некоторых насекомых гомогаметными являются самцы (ZZ), гетерогаметными — самки (ZW).

Исключение составляют пчелы и некоторые другие животные, у которых пол определяется числом хромосом. Женский пол определяется 32 аутосомами, мужские особи пчел (трутни) имеют 16 аутосом.

У самцов млекопитающих, дрозофил и у самок птиц гены, локализованные в X-хромосоме, не имеют доминантных или рецессивных партнеров (аллелей) на Y-хромосоме. Рецессивные гены у них проявляют свое действие уже в одинарной дозе (гемизиготном состоянии) по типу доминантного.

Ген, находящийся в X-хромосоме гетерогаметного организма в одинарной дозе 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 самки кур являются гемизиготными (hemi — половина).

Признаки, гены которых локализованы в половых хромосомах, называются сцепленными с полом.

Y-хромосома имеет небольшие размеры, состоит преимущественно из гетерохроматина и является генетически инертной, за исключением, вероятно, некоторых генов, контролирующих воспроизводительную функцию и признаки пола.

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-хромосомы получают только от матери. У организмов с ZZ- и ZW-типом определения пола наблюдается обратная картина.

Для анализа наследования признаков, сцепленных с полом, используются реципрочные спаривания и скрещивания.

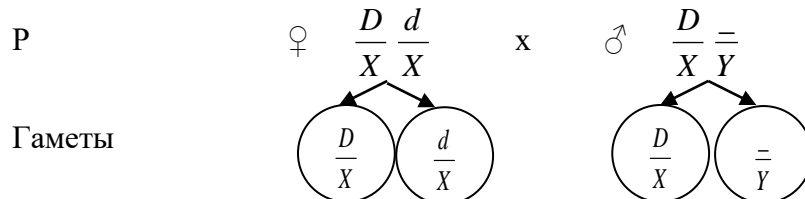
### Решение типовой задачи

У человека дальтонизм (цветовая слепота) обусловлен рецессивным геном (d), локализованным в X-хромосоме, нормальное зрение - доминантным (D).

Девушка, имеющая нормальное зрение, отец которой страдал цветовой слепотой, выходит замуж за нормального мужчину, отец которого также страдал цветовой слепотой. Какое зрение можно ожидать у детей от этого брака?

Дальтонизм -  $\frac{d}{X}$

Нормальное зрение -  $\frac{D}{X}$



	девочка с норм. зрением	мальчик с норм. зрением	девочка с норм. зрением	мальчик-дальтоник
F <sub>1</sub>	$\frac{D}{X} \frac{D}{X}$ ,	$\frac{D}{X} \frac{-}{Y}$ ,	$\frac{D}{X} \frac{d}{X}$ ,	$\frac{d}{X} \frac{-}{Y}$

## Задачи

1. В лаборатории скрещивали красноглазых мух дрозофил с красноглазыми самками. В потомстве оказалось 75 красноглазых и белоглазых самцов и 76 красноглазых самок. Напишите генотипы родителей и потомства, если известно, что красный цвет глаз доминирует над белым, и что гены цвета глаз находятся на X-хромосоме.

2. В потомстве петухов, гетерозиготных по гену  $P_{п}$ , сцепленному с полом, независимо от кур преобладают петушки. Соотношение петушков и курочек составляет 2:1. Объясните причину этого явления. В какой хромосоме локализован этот ген? Сцеплен ли он с другими? Если да, то какие последствия можно от этого ожидать?

3. У дрозофилы рецессивный ген белоглазия (b) и доминантный ген измененной формы брюшка (A) находятся на X-хромосоме. Аллелями этих генов являются доминантный ген красноглазия (B) и рецессивный ген нормального брюшка (a). Определите генотипы и фенотипы потомства при скрещивании гетерозиготной красноглазой самки с измененным брюшком, с белоглазым, имеющим нормальное брюшко самцом.

4. Полосатая окраска (B) или ее отсутствие (b) сцеплены с полом, а гены наличия гребня (C) или его отсутствие (c) локализованы в одной из пар аутосом. Две полосатые птицы (самец и самка) с нормальным гребнем дали двух цыплят: полосатого петушка с гребешком и неполосатую курочку без гребешка. Определить: генотипы родительских пар; ожидаемое распределение потомства по полу, полосатости и наличию или отсутствию гребня в дальнейшем от скрещивания этих особей.

5. У молодых цыплят нет заметных половых признаков, а между тем экономически целесообразно установить для будущих петушков и курочек различные режимы кормления. Нельзя ли для выявления пола воспользоваться тем обстоятельством, что ген, определяющий черную или рябую окраску, находится в Z-хромосоме, причем рябая окраска доминирует? Различия между обеими окрасками становятся заметными сразу же после вылупления цыплят.



**6.** Один любитель птиц из города Таганрога (С.В. Максимов), спаривая коричневую с хохолком канарейку с зеленым самцом без хохолка получил потомство в соотношении: 2 зеленые хохлатые самки, 1 коричневый хохлатый самец и 1 коричневый без хохолка самец. Определите генотипы родителей.

**7.** У кур доминантный ген серой окраски оперения (Р) локализован в Z-хромосоме. Его рецессивный аллель вызывает черную окраску оперения. Доминантный ген гороховидного гребня (А) и его рецессивный аллель простой формы гребня (а) локализованы в одной из аутосом. Дигетерозиготный серый с гороховидным гребнем петух скрещивается с черными с гороховидными гребнями курами, происходящими от петуха с простым гребнем. Всего получено 1320 цыплят.

Сколько среди них черных, с простым гребешком курочек?

**8.** У индеек бронзовой породы наблюдается наследственный признак своеобразного дрожания («вибрирование»), обусловленный рецессивным геном *v*, сцепленным с полом. Жизнеспособность такой птицы нормальная. При спаривании нормальной индейки с «вибрирующим» индюком получено 36 потомков. Все потомки женского пола аномальны, а потомки мужского пола нормальны. Каковы их генотипы? Как объяснить это явление?

**9.** У бронзовых индеек вибрация (дрожание) тела передается геном, сцепленным с полом (с Z-хромосомой). При спаривании вибрирующих индюков и нормальных самок. В первом поколении все самки были вибрирующими, а самцы — нормальными. Определите, какой из двух признаков доминирует и установите генотипы родителей.

**10.** У некоторых пород кур гены, определяющие белый цвет и полосатую окраску оперения, сцеплены с Z-хромосомой. Полосатость доминирует над белой сплошной окраской. Гетерогаметный пол у кур женский. На птицеферме колхоза «Большевик» Матвеево-Курганского района Ростовской области белых кур скрестили с полосатыми петухами и получили полосатое оперение как у петухов, так и кур. Затем полученных от первого скрещивания особей скрестили между со-

бой и получили 615 полосатых петухов, 620 полосатых и белых кур. Определите генотипы родителей и потомков первого и второго поколений.

У юннатов средней школы им. Героя Советского Союза В.А. Хайло (с. Большая Кирсановка) имеются полосатые петухи и белые куры. От их скрещивания получено 60 полосатых петухов и кур и 58 белых петухов и у кур. Определите генотипы родителей и потомства.

**11.** Селекционеры в некоторых случаях могут определить пол только что вылупившихся цыплят. При каких генотипах родительских форм возможно это сделать, если известно, что гены золотистого (коричневого) и серебристого (белого) оперения расположены в Z-хромосоме и ген золотистого оперения рецессивен по отношению к серебристому?

**12.** У канареек ген зеленого оперения (В) и его аллель коричневого оперения (b) расположены в Z-хромосомах. Наличие хохолка (С) и его отсутствие (с) определяется аутосомно. Какое будет потомство в F<sub>1</sub> и F<sub>2</sub> от скрещивания гомозиготной коричневой самки без хохолка с зеленым хохлатым самцом?

**13.** Известно, что «трехшерстные» кошки — всегда самки. Это обусловлено тем, что гены черного и рыжего цвета шерсти аллельны и находятся в X-хромосоме, но ни один из них не доминирует, а при сочетании рыжего и черного цвета формируются «трехшерстные» особи. Какова вероятность получения в потомстве «трехшерстных» котят от скрещивания «трехшерстной» кошки с черным котом? Какое потомство можно ожидать от скрещивания черного кота с рыжей кошкой?

**14.** Фактор «К» у кур является рецессивным, летальным и сцепленным с полом. Гомозиготы по гену, его определяющему, гибнут до вылупления.

От скрещивания петуха №125 с группой кур получено 400 цыплят, из которых половина петушков и половина курочек. От скрещивания петуха №231 с теми же курами получено 270 цыплят, из которых 90 курочек. Определите генотипы петухов и кур.

**15.** У кур породы плимутрок доминантный ген серой окраски оперения (В) локализован в Z-хромосоме. Его рецессивный аллель (b) вызывает черную

окраску оперения. Определите фенотипы и генотипы петушков и курочек, полученных:

- а) от спаривания серой курицы с черным петухом;
- б) от спаривания гомозиготного серого петуха с черной курицей;
- в) от спаривания гетерозиготного серого петуха с черной курицей.

**16.** У кур породы виандот существует две наследственно обусловленные формы полосатости: золотистая и серебристая. При спаривании серебристо-полосатой курицы с золотистым петухом все курочки были золотисто-полосатыми, а петушки — серебристо-полосатыми. Определите, какой ген из двух аллелей доминирует (золотистой или серебристой полосатости)?

**17.** У небольшой рыбки (*Aplocheilus*) пол наследуется по тому же типу, что и у дрозофилы. Пара аллелей R и r, обуславливающих окраску тела, локализована в обеих половых хромосомах Z и W. Красный обуславливается доминантным геном (R), а белый — рецессивным (r).

От спаривания белой самки с красным гомозиготным самцом было получено в первом поколении 18 потомков, а во втором — 44, из них 24 самки. Определите фенотипы потомков F<sub>1</sub> и F<sub>2</sub>, отдельно самок и самцов.

**18.** От скрещивания рыбок (*Aplocheilus*) — красной гомозиготной самки с белым самцом в первом поколении получено 20 рыбок, из них 8 самцов. От скрещивания белой самки с самцом из первого поколения получено 36 рыбок, из них 20 самок. Определите, сколько самцов и самок имеют белую и красную окраски?

**19.** Мутация, придающая скорлупе яиц зеленовато-голубую окраску (по сравнению с нормальной белой), обусловлена мутированием одного гена и является доминантной. Какими скрещиваниями и с помощью каких критериев можно в течение двух поколений выяснить, является ли указанный ген аутосомным или сцепленным с полом, если имеется только одна такая курица, которая несет зеленовато-голубые яйца?

**20.** Если трехцветный кот имеет в генотипе XXY — набор, возникший в результате нерасхождения половых хромосом при скрещивании трехцветной кош-

ки с черным котом, то такие аномальные типы хромосомного комплекса могут наблюдаться у самок, рожденных в одном помете с таким котом. У каких самок из этого помета (если появление их возможно) могут быть исключительные окраски и какова их природа? Можно ли по числу котят в помете или по соотношению полов получить данные, подтверждающие гипотезу, что самки из помета аномальны? Чем обосновывается ваш ответ?

**21.** Черепаховая (двухцветная, черная с рыжими пятнами) кошка скрестилась с белым голубоглазым котом. В помете было 6 котят: 1 кошка белая голубоглазая, 1 кошка черепаховая (двухцветная), 1 кошка рыжая, 1 котик белый голубоглазый, 1 котик рыжий и 1 котик черный. Возвратно скрестили отца с рыжей дочерью и получили трех белых голубоглазых котят, одного рыжего самца и одну трехцветную (с черными, рыжими и белыми пятнами) кошку. Возвратно скрестили мать с белым голубоглазым сыном и получили двух белых голубоглазых котят (самца и самку), двух черных (самца и самку) и одну двухцветную черепаховую кошечку.

Объясните характер наследования окраски шерсти у кошек. Напишите генотипы родителей и потомков всех рассмотренных скрещиваний.

**22.** У некоторых пород овец комолость доминирует над рогатостью. У породы советский меринос ярки комолые, а бараны рогатые, причем в ряде поколений порода константна по этому признаку. При скрещивании баранов этой породы с шотландскими черными ярками (порода «шотландские черные» характеризуется рогатостью обоих полов) в первом поколении было получено 97 ягнят, причем все самки были комолые, а самцы рогатые. Во втором поколении наблюдалось расщепление: рогатых баранов — 73 головы, комолых ярок — 51, рогатых ярок — 20 голов. Что вы можете сказать о наследовании рогатости и комолости у участвующих в скрещивании пород овец?

**23.** У кур рецессивный летальный ген  $rx$  (пароксизма) и  $al$  (неполного альбинизма) сцеплены с полом. Цыплята, больные пароксизмом, погибают до 15-недельного возраста. При скрещивании нормальных кур неальбиносов с гетерозиготными петухами получено 148 цыплят, из которых 32 были альбиносами. Сколько особей может быть с признаками пароксизма среди альби-

носов и неальбиносов? Какой тип скрещивания следует провести, чтобы сразу же после вылупления цыплят можно было выявить петухов-носителей гена рх?

**24.**

*Жила на свете кошечка  
Проворна и смела  
И шерстка её рыжая,  
Пушистая была.  
К ней котик черный,  
Гладенький  
Нередко приходил,  
И разговоры нежные  
С той кошкой заводил.  
В положенные сроки  
Родилось шесть котят,*

*Слепые, гладкошерстные  
И вечно есть хотят.  
Три самки многоцветные,  
Три рыженьких самца...  
Пусть, мать гомозиготная,  
А генотип отца?  
В F<sub>2</sub> же катавасия:  
Есть кошки двух мастей  
И двух мастей есть котики.  
Пушистых часть детей...*

Объясните полученные результаты с помощью генетической схемы.

## **РАЗДЕЛ 6**

### **СЦЕПЛЕННОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ И КРОССИНГОВЕР**

Ранее нами было рассмотрено дигибридное скрещивание и выявлено, что независимое комбинирование признаков объясняется тем, что расщепление одной пары аллельных генов, определяющих соответствующие признаки, происходит независимо от другой пары. Однако это наблюдение верно только в том случае, когда гены разных пар находятся в разных парах хромосом и при образовании половых клеток у гибрида в мейозе отцовские и материнские хромосомы независимо комбинируются. Однако количество хромосом очень ограничено по сравнению с количеством признаков, каждый из которых развивается под контролем определенного гена. Так, у дрозофилы известно около 7000 генов при четырех парах хромосом. Предполагается, что у человека не менее 25 тыс. генов при 23 парах хромосом и т.д. Отсюда очевидно, что в каждой паре хромосом должны быть локализованы сотни аллелей. Естественно, что между генами, которые находятся в одной хромосоме, наблюдается сцепление и при образовании половых клеток они должны передаваться вместе (*Петухов В.А. с соавт., 1996*).

Сцепленное наследование было открыто в 1906 г. английскими генетиками У. Бэтсон и Р. Пеннет, но природу этого явления в 1910 г. выяснили Т. Морган и его сотрудники К. Бриджес и А. Стертевант. Морган сделал вывод о том, что гены, расположенные в одной хромосоме, представляют собой группу сцепления.

**Сцепление генов** — это совместное наследование генов, расположенных в одной и той же хромосоме. Количество групп сцепления соответствует гаплоидному числу хромосом. Например, у дрозофил 4 группы сцепления, у человека 23, крупного рогатого скота 30, свиней — 19 и т.д.

Гены расположены в линейной последовательности в хромосомах и находятся на определенном расстоянии друг от друга.

В зависимости от расстояния между генами сцепление может быть полным и неполным. При *полном сцеплении* гены **всегда** передаются вместе. В этом случае при мейозе ди-, три-, полигибридная особь способна образовывать столько различных типов гамет, сколько и гетерозиготная по одному признаку, то есть два.

При дигибридном скрещивании генотипы особей условно записывают так:

$$\frac{AB}{ab}; \text{ тригибридном } \frac{ABC}{abc}, \text{ а гаметы— } \textcircled{AB}, \textcircled{ab}; \textcircled{ABC}, \textcircled{abc}$$

соответственно.

Причиной *неполного сцепления* является **кроссинговер** (перекрест-хромосом в 1-м делении мейоза). Обмен генетическим материалом в мейозе происходит почти буквально между всеми гомологичными хромосомами. Гаметы и особи с новыми сочетаниями признаков, появившихся в результате кроссинговера, называются **кроссоверами** или **рекомбинантами**, а само явление — **генетической рекомбинацией**.

При дигибридном скрещивании в результате кроссинговера возникают новые типы гамет —  $\textcircled{Ab}$  и  $\textcircled{aB}$

Чем дальше расположены в хромосоме гены друг от друга, тем меньше «сила сцепления» и тем чаще между ними происходит кроссинговер.

Гаметы, у которых аллели генов те же, что и в клетках родителей, называют **некроссоверными**, а гаметы, у которых в результате кроссинговера аллели изменились — **кроссоверными**.

Частота кроссинговера определяется в процентах и показывает расстояние между генами.

$$\text{Частота кроссинговера} = \frac{n_1}{n} \cdot 100\%,$$

где  $n_1$  — число кроссоверов;

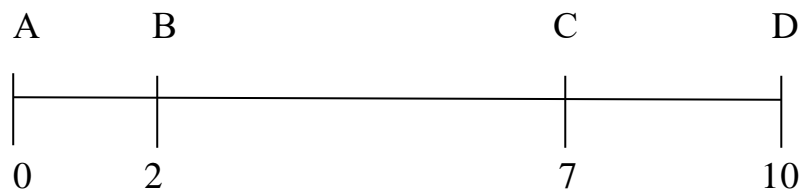
$n$  — общее число потомков.

Количеством кроссоверных особей характеризуют полноту сцепления исследуемых генов. При этом за условную единицу сцепления или относительного расстояния (перекреста) между генами принят 1% кроссинговера. Эта единица называется **морганидой** или **сантиморой**.

*Количество кроссоверных особей никогда не превышает 50%, т.к. при очень больших расстояниях между генами чаще происходит двойной кроссинговер и часть кроссоверных особей остается неучтенной.*

По частоте кроссинговера определяют расстояние между генами и строят **карты хромосом**, т.е. последовательно располагают гены в линейном порядке на определенном расстоянии друг от друга по длине хромосомы. При построении карт хромосом пользуются результатами гибридологического анализа, в частности, анализирующего скрещивания.

Предположим, что при гибридологическом анализе получено следующее количество кроссоверных особей по одной группе сцепления из четырех признаков: А и В — 2%, А и С — 7%, А и Д — 10%. Отсюда, приняв за начало хромосомы локус с геном А, карту расположения генов на данной хромосоме можно изобразить так:

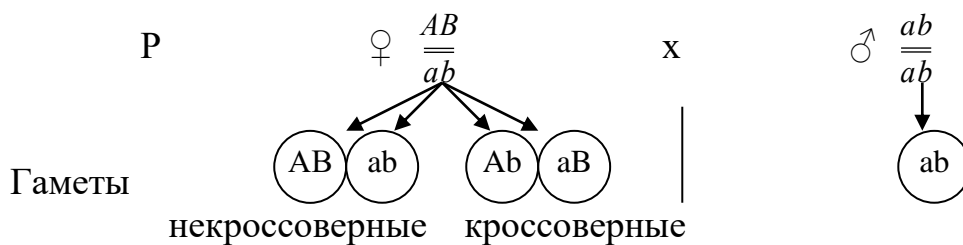


## Решение типовой задачи

У дрозофил признаки окраски тела и формы крыльев сцеплены. Темная (черная) окраска тела рецессивна по отношению к серой, а короткие крылья — к длинным.

В лаборатории скрещивались серые длиннокрылые самки, гетерозиготные по обоим признакам, с самцами, имеющими черное тело и короткие крылья.

В потомстве оказалось серых длиннокрылых особей 1394; черных короткокрылых — 1418, черных длиннокрылых — 287, серых короткокрылых — 288. Определите расстояние между генами. Темная окраска — а, серая окраска — А, короткие крылья — b, длинные крылья — B.



$F_1$	серые длиннокрылые	черные короткокрылые	серые короткокрылые	черные длиннокрылые
	$\frac{AB}{ab}$ ,	$\frac{ab}{ab}$ ,	$\frac{Ab}{ab}$ ,	$\frac{aB}{ab}$
	1394	1418	288	287
	Потомство, полученное с участием некроссоверных гамет (полное сцепление)		Потомство, полученное с участием кроссоверных гамет	

$$\text{Частота кроссинговера} = \frac{n_1}{n} \cdot 100\% = \frac{288 + 287}{3387} \cdot 100\% = 16,97\% .$$

Таким образом, относительное расстояние (перекрест) между генами А и В составляет 16,97% (морганид, сантимор).



## Задачи

1. При скрещивании самки с генотипом  $\frac{Em}{eM}$  и самца  $\frac{em}{em}$  в  $F_1$  получено 9% кроссоверных особей. Выпишите генотипы потомства и процент особей каждого генотипа.

2. У дрозофилы рецессивный ген (b) обуславливает черное тело, а ген p — пурпурный цвет глаз. Их доминантные аллели — ген серого тела (B) и ген красного цвета глаз (P).

При скрещивании дигетерозиготной самки с рецессивным по фенотипу гомозиготным самцом получено 43% потомков серого цвета с пурпурными глазами, 43% — с черным телом и красными глазами и по 7% потомков с проявлением доминантных и рецессивных признаков. Как наследуются эти гены и какой генотип потомков?

3. У дрозофил признаки окраски тела и длины крыльев сцеплены. Темная окраска тела рецессивна по отношению к серой, короткие крылья к длинным. В лаборатории скрещивались серые длиннокрылые самки, гетерозиготные по обоим признакам, с самцами, имеющими черное тело и короткие крылья. В потомстве оказалось: серых длиннокрылых особей — 1387, черных короткокрылых — 1402, черных длиннокрылых — 285, серых короткокрылых — 286. Определите расстояние между генами окраски тела и длины крыльев.

4. У крыс темная окраска шерсти доминирует над светлой, розовый цвет глаз над красным. Оба признака сцеплены. В лаборатории от скрещивания розовоглазых темно шёрстных крыс с красноглазыми светло шёрстными получено потомство: светлых красноглазых — 27, темных розовоглазых — 30, светлых розовоглазых — 27, темных красноглазых — 29. Определите расстояние между генами.

5. При спаривании дигибридного хряка (AaBb) с рецессивными свиноматками получено следующее расщепление в  $F_1$  по фенотипу: поросят с двумя доминантными признаками (A...B...) — 30, с двумя рецессивными

признаками (aabb) — 32, поросят фенотипа A...bb — 5 и фенотипа aaB... — 3. Как наследуются эти признаки и какое расстояние между контролирующими их генами?

**6.** При скрещивании курицы, дигетерозиготной по генам А и В, с рецессивным петухом, получено следующее расщепление потомства по фенотипу: A...B...; A...bb; aaB...; aabb = 25%, 25%, 25%, 25% соответственно. Определите, как наследуются гены А, а и В, b — сцеплено или они свободно комбинируются?

**7.** У мухи дрозофилы ген нормального цвета глаз доминирует над геном белоглазия, ген ненормального строения брюшка над геном нормального строения. Обе пары расположены в X-хромосоме на расстоянии 4-х морганид.

Определите вероятные генотипы и фенотипы потомства от скрещивания гетерозиготной по обоим признакам самки с самцом, имеющим нормальный цвет глаз и нормальное строение брюшка.

**8.** У дрозофилы рецессивный ген (b) обуславливает черную окраску, а его аллель (B) — серую окраску. Рецессивный ген (d) обуславливает зачаточные крылья, его аллель (D) — нормальные крылья. В результате анализирующего скрещивания мух из первого поколения с особью-анализатором, было получено 237 мух с серым телом и зачаточными крыльями, 240 - с черным телом и нормальными крыльями, 49 — с черным телом и зачаточными крыльями и 47 с серым телом и нормальными крыльями.

Какое расположение генов имеют родительские особи? Определите расстояние между этими генами?

**9.** У дрозофилы кроссинговер между генами b и d составляет 30%. Определите, какое будет потомство во втором поколении от скрещивания мух линий bbdd x BBDD и bbDD x BBdd?

**10.** У кроликов «английский» тип окраски (белая пятнистость) доминирует над обычной (сплошной), а короткая шерсть — над длинной (ангорской). От возвратного скрещивания кроликов первого поколения с кроликами со

сплошной окраской и шерстью ангорского типа было получено 463 некроссоверных особи, 68 — кроссоверных. Сколько кроликов из 24, полученных в первом поколении, были короткошерстными с «английским» типом окраски и сколько их было во втором поколении?

**11.** Гены А и В наследуются сцеплено, расстояние между ними в единицах кроссинговера равно 25%. При скрещивании дигетерозиготной особи с рецессивной особью было получено 56 потомков. Сколько из них имеют оба признака в доминантном и оба признака в рецессивном состоянии?

Сколько всего было кроссоверных особей?

**12.** При скрещивании особей  $AaBb \times aabb$  получено следующее количество потомков: 805  $AaBb$ , 796  $aabb$ , 106  $Aabb$ , 110  $aaBb$ . Как наследуются эти признаки? Происходит ли кроссинговер по гену А и какой процент кроссоверных особей будет получен по гену В?

**13.** Скрещивали особь с генотипом  $RRII$  с особью, у которой оба признака были в рецессивном состоянии. Оба эти гена наследуются сцепленно и расстояние между ними в единицах кроссинговера равно 9,6%. При анализирующем скрещивании получено 480 потомков. Сколько из них будут иметь генотипы  $RRii$  и  $rRii$  и сколько особей будут иметь оба признака в рецессивном состоянии?

**14.** У дрозофилы во 2-й хромосоме в локусе 48,5 находится ген черного цвета тела, а в локусе 54,5 — ген пурпурного цвета глаз. Оба гена рецессивны. В X-хромосоме в локусе 51,5 расположен рецессивный ген, определяющий зазубренный край крыла, а в локусе 5,5 — тоже рецессивный ген, определяющий увеличенные размеры фасеток глаз (Медведев Н.Н., 1968).

**15.** Определите вероятные фенотипы потомства от скрещивания гетерозиготной по всем признакам самки с гомозиготным по всем признакам самцом, учитывая, что в предыдущих поколениях у самки кроссинговера не было.

**16.** Определите фенотипы потомства от скрещивания гетерозиготной по всем признакам самки, у которой в предыдущих поколениях кроссинговера не отмечалось, с самцом, гетерозиготным по генам цвета тела и цвета глаз, имеющим нормальную форму крыльев и нормальные размеры фасеток глаз. Помните, что у сам-

цов дрозофилы кроссинговер происходит.

**17.** Гены А, М и N относятся к одной группе сцепления. Определите расстояние между генами А и N, если расстояние между генами А и М равно 7,5 морганид, а между генами М и N — 3,5 морганиды. Изобразите графически положение генов А, М и N в хромосоме.

**18.** Проведено два скрещивания дигетерозиготных самок с рецессивными самцами. Определите: 1). расстояние между генами А и В в хромосоме, если самки АаВb дали 7% рекомбинантных особей; 2). расстояние между генами М и N в хромосоме, если от самок MmNn получено 0,6% рекомбинантных особей.

**19.** У кур коротконогость (В) доминирует над нормальными ногами (b), а розовидный гребень (R) — над листовидным (r).

Скрещены куры, имеющие нормальные ноги и листовидный гребень, с дигетерозиготным по этим признакам петухом. Среди цыплят получено следующее расщепление: коротконогих с листовидным гребнем — 114, с нормальными ногами и розовидным гребнем — 119, коротконогих с розовидным гребнем — 8, с нормальными ногами и листовидным гребнем — 10 гол. Определите расстояние между генами В и R в хромосоме и как сочетаются в ней эти гены у дигибридного петуха?

**20.** Скрещены две линии мышей: в одной из них животные имеют извитую шерсть нормальной длины, а в другой — длинную прямую шерсть. Гибриды первого поколения имеют шерсть нормальной длины, прямую. В анализирующем скрещивании получено 30 мышат с нормальной прямой шерстью, 103 — с нормальной извитой, 99 — с длинной прямой и 27 — с длинной извитой. Как наследуются эти два признака?

**21.** Дигетерозиготная курчавая белая курица скрещена с гомозиготным петухом с нормальным оперением и пигментированными перьями. В F<sub>2</sub> получено потомство со следующим соотношением расщепления по фенотипу: 22 курчавых белых, 23 — с нормальным оперением пигментированных, 3 курчавых пигментированных, 2 белых с нормальным оперением. Установите, как наследуются —

сцеплено или не сцеплено — эти признаки, каковы генотипы родителей и потомков?

**22.** Гены D, E и F локализованы в указанном порядке в одной хромосоме. Между D и E перекрест составляет 9%, а между D и F – 24%. Каков перекрест между генами E и F?

**23.** У кур ген S определяет серебристую пигментацию пера, а Dw – нормальные размеры тела. Ген s определяет золотистую окраску, а dw – карликовость. При анализирующем скрещивании получено потомство: 13 серебристых нормальных, 14 золотистых карликовых, 189 золотистых нормальных и 192 серебристых карликовых. Провести полный генетический анализ. Определить процент кроссинговера.

**24.** Гены A, B, C расположены в одной хромосоме в указанном порядке. Между генами A и B перекрест составляет 22%, а между B и C - 8%. Гомозиготная по генам ABC самка скрещена с особью, гомозиготной по авс. Какие будут гаметы в первом поколении? Каково будет потомство от возвратного скрещивания потомков из первого поколения с авс?

**25.** Крольчих из первого поколения спаривали с самцами, имеющими рецессивные признаки  $\frac{blu}{blu}$ , получили 16 крольчат. Сколько типов гамет может образовать крольчиха в первом поколении? Сколько разных фенотипов и генотипов получено в первом поколении?

**26.** Розовидный гребень (R) доминантен по отношению к простому гребню (r), а ген «коротконожки» (Cr) доминантен по отношению к нормальной длине ног (cr). Особи, гомозиготные по гену коротконогости, погибают в эмбриональном периоде (Cr — полуплетальный ген).

При анализирующем скрещивании дигетерозиготного петуха (Rr Crsr) с дигомозиготными курами (rrcsrcr) получено расщепление по фенотипу 2:1:33:40. Гены розовидного гребня и коротконогости локализованы в одной хромосоме гомологичной пары, а гены листовидного гребня и нормальных ног — в другой хромосоме той же пары. Какие фенотипы и геноти-

пы у потомства? Определить расстояние между сцепленными генами и процент кроссоверных и некроссоверных гамет.

**27.** Самку дрозофилы с желтым телом (*u*), глазами цвета киноvari (*v*) и обрезанными краями крыльев (*ct*) скрещивали с самцом дикого типа N (мухи этого типа имеют тело желтовато-серого цвета, красные глаза и длинные крылья). В первом поколении все самки были с признаками дикого типа, а самцы желтые, с глазами цвета киноvari и обрезанными крыльями. При скрещивании особей первого поколения между собой в F<sub>2</sub> получены следующие фенотипы: 1782 — дикий тип; 441 — желтый цвет тела; 294 — глаза цвета киноvari; 55 — обрезанные края крыльев; 1715 — желтый, киноvarный, обрезанные крылья; 470 — киноvarный, обрезанные крылья; 266 — желтый, обрезанные крылья. На основании этих данных построить карту хромосом для генов *u*, *v*, *ct* и указать расстояние между локусами.

**28.** У кур двойной гребень обусловлен доминантным геном D, а полидактилия (лишний палец) — доминантным геном P<sub>o</sub>. Для установления наследования этих генов независимо друг от друга, дигибридов первого поколения, полученных от скрещивания  $\frac{DP_0}{DP_0} \times \frac{dp_0}{dp_0}$ , скрещивали с двойными рецессивами. При независимом наследовании расщепление признаков имеет соотношение 1 : 1 : 1 : 1. От скрещивания получено потомство: DP<sub>o</sub> — 144, Dp<sub>o</sub> — 107, dP<sub>o</sub> — 109, dp<sub>o</sub> — 157. Соответствуют ли полученные данные ожидаемым? Какой тип наследования имеет место?

**29.** При возвратном скрещивании получены животные со следующими фенотипами: 54 PpVb — комолые черные, 6 Ppbb — комолые красные, 54-ppbb — рогатые красные, 6-ppVb — рогатые черные. Какой тип наследования этих признаков? Можно ли определить генотипы родителей?

**30.** У тонкорунных овец породы прекос установлено сцепление генов крипторхизма и комолости. Комолость обусловлена доминантным геном P, крипторхизм — рецессивным геном. Бараны-производители, гомозиготные по гену комолости, в большинстве случаев были гомозиготными и по гену крипторхиз-

ма. Как правило, в стадах прекосов ежегодно рождалось около 50% нормальных комолых баранчиков, 12-25% комолых двухсторонних крипторхов и 25-28% нормальных рогатых баранчиков. Составить схему наследования крипторхизма. Какой генотип имеют нормальные баранчики?

Селекционеры предлагают комолых баранов-производителей спаривать с матками с зачаточными рожками или костными шишками на месте рогов, а рогатых баранов — лишь с абсолютно комолыми. В чем состоит обоснование такого подбора? Удастся ли избежать рождения крипторхов при таком подборе?

**31.** Перед селекционером поставлена задача создания популяции кур породы леггорн с голубой окраской яиц. Генголубой окраски яичной скорлупы  $O$ , сцеплен с геном  $P$ , контролирующим развитие гороховидной формы гребня у арауканских кур. Величина кроссинговера между генами  $O$  и  $P$  составляет 5%. Какие скрещивания следует провести, чтобы получить комбинации кур с листовидным гребнем и голубым цветом скорлупы яиц? При скрещивании кур леггорнов и арауканских петухов  $\frac{po}{po} \times \frac{PO}{PO}$  в  $F_1$  было отобрано 40 дигибридов  $\frac{PO}{po}$ , т.е. куры с гороховидным гребнем и голубой окраской скорлупы яиц. Проверка кур из первого поколения на гомо- и гетерозиготность путем анализирующего скрещивания позволила отобрать кур желаемого типа.

$$P \quad \text{♀} \quad \frac{PO}{po} \quad \times \quad \text{♂} \quad \frac{po}{po}$$

Гаметы    ♀     $\textcircled{PO}$     $\textcircled{po}$      $\textcircled{Po}$     $\textcircled{pO}$     ♂     $\textcircled{po}$

Во втором были получены: особи с гороховидным гребнем и голубой скорлупой яиц ( $\frac{PO}{po}$ ); с листовидным гребнем и белой скорлупой яиц ( $\frac{po}{po}$ ); листовидным гребнем и голубой скорлупой яиц ( $\frac{pO}{po}$ ); с гороховидным гребнем и белой скорлупой яиц ( $\frac{Po}{po}$ ). Какие особи являются кроссоверными?

Какой процент кур с листовидным гребнем откладывает голубые яйца? Как можно создать гомозиготную по гену О линию?

**32.** Особи двух разных линий лабораторных белых мышей были неспособны давать полноценный иммунный ответ на введение синтетического полипептида ГАТ (глутаминовая кислота, аланин, тирозин). При скрещивании их между собой все гибриды первого поколения оказались реактивными, способными к полноценному иммунному ответу. Среди потомков второго поколения наблюдалось расщепление: 75 адекватных и 25 реактивных. Сколько генов отвечает за нормальный иммунный ответ на введение синтетического полипептида ГАТ у лабораторных мышей? Напишите генотипы всех особей, участвовавших в скрещивании.

**33.** При скрещивании дигетерозиготных самок мухи дрозофилы с рецессивными самцами получены следующие результаты:

1)  $AB : Ab : aB : ab = 25\% : 25\% : 25\% : 25\%$ ;

2)  $AB : Ab : aB : ab = 45\% : 5\% : 5\% : 45\%$ ;

3)  $AB : Ab : aB : ab = 5\% : 45\% : 45\% : 5\%$ .

В каких случаях будет сцепленное наследование, в каком – свободное комбинирование? Как расположены гены в хромосомах в 1, 2 и 3 случаях? Определите расстояние между генами А и В во 2 и 3 случаях.

**34.** Генотип самки дрозофилы  $\frac{St}{sT}$ , генотип самца  $\frac{st}{st}$ . При их скрещивании получено 8% рекомбинантов. Определите генотипы потомства и процент мух каждого фенотипического класса.

**35.** У тутового шелкопряда гены А и D расположены в одной группе сцепления на расстоянии 8 морганид. Определите, какие гаметы и в каком процентном соотношении образуются у самки, имеющей генотип  $\frac{AD}{ad}$ ?



## РАЗДЕЛ 7

### МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Известно, что у большинства живых организмов имеется 2 вида нуклеиновых кислот — дезоксирибонуклеиновая (ДНК) и рибонуклеиновая (РНК). **Нуклеиновые кислоты** — это сложные биологические полимеры, состоящие из более простых соединений (нуклеотидов).

**Строение ДНК.** ДНК — это уникальное химическое соединение, не имеющее других аналогов: она способна к самовоспроизведению (авторепродукции). Благодаря чередованию 4-х азотистых оснований молекулы ДНК имеют бесконечное разнообразие (табл. 2).

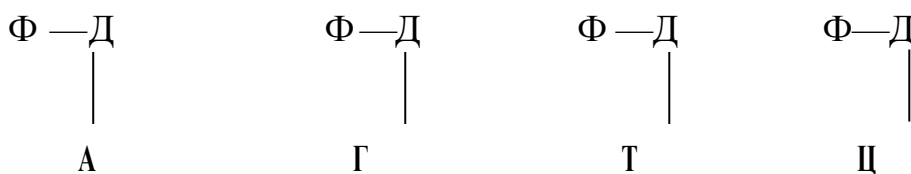
Таблица 2

Химический состав нуклеиновых кислот

Компоненты	ДНК	РНК
Пуриновые основания	Аденин, Гуанин	Аденин, Гуанин
Пиримидиновые основания	Цитозин, Тимин	Цитозин, Урацил
Углеводный компонент	Дезоксирибоза	Рибоза

Нуклеотиды ДНК состоят из остатка фосфорной кислоты (Р), сахара- дезоксирибозы (Д) и одного из 4-х азотистых оснований: пуриновых – аденина (А), гуанина (Г); пиримидиновых – тимина (Т), цитозина (Ц).

Нуклеотиды ДНК:



адениновый, гуаниновый, тиминный, цитозинный.

Для записи расположения нуклеотидов во второй цепи ДНК, необходимо знать правило **комплементарности** азотистых оснований: аденин всегда связан с тиминном, а гуанин связывается с цитозинном. Эти пары азотистых оснований дополняют друг друга, т.е. комплементарны. Нуклеотиды ДНК — тиминный, гуаниновый, адениновый, цитозинный (их названия связаны со входящим в их состав азотистыми основаниям и обозначаются начальными буквами их названий). Нуклеотиды в молекулах ДНК и РНК связываются между собой благодаря фосфор-

ной кислоте. Аденин и тимин соединяются двойными водородными связями, гуанин с цитозином соединены тройными.

В 1950 г. Э. Чаргафф установил правило нуклеотидных отношений, лежащее в основе строения всех ДНК.

Правило Чаргаффа состоит в том, что в ДНК содержание аденина (А) равно содержанию тимина (Т), а содержание гуанина (Г) равно содержанию цитозина (Ц), отсюда  $A + G / T + C = 1$ ; сумма пуриновых нуклеотидов равна сумме пиримидиновых нуклеотидов.

В соответствии с этим правилом нуклеотидный состав разных организмов может варьировать только по величине  $A + T / G + C$ .

Расстояние между нуклеотидами  $3,4 \text{ \AA}$  ( $1 \text{ \AA}$  — ангстрем равен десятиmillionной доле миллиметра или  $0,34 \text{ нм}$  — нанометра).

Длина пуриновых оснований равна  $12 \text{ \AA}$ , пиримидиновых оснований  $8 \text{ \AA}$ .

Диаметр двойной цепи  $20 \text{ \AA}$ .

Молекула ДНК состоит из нескольких тысяч нуклеотидов (молекулярная масса — 100-200 млн. м.е.).

Репликация ДНК происходит в момент интерфазы митоза. Молекулы ДНК удваиваются, дочерние клетки получают полный набор хромосом и такую же генетическую информацию, как в материнской клетке.

Под действием ферментов двойные нити ДНК расплетаются (а) и каждая нить (б) достраивает вторую комплементарную (в)

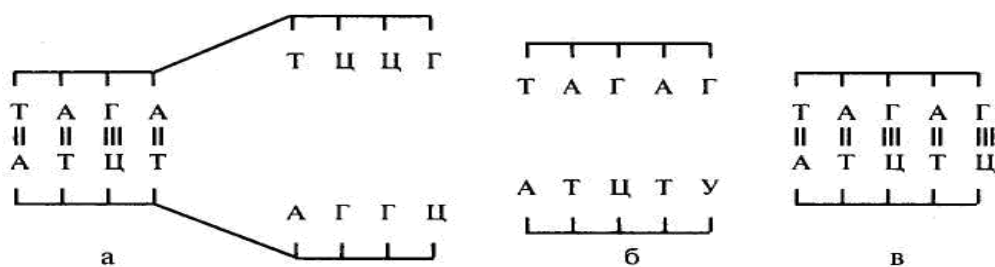
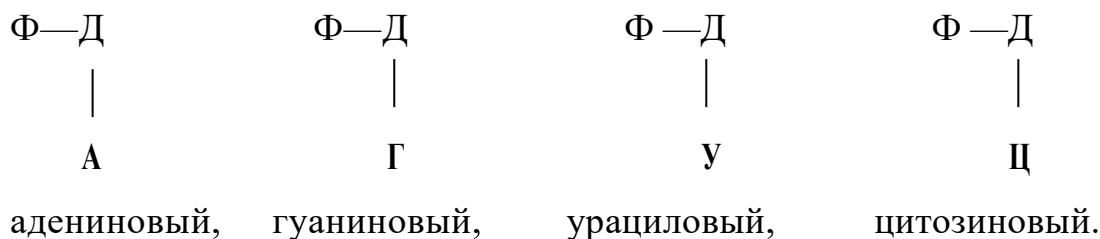


Рис. 5. Расплетение двойных нитей ДНК:

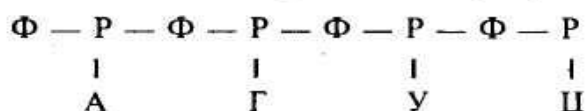
- а) нити ДНК разделяются под действием фермента;
- б) две одинарные нити ДНК;
- в) дочерние молекулы ДНК.

**Строение РНК.** Рибонуклеиновые кислоты состоят из рибонуклеотидов, в состав которых входят сахар рибоза (Р), пуриновые — аденин (А), гуанин (Г) и пиримидиновые — урацил (У) и цитозин (Ц) основания.

Нуклеотиды РНК:



Нуклеотиды, соединяясь между собой, образуют нить РНК



Процесс связывания отдельных нуклеотидов в молекулах ДНК и РНК называется *полимеризацией*.

В отличие от ДНК, РНК является, в основном, одноцепочечной и неспособна к делению и к самовоспроизведению у многоклеточных организмов. Исключение составляют *вирусы*, которые синтезируются на молекулах ДНК.

Синтез матричной РНК (м-РНК) происходит на определенном участке ДНК, а именно на структурных генах. Второе название матричная РНК – информационная (и-РНК), т.к. она несет информацию к рибосомам о последовательности включения аминокислот в полипептидную цепь белка.

Двойная нить ДНК хромосомы расплетается, образуя одиночные нити (а, б), и только одна из них является матрицей для синтеза м-РНК. Её синтез осуществляется под действием фермента РНК-полимеразы по принципу комплементарности (рис. 6). У РНК комплементарным аденину вместо тимина является урацил (У).

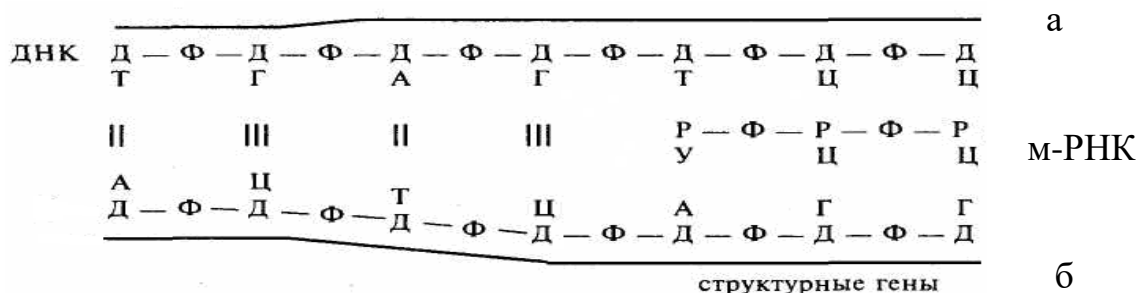


Рис. 6. Схема синтеза м-РНК на структурных генах ДНК (справа).

Кроме информационной (и-РНК), или матричной (м-РНК), существуют рибосомная (р-РНК) и транспортная (т-РНК) РНК.

**Информационная (и-РНК), или матричная (м-РНК) РНК** считывает наследственную информацию с участка ДНК (гена) и в форме скопированной последовательности азотистых оснований переносит ее в рибосомы, где происходит синтез определенного белка. Каждые три нуклеотида (или триплет) на и-РНК называется *кодоном*. От него зависит, какая аминокислота встает в данном месте при синтезе белка.

**Транспортная РНК (т-РНК)** переносит аминокислоты к рибосомам и участвует в синтезе белка. Каждая аминокислота присоединяется к определенной т-РНК.

Ряд аминокислот обладает более одной т-РНК. В настоящее время обнаружено более 60 т-РНК, которые отличаются между собой, а именно последовательностью оснований (*первичной структурой*). *Вторичная структура* у всех т-РНК представлена в виде «листа клевера» с двухцепочным стеблем и тремя одноцепочными петлями (рис. 7). На конце одной из цепей находится акцепторный участок — триплет ЦЦА, к аденину которого присоединяется специфическая аминокислота. Аминокислота присоединяется к т-РНК под действием фермента аминоацил-т-РНК-синтетазы, который «узнает» одновременно и аминокислоту, и т-РНК. В головке средней петли т-РНК находится *антикодон* — это триплет, состоящий также как и кодон, из трех нуклеотидов. Антикодон комплементарен определенному кодону м(и)-РНК. При помощи антикодона т-РНК определяет место, куда должна быть поставлена данная аминокислота в синтезируемой молекуле белка.

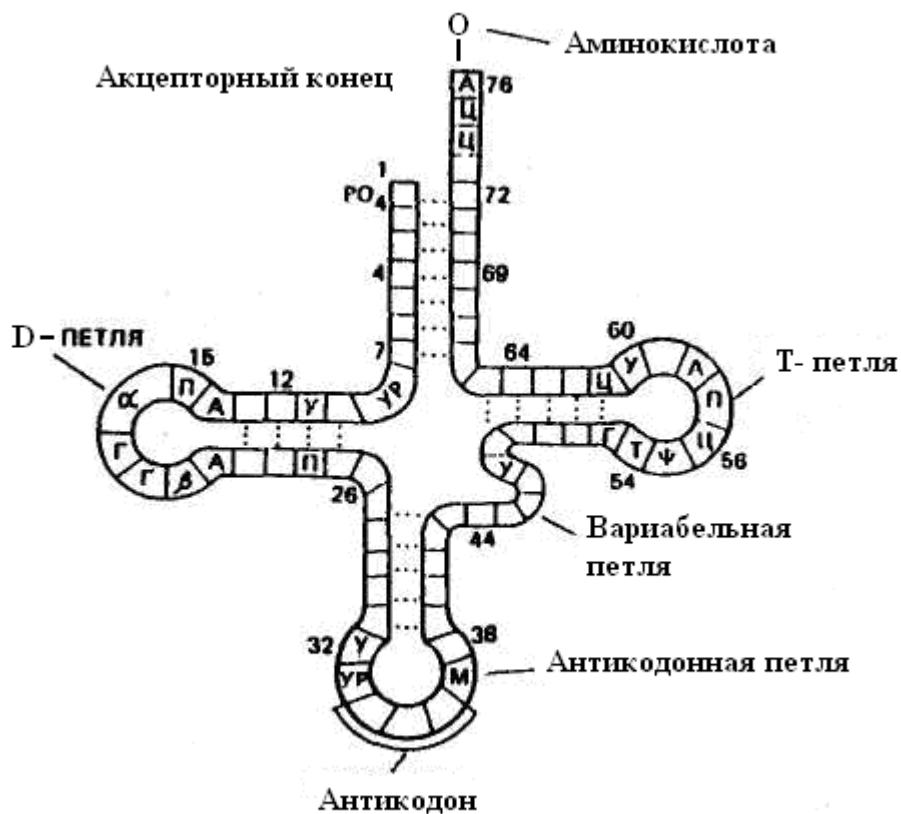


Рис. 7. Вторичная структура т-РНК (по Ричу и Киму)

Предполагается, что петли т-РНК, не вовлеченные в связывание и выполнение декодирующей функции аминокислоты, а используются для связывания т-РНК с рибосомой и со специфической аминоацил-т-РНК-синтетазой.

**Рибосомная РНК (р-РНК)** накапливается в ядре, в ядрышках. В ядрышки из цитоплазмы транспортируются рибосомные белки, и там происходит спонтанное образование субчастицы рибосом путем объединения белков с соответствующими р-РНК.

Рибосомная РНК (р-РНК) служит как бы каркасом рибосом и способствует первоначальному связыванию и-РНК с рибосомой в процессе биосинтеза белка.

**Белки** — это своего рода биологические полимеры, мономерами которых являются аминокислоты в числе 20. Белки различаются друг от друга в своей первичной структуре составом и порядком расположения аминокислот.

Они (аминокислоты) способны образовывать  $10^{24}$  комбинаций, чем и объясняется многообразие структур белков (ферментов, гормонов, антигенов и др.).

Последовательность нуклеотидов в молекуле ДНК, определяющая последовательность аминокислот в молекуле синтезируемого белка называется **генетическим кодом**.

Аминокислоты кодируются тройками (триплетами) оснований нуклеиновых кислот (ААУ, АЦУ, ГУУ и т.д.).

Тройка кодирующих оснований, определяющая включение в полипептидную цепь определенной аминокислоты, называется **кодоном**.

Перенос генетической информации об аминокислотном составе с ДНК (процесс трансляции) происходит путем синтеза и-РНК (м-РНК) на структурных генах матричной нити ДНК. Одна и та же аминокислота может кодироваться несколькими кодонами (**вырожденность генетического кода**). Например, лейцин, серин и аргинин кодируются шестью разными кодонами.

Каждая из 20 аминокислот, участвующих в синтезе белка, переносится на рибосому своей т-РНК.

Для этого на более длинном конце нуклеотидной цепи всех т-РНК, называемом **акцепторным**, имеются три нуклеотида – ЦЦА, к которым присоединяется соответствующая аминокислота (см. рис. 7).

Противостоящая акцепторному концу петля содержит три нуклеотида, называемых **антикодоном**, взаимодействующих при участии р-РНК с нуклеотидами и-РНК. Нуклеотиды, образующие антикодоны всегда расположены в середине петли.

При комплементарности антикодона т-РНК с основаниями и-РНК аминокислота включается в полипептидную цепь на рибосомах. Матрицей для синтеза белка служит и-РНК (рис. 8). За счет информации, переносимой и-РНК от ДНК, определяется последовательность аминокислот во всех белках. Этот процесс называют **трансляцией**.



В варианте В в позициях 111-118 полипептидная цепь белка состоит из аминокислот: ... ала—глу—про—глу—гln—сер—лей—ала.

Надо изобразить схематично нить ДНК, на одной из которых структурные гены (а), а другая нить комплементарна ей (б). Структурные гены содержат запись о последовательности включения аминокислот в молекулу полипептидной цепочки белка. Затем надо обозначить цепочку и-РНК, несущую информацию от ДНК к рибосомам. Аминокислоты кодируются кодонами, состоящими из трех последовательных нуклеотидов.

Обозначим фигурными скобками по три нуклеотида на и-РНК (в), а внизу запишем аминокислоты в позициях 111-118 (рис. 9).

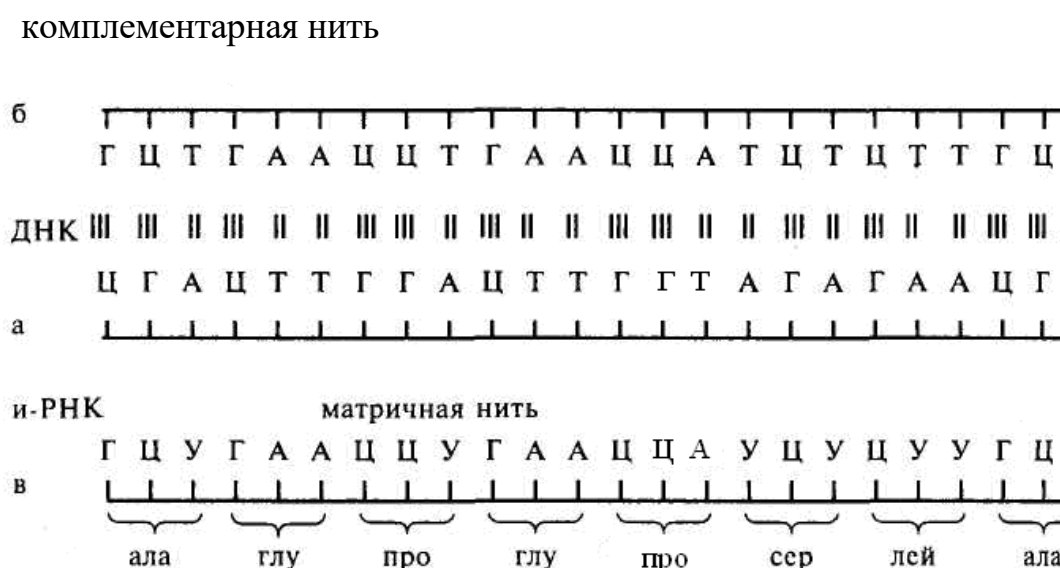


Рис.9. Схема кодирования аминокислот варианта В бета-лактоглобулина (позиция 111-118).

По табл. 2 найдем нуклеотиды и-РНК, кодирующие аминокислоты варианта В бета-лакто-глобулина в позициях 111-118.

Аланин кодируют 4 кодона (нуклеотида) — ГЦУ, ГЦЦ, ГЦА, ГЦГ; глутаминовую кислоту — 2 кодона ГАА, ГАГ; пролин — 4; глутамин — 2 и т.д.

Можно взять любой из кодирующих аминокислоту триплетов, например, первый.

После этого легко записать последовательность кодирующих триплетов и-РНК (ГЦУ, ГАА, ЦЦУ и т.д.). Затем можно определить нуклеотиды струк-



турных генов ДНК и нуклеотиды комплементарной цепи ДНК. После заполнения схема приобретает следующий вид (рис. 10)

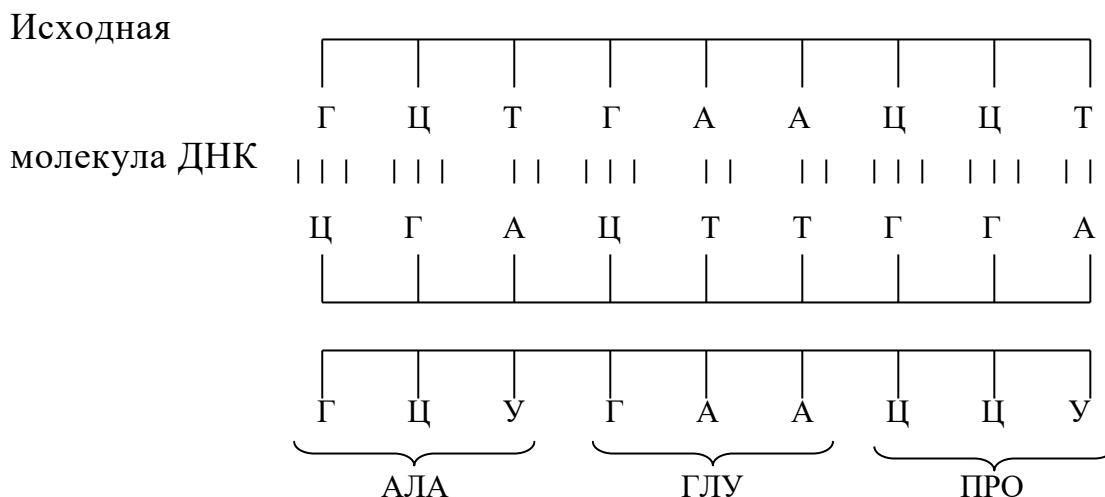


Рис. 10. Исходная молекула ДНК и кодирование аминокислот кодонами

В варианте С вместо аланина в позиции 118 стоит валин. Из таблицы 3 находим, что одним из его кодонов является ГУУ, его комплементарными нуклеотидами на матричной нити ДНК будет ЦАА, а на комплементарной нити — ГТТ. Таким образом, изменение одного нуклеотида Г в матричной цепи ДНК на А привело к замене аланина валином в полипептидной цепочке белка.

Определить антикодон т-РНК не составляет труда. Нуклеотиды антикодона комплементарны нуклеотидам и-РНК.

В состав белка входят 350 аминокислот. Каждая аминокислота кодируется тремя нуклеотидами. Следовательно, белок, состоящий из 350 аминокислот, кодируется 1050 нуклеотидами.

Длина гена равна:  $1050 \text{ нуклеотидов} \cdot 3,4 \cdot 10^{-4} \text{ мкм} = 0,357 \text{ мкм}$  ( $1050 \text{ нуклеотидов} \cdot 0,34 \text{ нм} = 357 \text{ нм}$  (нанометров)).

Масса гена равна:  $1050 \text{ нуклеотидов} \cdot 340 \text{ дальтон} = 357000 \text{ дальтон}$ .

Таблица 3

## Генетический код

Первый нуклеотид кодона	Второй нуклеотид кодона								Третий нуклеотид кодона
	У		Ц		А		Г		
У	УУУ	фенилаланин	УЦУ	серин	УАУ	тирозин	УГУ	цистеин	У
	УУЦ		УЦЦ		УАЦ		УГЦ		Ц
	УУА	лейцин	УЦА		УАА	«стоп»	УГА	«стоп»	А
	УУГ		УЦГ		УАГ		УГГ	триптофан*	Г
Ц	ЦУУ	лейцин*	ЦЦУ	пролин	ЦАУ	гистидин	ЦГУ	аргинин	У
	ЦУЦ		ЦЦЦ		ЦАЦ		ЦГЦ		Ц
	ЦУА		ЦЦА		ЦАА	глутамин	ЦГА		А
	ЦУГ		ЦЦГ		ЦАГ		ЦГГ		Г
А	АУУ	изолейцин	АЦУ	треонин*	ААУ	аспарагин	АГУ	серин	У
	АУЦ		АЦЦ		ААЦ		АГЦ		Ц
	АУА		АЦА		ААА	лизин*	АГА	аргинин	А
	АУГ	метионин* «начало»	АЦГ		ААГ		АГГ		Г
Г	ГУУ	валин*	ГЦУ	аланин	ГАУ	аспарагиновая кислота	ГГУ	глицин	У
	ГУЦ		ГЦЦ		ГАЦ		ГГЦ		Ц
	ГУА		ГЦА		ГАА	глутаминовая кислота	ГГА		А
	ГУГ		ГЦГ		ГАГ		ГГГ		Г

Примечание: \* - незаменимые аминокислоты

## Задачи

1. В одной из цепочек молекулы ДНК нуклеотиды расположены в такой последовательности: АЦГ ТТА ГЦТ АГТ ... Какова последовательность нуклеотидов в другой цепочке этой же молекулы?

2. В связи с «вырожденностью» генетического кода любая аминокислота в белковой молекуле может быть закодирована не одна, а 2-6 разными триплетами. Закодируйте следующую последовательность аминокислот: *изолейцин—глутаминовая кислота—фенилаланин—аргинин—серин*, используя одни, а затем другие триплеты генетического кода.

3. Длина гена, контролирующего синтез белка, составляет  $3352,4 \text{ \AA}$ . Определите сколько аминокислот входит в состав этого белка, если расстояние между двумя нуклеотидами в молекуле ДНК равняется  $3,4 \text{ \AA}$ .

4. Определите какие нуклеотиды м-РНК кодируют аминокислотный состав белковой молекулы в следующей последовательности:

- а) цистеин—аргинин—метионин—серин;
- б) лизин—триптофан—пролин—лейцин;
- в) аспарагиновая кислота—фенилаланин—валин—гистидин.

5. Определите молекулярный вес гена, детерминирующего образование инсулина, состоящего из 51 аминокислоты, если известно, что средний молекулярный вес нуклеотида равен 340 дальтон.

6. Определите порядок расположения аминокислот на одном из участков молекулы белка, если известно, что он кодируется такой последовательностью нуклеотидов ДНК:

... АЦЦ ТАЦ АГТ ЦТГ ГАТ ...

Каким будет ответ, если химическим путем из молекулы ДНК будут удалены третий и восьмой нуклеотиды?

7. Исследованиями было установлено, что 22% общего числа нуклеотидов определенной и-РНК приходится на гуанин, 35% — на цитозин, 19% на аденин и 24% — на урацил.

Определите процентный состав азотистых оснований двухцепочной ДНК, слепком с которой является эта и-РНК.

**8.** Рибонуклеаза гипофиза содержит следующий количественный состав аминокислот:

лизин — 7, глутамин — 9, треонин — 15, аланин — 8, фенилаланин — 6, аргинин — 2, серин — 21, аспарагиновая кислота — 14, гистидин — 5, метионин — 8, тирозин — 6, цистеин — 12, глутаминовая кислота — 3, аспарагин — 3, пролин — 7, валин — 16, лейцин — 5, глицин — 10, изолейцин — 6.

Определите количественное соотношение (аденин+тимин)/(гуанин + цитозин) на участке цепи ДНК, кодирующем данную рибонуклеазу.

**9.** Какую длину имеет молекула ДНК, кодирующая фермент рибонуклеазу поджелудочной железы, если известно, что молекула данного фермента имеет в своем составе 124 аминокислоты, а расстояние между двумя соседними нуклеотидами, измеренное вдоль оси спирали, составляет  $3,4 \text{ \AA}$ ?

**10.** Участок гена состоит из следующих нуклеотидов: ... ГАГ ААТ ТГГ ЦТА АЦА ГТА ...

Выпишите последовательность аминокислот в белковой молекуле, кодируемой этим геном.

**11.** В одной из цепочек молекулы ДНК нуклеотиды расположены в следующей последовательности: ГТА ЦЦА ГАТ ГГЦ ... Какова последовательность нуклеотидов в другой цепочке этой же молекулы?

**12.** При синдроме Фанкони (нарушение образования костной ткани) у больного с мочой выделяются аминокислоты, которым соответствуют следующие триплеты и-РНК: АУА, ГУЦ, АУГ, УЦА, УУГ, УАУ, ГУУ, АУУ.

Определите, выделение каких аминокислот с мочой характерно для синдрома Фанкони.

**13.** Исследования генетиков показали, что 17% общего числа нуклеотидов данной и-РНК приходится на гуанин, 29%- на урацил, 33%- на цитозин и 21%- на аденин.

Определите процентный состав азотистых оснований двухцепочной ДНК, слепком с которой является вышеуказанная и-РНК.

**14.** Определите количество аминокислот, составляющих белковую молекулу, при условии, что молекулярный вес гена, контролирующего синтез этого белка, равен 323100. Средний молекулярный вес одного нуклеотида равен 340 дальтон.

**15.** Укажите последовательность аминокислот в белковой молекуле, кодируемых следующими нуклеотидами ДНК: АТА, ЦТГ, АЦА, ТТА, ГАА....

Какой будет последовательность аминокислот, если между десятым и одиннадцатым нуклеотидами произойдет вставка гуанина?

**16.** Длина гена, детерминирующего образование белка, равняется 7799,6 Å. Определите количество аминокислот, входящих в данную молекулу белка, если расстояние между двумя нуклеотидами составляет 3,4 Å.

**17.** При изучении крови людей были найдены типы гемоглобина, отклоняющиеся от нормы. Их обозначили: А- нормальный гемоглобин, S- гемоглобин из крови больных с серповидноклеточной анемией, С- другой аномальный тип. В. Ингрэм обнаружил, что различия между ними находятся по β- цепи гемоглобина.

Гемоглобин А:

Гис-Вал-Лей-Лей-Тре-Про-Глу-Глу-Лиз;

Гемоглобин S:

Гис-Вал-Лей-Лей-Тре-Про-Вал-Глу-Лиз;

Гемоглобин С:

Гис-Вал-Лей-Лей-Тре-Про-Лиз-Глу-Лиз.

Определите количественное соотношение (аденин+тимин)/ (гуанин+ цитозин) в цепях ДНК, кодирующих каждый из этих типов гемоглобина.

**18.** В связи с «вырожденностью» генетического кода любая аминокислота в белковой молекуле может быть закодирована не одним, а 2-6 разными триплетами. Закодируйте следующую последовательность аминокислот: серин-

лейцин- лизин- аланин- валин, используя одни, а затем другие триплеты генетического кода.

**19.** Участок гена состоит из следующих нуклеотидов:

...АГГ ТТЦ ГАЦ ТЦГ ЦАЦ АТГ...

Расшифруйте последовательность аминокислот в белковой молекуле, кодируемой данным геном.

**20.** Определите количество аминокислот в белковой молекуле, при условии, что молекулярный вес гена, контролирующего образование данного белка, равен 214200. Средний молекулярный вес одного нуклеотида составляет 340 дальтон.

**21.** Напишите последовательность расположения аминокислот на одном из участков молекулы белка, если известно, что он кодируется такой последовательностью нуклеотидов ДНК:

...АТГ ТЦГ ЦГТ ААА ЦАТ...

Как изменится ответ, если химическим путем из молекулы ДНК будет удален десятый нуклеотид?

**22.** Один из ферментов поджелудочной железы содержит следующий количественный состав аминокислот:

лизин-12, глутамин-5, треонин-11, аланин-6, фенилаланин-7, аргинин-3, серин-18, аспарагиновая кислота-10, гистидин-2, метионин-7, тирозин-3, цистеин-11, глутаминовая кислота-6, аспарагин-5, пролин-2, валин-9, лейцин-1, глицин-4, изолейцин-4.

Определите количественные соотношения (аденин+тимин)/ (гуанин+цитозин) на участке цепи ДНК, кодирующем этот фермент.

**23.** Закодируйте следующую последовательность аминокислот: *тирозин- аспарагин-треонин-пролин-цистеин*, используя одни, а затем другие триплеты, учитывая «вырожденность» генетического кода.

**24.** Укажите порядок расположения аминокислот на одном из участков молекулы белка, если известно, что он кодируется такой последовательностью нуклеотидов ДНК:

...ГГТ АЦА ЦТЦ ААГ ГТА...

Как изменится ответ, если химическим путем из молекулы ДНК будут удалены шестой нуклеотид?

**25.** Определите молекулярный вес гена, контролирующего образование белка рибонуклеазы поджелудочной железы, состоящего из 124 аминокислот, если известно, что средний вес нуклеотида равен 340 дальтон.

**26.** Участки молекулы м-РНК имеют следующий состав нуклеотидов:

- а) ЦАГ ГГЦ УУЦ ГУУ ААУ ААГ;
- б) ГАЦ УГГ АГА ГУГ ГЦГ ЦЦА;
- в) УЦЦ ЦУГ УАЦ УУГ ЦАА УУЦ.

Определите порядок расположения аминокислот в белковой молекуле, синтезируемой на этой м-РНК.

**27.** Выпишите нуклеотиды м-РНК, кодирующие аминокислотный состав белковой молекулы в следующих вариантах:

- а) аспарагин- аланин- тирозин- лизин;
- б) фенилаланин- изолейцин-валин-глицин;
- в) триптофан-гистидин- глутамин-серин.

**28.** Какие аминокислоты в белковой молекуле кодируются такой последовательностью нуклеотидов ДНК:

...ТАЦ ЦГА ГАГ ГТА АЦЦ...

Как изменится состав белковой молекулы, если под действием облучения второй нуклеотид в ДНК будет замещен на *тимин*, а четырнадцатый- на *гуанин*?

**29.** Выпишите последовательность аминокислот в белковой молекуле при условии, что она кодируется следующими нуклеотидами молекулы ДНК:

...ЦАТ ААГ ТТА ЦАТ ЦГА...

Назовите последовательность аминокислот в молекуле белка, в случае если между вторым и третьим нуклеотидами произойдет вставка *цитозина* и *тимина*?

**30.** В состав молекулы белка входит 157 аминокислот. Определите длину контролирующего ее гена, если известно, что расстояние между двумя нуклеотидами в молекуле ДНК составляет  $3,4 \text{ \AA}$ ?

**31.** Участки молекулы м-РНК имеют следующий состав нуклеотидов:

а) АГУ ЦАЦ ЦГГ АЦЦ ААГ УГЦ;

б) ААУ УАУ ГУЦ ЦГА УГГ ГАУ;

в) УАУ ГАУ ЦЦА АЦУ УУЦ АУГ.

Пользуясь генетическим кодом, укажите порядок расположения аминокислот в белковой молекуле, синтезируемой на этой м-РНК.

**32.** В состав белковой молекулы входит 491 аминокислота. Определите длину контролирующего ее гена, если известно, что расстояние между двумя нуклеотидами в молекуле ДНК составляет  $3,4 \text{ \AA}$ .

**33** Определите последовательность аминокислот в молекуле белка, если она кодируется следующими нуклеотидами участка ДНК:

...ТЦА ГАА ТТА ТГЦ АЦЦ...

Определите последовательность аминокислот в белковой молекуле, если между четвертым и пятым нуклеотидами произойдет вставка аденина?

**34.** Укажите, какие нуклеотиды м-РНК кодируют аминокислотный состав белковой молекулы в такой последовательности:

а) тирозин-пролин-треонин-изолейцин;

б) глутамин-серин-аргинин-валин;

в) глутаминовая кислота- цистеин-аланин-аспарагиновая кислота.

**35.** С последовательности каких аминокислот начинается белок, если он закодирован следующими нуклеотидами ДНК:

...ГГГ АТГ ЦЦА ГГЦ ГТТ...

Каким станет начало цепочки синтезируемого белка, если под действием облучения второй нуклеотид окажется выбитым из молекулы ДНК?



**36.** В состав белка входит 658 аминокислот. Какова длина гена, который контролирует его синтез, если расстояние между нуклеотидами в молекуле ДНК равняется  $3,4 \text{ \AA}$ ?

**37.** Участок гена состоит из следующих нуклеотидов:

...АЦА АТТ ГАГ ЦГЦ ТЦТ ТГТ...

Расшифруйте последовательность аминокислот в белковой молекуле, кодируемой этим геном.

**38.** Определите последовательность аминокислот, входящих в состав белковой молекулы, если известно, что она закодирована следующими нуклеотидами ДНК:

... ТАТ АТА ТГЦ АЦГ ГЦТ ...

Как отразится на начале цепочки синтезируемого белка выпадение из молекулы ДНК пятого нуклеотида под действием облучения?

**39.** В одной из цепочек молекулы ДНК нуклеотиды расположены в такой последовательности:

а) АЦА ГГТ АЦГ АЦГ ТАГ...

б) ТГЦ ААТ ЦГГ АЦТ ГАЦ ...

укажите последовательность нуклеотидов в другой цепочке молекулы.

**40.** Назовите последовательные мономеры участка молекулы белка, который синтезируется на основе информации, закодированной в молекуле ДНК с таким порядком нуклеотидов:

... ГГЦ ГАГ ГТЦ АГТ ААГ ...

Покажите изменения в строении белковой молекулы при удалении из состава ДНК двенадцатого нуклеотида.

**41.** Одна из цепей белка инсулина (т.н. цепь В) начинается со следующих аминокислот: *фенилаланин—валин—аспарагин—глутамин-гистидин—лейцин*. Напишите возможную последовательность расположения нуклеотидов в начале участка молекулы ДНК, хранящую информацию об этом белке.

**42.** Инсулин состоит из А и В цепей, включающих 51 аминокислоту.

Однако состав инсулина у лошади, быка и барана несколько отличается. Количество различных аминокислот в молекуле инсулина у этих животных приведено в табл. 4. Определите коэффициент видовой специфичности для указанных сельскохозяйственных животных.

Таблица 4

**Различия в аминокислотном составе молекул инсулина  
сельскохозяйственных животных**

Аминокислота	Число аминокислот в инсулине		
	баран	бык	лошадь
Глицин	5	4	5
Валин	5	5	4
Изолейцин	1	1	2
Лейцин	6	6	6
Фенилаланин	3	3	3
Тирозин	5	5	5
Серин	2	3	2
Треонин	1	1	2
Лизин	1	1	1
Аргинин	1	1	1
Гистидин	2	2	2
Цистеин	6	6	6
Пролин	1	1	1
Аланин	3	3	2
Глутамин	6	6	6
Аспарагин	3	3	3

## РАЗДЕЛ 8

### ИММУНОГЕНЕТИКА

Открытие лауреатом Нобелевской премии Ландштейнером в 1900 г. групп крови у человека (ABO) и объяснение в 1924 г. Бернштейном типа их наследования стало отправной точкой для иммуногенетических исследований. Ирвин в 1936 г. использовал термин «иммуногенетика» при описании антигенов у гибридов голубя. Соединение иммунологии (науки об иммунитете) и генетики оказалось плодотворным в понимании фундаментальных основ иммунобиологии и в практическом их использовании.

**Иммуногенетика** изучает генетический контроль иммунного ответа, генетику несовместимости тканей при пересадках, закономерности наследования антигенной специфичности, проблему поддержания генетического постоянства многомиллионной популяции соматических клеток организма и др. (рис. 11).

**Основные понятия иммуногенетики.** В пределах вида особи различаются по ряду биохимических генетически детерминированных признаков, которые могут быть выявлены иммуногенетическим методом в виде систем антигенов.

**Антигены** — это генетически чужеродные вещества, вызывающие при введении в организм развитие специфических иммунологических реакций. Антигены, по которым особи одного вида различаются между собой, называются *аллоантигенами*.

**Антитела** — иммуноглобулины (белки), образующиеся в организме под воздействием антигенов. Различия в групповой принадлежности крови определяются антигенами, расположенными на поверхности эритроцитов. Антигенные факторы иногда называют кровяными факторами. При описании групп крови животных термин «антиген» рассматривают как наследственно обусловленную единицу, имеющую антигенные свойства.

Совокупность антигенов (факторов крови), контролируемых одним локусом, называют **генетической системой групп крови**, а сумму всех групп крови одной особи — **типом крови**. После рождения группы крови животных не изменяются и не зависят от условий кормления и содержания.

**Номенклатура.** До настоящего времени не разработана единая международная номенклатура антигенов и систем групп крови. Генетические системы групп крови и антигены обозначаются прописными и строчными буквами латинского алфавита (A, B, C,...), со значками (A',B',C',...) подстрочными индексами ( $A_1, B_1, C_1, \dots$ ), а также с другими индексами ( $E_1, E_2, E_3, \dots$ ) Например, Fa, Fb, Fc, Fd или Va, Vb. Генотипы - $V^a/V^a, V^b/V^b, V^a/V^b$ ; фенотипы соответственно  $V(a+b-)$  или Va;  $V(a-b+)$  или Vb;  $V(a+b+)$  или Vab.

У одного животного в каждом из локусов может быть не более 2-х аллелей, соответствующих числу гомологичных хромосом. Генотип животного обозначается через вертикальную черточку (A/A).

Группы крови в каждой системе наследуются как простые менделевские признаки, независимо от других систем. Каждый антиген обусловлен одним аллелем.

Как и в классической генетике, аллели, контролирующие (детерминирующие) 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 (отсутствие реакции), гетерозиготные — семейным анализом.

Один локус обуславливает одну группу крови, независимо от того состоит ли она из одного, двух или большего числа антигенов. Иммуногенетическая номенклатура для разных видов животных имеет свои особенности.

Например, у крупного рогатого скота (табл. 5) выявлено 12 систем групп крови: A, B, C, F-V, J, L, M, N', T, S, Z, R'-S', которые контролируют синтез более 100 антигенов.

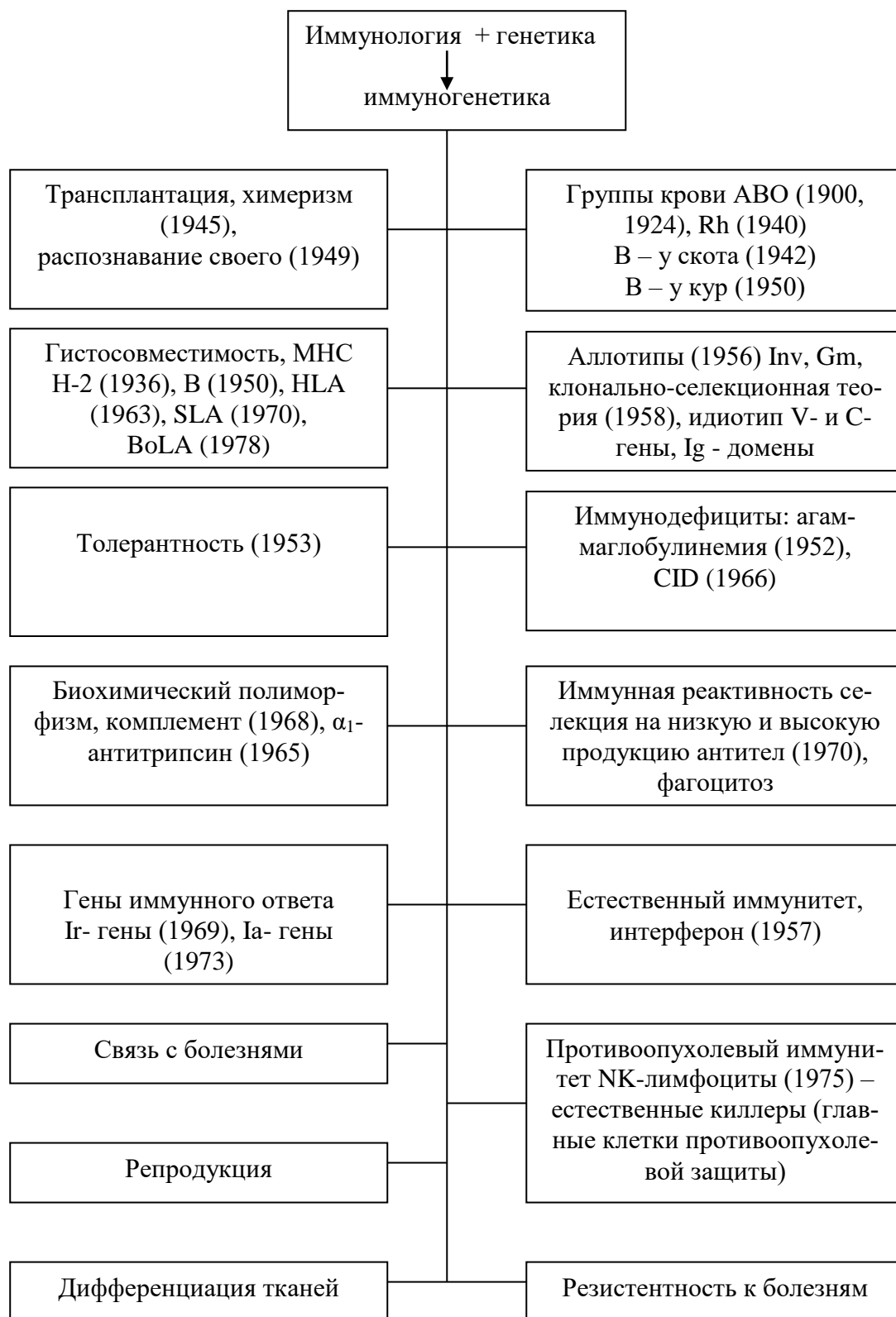


Рис. 11. Схема развития иммуногенетики

(по Во Gahne, с дополнениями Петухова В.Л. с соав., 1996).

Антигены некоторых систем наследуются в определенных комбинациях — **феногруппах**. Например, сложная система антигенов E у свиней включает 18 анти-

генов. Феногруппа Ebdg определяется присутствием антигенных факторов Eb, Ed, Eg (см. табл. 5).

Таблица 5

Системы генетических групп крови\*

Системы (локусы)	Антигены	Число антигенов
<b>Крупный рогатый скот</b>		
<b>A</b>	A, A <sub>1</sub> , A <sub>2</sub> , D, D <sub>1</sub> , D <sub>2</sub> , H, Z'	8
<b>B</b>	B, B <sub>1</sub> , B <sub>2</sub> , G, G <sub>1</sub> , G <sub>2</sub> , G <sub>3</sub> , I, I <sub>1</sub> , I <sub>2</sub> , K, O, O <sub>x</sub> , O <sub>1</sub> , O <sub>2</sub> , O <sub>3</sub> , O <sub>4</sub> , P, P <sub>1</sub> , P <sub>2</sub> , Q, Q <sub>1</sub> , Q <sub>2</sub> , T, T <sub>1</sub> , T <sub>2</sub> , Y <sub>1</sub> , Y <sub>2</sub> , A', A <sub>1</sub> , E', E' <sub>2</sub> , E' <sub>3</sub> , E' <sub>4</sub>	>40
<b>C</b>	C <sub>1</sub> , C <sub>2</sub> , C <sub>3</sub> , E, R <sub>1</sub> , R <sub>2</sub> , W, W <sub>1</sub> , W <sub>2</sub> и др.	>10
<b>F-V</b>	F, (F <sub>1</sub> , F <sub>2</sub> ), V	2
<b>J</b>	J <sub>1</sub> , J <sub>2</sub> ,	2
<b>L</b>	L	1
<b>M</b>	M <sub>1</sub> , M <sub>2</sub> , M', m	4
<b>S</b>	S (S <sub>1</sub> , S <sub>2</sub> ), U (U' <sub>1</sub> , U' <sub>2</sub> ), H'', S'', U''	10
<b>Z</b>	Z (Z <sub>1</sub> , Z <sub>2</sub> )	1
<b>R'-S'</b>	R', S'	2
<b>T'</b>	T'	1
<b>N'</b>	N'	1
<b>СВИНЬИ</b>		
<b>A</b>	A <sub>c</sub> , A <sub>p</sub> , A <sub>o</sub> , A <sub>w</sub> , A <sub>x</sub>	5
<b>B</b>	B <sub>a</sub> , B <sub>b</sub>	2
<b>C</b>	C <sub>a</sub> , C <sub>b</sub> , C <sub>c</sub>	3
<b>D</b>	D <sub>a</sub> , D <sub>b</sub> , D <sub>c</sub>	3
<b>E</b>	E <sub>a</sub> , E <sub>b</sub> , E <sub>d</sub> , E <sub>e</sub> , E <sub>f</sub> , E <sub>g</sub> , E <sub>h</sub> , E <sub>i</sub> , E <sub>j</sub> , E <sub>k</sub> , E <sub>l</sub> , E <sub>m</sub> , E <sub>n</sub> , E <sub>o</sub> , E <sub>p</sub> , E <sub>r</sub> , E <sub>s</sub> , E <sub>t</sub>	18
<b>F</b>	F <sub>a</sub> , F <sub>b</sub> , F <sub>c</sub> , F <sub>d</sub>	4
<b>G</b>	G <sub>a</sub> , G <sub>b</sub> , G <sub>c</sub> , G <sub>d</sub>	4
<b>H</b>	H <sub>a</sub> , H <sub>b</sub> , H <sub>c</sub> , H <sub>d</sub> , H <sub>e</sub>	5
<b>I</b>	I <sub>a</sub> , I <sub>b</sub>	2
<b>J</b>	J <sub>a</sub> , J <sub>b</sub>	2
<b>K</b>	K <sub>a</sub> , K <sub>b</sub> , K <sub>c</sub> , K <sub>d</sub> , K <sub>e</sub> , K <sub>f</sub> , K <sub>g</sub> , K <sub>o</sub>	8
<b>L</b>	L <sub>a</sub> , L <sub>b</sub> , L <sub>c</sub> , L <sub>d</sub> , L <sub>e</sub> , L <sub>f</sub> , L <sub>g</sub> , L <sub>h</sub> , L <sub>i</sub> , L <sub>j</sub> , L <sub>k</sub> , L <sub>l</sub> , L <sub>m</sub>	13
<b>M</b>	M <sub>a</sub> , M <sub>b</sub> , M <sub>c</sub> , M <sub>d</sub> , M <sub>e</sub> , M <sub>f</sub> , M <sub>g</sub> , M <sub>h</sub> , M <sub>i</sub> , M <sub>j</sub> , M <sub>k</sub>	11
<b>N</b>	N <sub>a</sub> , N <sub>b</sub> , N <sub>c</sub>	3
<b>O</b>	O <sub>a</sub> , O <sub>b</sub>	2
<b>P</b>	P <sub>a</sub> , P <sub>o</sub>	2
<b>Q</b>	Q <sub>a</sub> , Q <sub>o</sub>	2

\* По Петухову В.Л. с соав., 1996

В этом случае аллель записывают  $E^{bdg}$ . Антигенные факторы системы В у крупного рогатого скота В, G и К могут встречаться в комбинациях В, G, ВG, ВGК, а аллели обозначаются  $V^b$ ,  $V^g$ ,  $V^{bg}$ ,  $V^{bgk}$ . В фенотипу может входить до 10 антигенов. Для упрощения записи фенотипа кодируют. Так, фенотипу ВGКO<sub>2</sub>Y<sub>1</sub>A'B'E'G'K'O'Y' обозначают как В<sub>28</sub>.

Иммуногенетика используется в практике животноводства для контроля достоверности происхождения животных, иммуногенетического анализа близнецов, изучения межпородной и внутривидовой дифференциации, построения генетических карт, нахождения взаимосвязи групп крови с резистентностью к болезням и продуктивностью, диагностики гемолитической болезни новорожденных.

### *Решение типовых задач*

Надо определить достоверность происхождения потомства у крупного рогатого скота симментальской породы (табл. 6).

Контроль за происхождением по группам крови основывается на принципе исключения. Группы крови, имеющиеся у потомков, должны быть обязательно у одного или обоих его родителей.

При определении происхождения надо выявить генотипы у родителей и потомков. В некоторых системах (F-V, R'-S' у крупного рогатого скота) генотип определяется непосредственно по фенотипу (по результатам тестирования), а в других системах — на основе семейного анализа. Использование дополнительных тестов (полиморфных типов белков и ферментов) повышает точность контроля за происхождением животных.

В рассматриваемом примере потомок № 5193 унаследовал от матери аллели  $O_1/I'$ , EWZ', V, LH' и белки  $Hb^A$ ,  $Tf^D$ ,  $Am^B$ . От быка № 2085 он унаследовал аллели  $O_3QA'_2E_1F'J_2$ , WX<sub>2</sub>, V, H',  $Hb^B$ ,  $Tf^D$ ,  $Am^B$ . Отец соответствует записи о происхождении. У потомка № 8004 кроме аллелей, унаследованных от матери (O□, W, F, L, H'H'',  $Hb^A$ ,  $Am^B$ ) в В, С, F-V, S-локусах, обнаружен аллель L, который отсутствует у быка № 2085, и не унаследовано ни одного аллеля В-системы. Аллель L передан другим быком. Следовательно, мать соответствует, а бык не соответствует записи его отцовства.

Выявление вероятных отцов потомков можно проводить и по генотипам групп крови. Например, две коровы — № 2906 и № 7732 были осеменены дважды. Первый раз корова № 2906 осеменена спермой быка № 4032, а корова № 7732 — спермой быка № 2073. Во второй раз корова № 2906 осеменена спермой быка № 2352, а корова № 7732 — спермой быка № 4262. Надо установить, какие быки являются отцами потомков коров № 2906 и № 7732?

Следует помнить, что 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 их отцом может быть, как первый, так и второй бык. Выявление вероятного отца проводят на основе семейного анализа (табл. 7).

Потомок № 3699 не унаследовал ни одного аллеля В-системы быка № 4032 (Q или I,G') и Z в Z-системе. У этого потомка, кроме материнского аллеля I<sub>1</sub> Y<sub>2</sub> A' и др, подтверждающего 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 и L имеет аллели быка №2073 (b, C<sub>1</sub>EWL', M и Z). Вероятным отцом потомка № 8269 следует считать быка № 2073.



## Задачи

1. Определить потомков быка – производителя из следующих животных по данным иммунологической проверки в системе групп крови В:

**производитель 2085 —  $O_3 OA_2 E' JE_2 J_1 J_2 / O$**

потомок 5193—  $BG_1 J_1 J_2 O_1 E_2 / J_1 B_1$

потомок 959—  $O_3 OA_2 E' J E_2 J_2 / GJA_1$

потомок 8269—  $O / A_1 B_1$

Обоснуйте свой ответ.

2. На станцию искусственного осеменения (АГЛОС) поступили быки, записанные в родословной как потомки быка-производителя Героя 2208 РН-1083 от разных матерей. В результате иммунологической проверки подлинности их происхождения установлено, что генотипы быков в системе групп крови «В» следующие:

Бык-производитель Герой 2208 РН-1083 —  $OIV_1 D^1 G / GOV$

потомок 1217 —  $I'G' / BOK' F_2 J'$

потомок 1887 —  $OY_2 D'G' / G'OY$

потомок 1421 —  $GOV/O_1 T_3 E_1 K$

потомок 2989 —  $BOK'E_2 J' / OJ_2 G' G'$

потомок 2113 —  $GE_3 F'O_1 / O J_2 D^1 G^1$

3. С целью проверки происхождения потомков высокопродуктивных производителей проведено иммуногенетическое исследование бычков, их матерей и предполагаемых отцов. Исследованы генотипы животных по восьми системам групп крови. Генотипы животных приведены в табл. 8. Установить, соответствует ли происхождение потомков сведениям, записанным в их родословных.

4. У свиней система групп крови «В» представлена двумя кодоминантными аллелями. Аллель  $V^a$  обуславливает образование антигена  $V_a$ , а аллель  $V^b$  — антигена  $V_b$ . Установить: а) генотипы и фенотипы потомков  $F_1$ , полученных от родителей с генотипами  $V^a / V^a$  и  $V^b / V^b$ ; б) расщепление в  $F_1$  по фенотипу при фенотипах родителей В (a-b+) и В(a+b+).

5. У кур система групп крови С представлена четырьмя аллелями —  $C^1, C^2, C^3, C^4$ , с которыми связаны антигены  $C_1, C_2, C_3, C_4$ . Определите генотипы потомства, если генотипы родителей  $C^1 C^2$  и  $C^3 C^4$ .

6. Свиноматка № 548 ДМ-1 была осеменена смесью спермы двух хряков: Никеля № 543 и Никеля № 1449. По результатам иммунологического ис-

следования определите отцовство для каждого поросенка (таблица 10).

7. Определите потомков быка-производителя Каскада РН-1679 по данным иммунологической проверки в системе групп крови «В»:

**бык-производитель Каскад 2629 РН-1679 — 030 А2Е '1Е' Г'2/0**

потомок 5193— ВGI120' F' /12В'

потомок 959— 030 А2Е'1Г' 2' /G1А'2

потомок 8269— 0/А'В'

8. У свиней сложная система групп крови. Каждый аллель этой системы вызывает образование не одного антигена, а целого комплекса, которые наследуются вместе. Определите возможные генотипы потомства, если генотипы родителей  $E^{aeg}/E^{bdg}$  и  $E^{bdf}/E^{efg}$ .

9. Чалый бык с фенотипом по системе групп крови  $F(F+V+)$  скрещен с белой коровой с фенотипом  $F(F+V+)$ . Определите генотипы родителей и потомства, если известно, что окраска шерсти наследуется по типу взаимодействия аллельных генов — чалые животные получаются от скрещивания красных и белых родителей.

10. Уточнить отцовство (табл. 9) у потомков швицких быков от бывших матерей по группам крови и полиморфным белкам: гемоглобину (Hb), трансферрину (Tf) и карбоангидразе (Ca): № 78, № 250, № 323, № 256.

11. У крупного рогатого скота трансферрины (ферменты-переносчики железа в организме) детерминируются аутосомным геном, имеющим три кодоминантных аллеля:  $T^A$ ,  $T^D$ ,  $T^E$ . Определите возможные типы трансферринов у телят от спаривания животных, имеющих следующие типы вышеуказанных белков: D x AE; AA x AD; AD x AE; AA x AE; AE x AD.

12. Так называемый бомбейский феномен состоит в том, что в семье, где отец имел I группу крови, а мать — III, родилась девочка с I группой. Она вышла замуж за мужчину со II группой крови, и у них родилось две девочки: первая — с IV, вторая — с I группой крови. Появление в третьем поколении девочки с IV группой крови от матери с I группой крови вызвало недо-

умение. Однако в литературе было описано еще несколько подобных случаев. По сообщению В. Маккьюсика (1967), некоторые генетики склонны объяснить это явление редким рецессивным эпистатическим геном, способным подавлять действие генов, определяющих группу крови А и В. Принимая эту гипотезу определите: - вероятные генотипы всех трех поколений, описанных в бомбейском феномене; вероятность рождения детей с I группой крови в семье первой дочери из третьего поколения, если она выйдет замуж за такого же по генотипу мужчину, как она сама; - вероятные группы крови у детей в семье второй дочери из третьего поколения, если она выйдет замуж за мужчину с IV группой крови, гетерозиготного по редкому эпистатическому гену.

**13.** Корова красной степной породы Рябина 264 РН — 5594 (ГПЗ «Горняк») с трансферрином AD осеменялась смесью спермы двух быков-производителей: Акробата 3635 РН-1217 и Барса 925 РН-1214. Первый имел трансферрины AD, второй — DE. Родившийся теленок имел трансферрины AE- типа. Определить отца теленка.

**14.** Розалия и Летиция — родные сестры и обе (как и их родители) дальтоники, имеющие IV и III группы крови. У них есть еще сестра и брат, с I и II группами крови. Розалия и Летиция вышли замуж за мужчин с нормальным зрением. У Летиции было две девочки и два мальчика-дальтоника: у одной девочки и мальчиков была I группа крови, а у другой девочки — III группа. У Розалии — два сына с нормальным зрением, но один из них имел II, а другой — III группы крови. Определите генотипы Розалии и Летиции, их родителей и всех детей.

**15.** Используя группы крови (табл 11) установите отца потомка № 158.

**16.** Обоснуйте свой ответ в определении отцовства у следующих потомков: № 762, №731, №604, №772 (табл. 12).

**17.** В родильном доме перепутали двух мальчиков. Родители одного из них имели I и II группы крови, родители другого — II и IV. Исследование показало, что дети имеют I и IV группы крови. Определите, кто чей сын.

Таблица 6

## Определение достоверности происхождения потомков

Семейные отношения	№ животного	Системы групп крови										Локусы полиморфных белков		
		A	B	C	F-V	J	L	M	S	Z	R'	Hb	Tf	Am
Симментальская порода племязавода «Еланский» (по А.М. Машурову)														
Отец	2085	-/-	O <sub>3</sub> QA' <sub>2</sub> E <sub>1</sub> F' J' <sub>2</sub> / Q	WX <sub>2</sub> / EW L'	V/V	-/-	-/-	-/-	H' / H'	-/-	-/-	A/B	A/D	B/C
Мать	1674	-/-	Q <sub>1</sub> J' / Q <sub>1</sub> J'	E W L' / W	F/V	J/-	L/-	-/-	H' / H'	-/-	-/-	A/A	A/D	B/B
Потомок	5793	-/-	O <sub>3</sub> QA' <sub>2</sub> E <sub>1</sub> FJ' <sub>2</sub> / Q <sub>1</sub> I	WX <sub>2</sub> / EW L'	F/V	-/-	L/-	-/-	H' / H'	-/-	-/-	A/B	D/D	B/B
Мать	2272	-/-	O' / -	W / W	F / F	-/-	L/-	-/-	H' H'' / H	-/-	-/-	A/A	D/A	B/B
Потомок	8004	-/-	-O'	E W L' / W	V/F	-/-	L/L	-/-	H' / H' H	-/-	-/-	A/A	D/A	B/B

Таблица 7

## Выявление вероятных потомков по генотипам групп крови

Семейные отношения	№ животного	Системы групп крови									
		A	B	C	F-V	J	L	M	S	Z	R'
Симментальская порода племязавода «Еланский» (по А.М. Машурову)											
Бык	4032	A <sub>1</sub> /-	I <sub>1</sub> G' / Q	C <sub>1</sub> EW / W	F/V	-/-	-/-	-/-	H' / -	Z/Z	-/-
Бык	2352	-/-	A' B' / G <sub>1</sub> A' <sub>2</sub>	W / W	F/F	-/-	-/-	-/-	H' / H'	-/-	-/-
Мать	2906	A <sub>1</sub> /-	I <sub>1</sub> Y <sub>2</sub> A' / -	C <sub>1</sub> EWL' / W	F/F	-/-	-/-	-/-	H' / H'	-/-	-/-
Потомок	3699	-/-	A' B' / I <sub>1</sub> Y <sub>2</sub> A'	W / C <sub>1</sub> EWL'	F/F	-/-	-/-	-/-	H' H'	-/-	-/-
Бык	2073	A <sub>1</sub> / A <sub>1</sub>	-/BGKE' F' G' O' G''	C <sub>1</sub> EWL' / G <sub>1</sub> E WX	F/F	-/-	-/-	M/-	H' / -	Z/Z	-/-
Бык	4262	A <sub>1</sub> /-	O <sub>3</sub> QA' <sub>2</sub> E <sub>1</sub> F' J' <sub>2</sub> / O <sub>3</sub> QA' <sub>2</sub> E <sub>1</sub> F' J' <sub>2</sub>	C <sub>1</sub> EWX <sub>1</sub> / G <sub>1</sub> E WX <sub>2</sub>	F/V	-/-	-/-	-/-	H' U H' / H'	-/-	-/-
Мать	7732	- / A <sub>1</sub>	Q / BGKE <sub>1</sub> F' O'	C <sub>1</sub> EW / W	F/F	-/-	-/-	-/-	H' / S <sub>1</sub> H'	-/Z	-/-
Потомок	8269	A <sub>1</sub> / A <sub>1</sub>	-/Q	C <sub>1</sub> EW' <sub>a</sub> / C <sub>1</sub> EW	F/F	-/-	-/-	M/-	H' / H'	Z/Z	-/-

Таблица 8

## Генотипы производителей, коров и их потомства

Семейные отношения	№ животного	Системы групп крови							
		A	B	C	F-V	T	J	S	Z
Производитель №	5665	A <sub>2</sub> /D <sub>2</sub>	O <sub>1</sub> TE <sub>3</sub> ' F' K'/I <sub>2</sub> Y <sub>2</sub>	C <sub>2</sub> W/ W	F/ F	-/-	-/-	H <sub>1</sub> /-	Z/-
Производитель №	6302	D <sub>2</sub> /D <sub>2</sub>	O <sub>1</sub> Y <sub>2</sub> D' G' / GE <sub>3</sub> F'O'	C <sub>2</sub> R <sub>2</sub> / WX <sub>1</sub>	F/ F	-/-	L/-	S H'/ H'	Z/-
Мать	5931	D <sub>2</sub> /D <sub>2</sub>	D G K E' <sub>3</sub> O' / O'	C <sub>1</sub> / W	F/ V	-/-	L/-	S H'/-	Z/ Z
Потомок	7313	D <sub>2</sub> /D <sub>2</sub>	I <sub>2</sub> Y <sub>2</sub> / D G K E' <sub>3</sub> O'	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> / W X <sub>1</sub>	F/ V	-/-	L/ L	S H'/-	Z/-
Потомок	604	D <sub>2</sub> /D <sub>2</sub>	O <sub>1</sub> Y <sub>2</sub> D' G' /-	C <sub>2</sub> R <sub>2</sub> / W X <sub>1</sub>	F/ V	-/-	L/-	H <sub>1</sub> /-	Z/ Z
Мать	6000	A <sub>2</sub> /D <sub>2</sub>	I' G'/O <sub>1</sub> TY <sub>2</sub> E' <sub>3</sub> F'	C <sub>1</sub> / W	F/ F	T/-	-/-	S/S	Z/-
Потомок	7728	D <sub>2</sub> /D <sub>2</sub>	BQT/ I' G'	C <sub>2</sub> R/ C <sub>1</sub>	F/ F	-/-	L/-	S/S	Z/-

Таблица 9

## Уточнение отцовства у потомков швицких быков от выбывших матерей

Семейные отношения	№ животного	Системы групп крови и полиморфные белки								
		A	B	C	F-V	J	S	Hb	Tf	Ca
Отец	716	-/ Z'	BGKE' <sub>2</sub> F' I' O' / P'	C <sub>1</sub> C <sub>2</sub> W X <sub>2</sub> /-	F/-	J <sub>1</sub> /-	S / H'	A/B	D/E	F/S
Потомок	78	-/-	BGKE' <sub>2</sub> F' I' O' / G'	C <sub>1</sub> C <sub>2</sub> W X <sub>2</sub> /E	F/ F	J <sub>1</sub> / J <sub>2</sub>	S / H'	B/A	E/A	S/S
Потомок	250	A <sub>1</sub> /A <sub>2</sub>	BGKE' <sub>2</sub> / O <sub>3</sub> E' <sub>3</sub>	W/ X <sub>2</sub>	F/ V	-/-	- / H''	A/B	D/A	F/ F
Отец	2612	A <sub>1</sub> / Z'	GI <sub>1</sub> I <sub>2</sub> A' E <sub>2</sub> ' E <sub>3</sub> '/ O <sub>1</sub> Q D' I' K'	-/ C <sub>1</sub> C <sub>2</sub>	-/ F	-/-	H' / -	A/B	D/A	F/S
Потомок	323	A <sub>1</sub> /A <sub>2</sub>	GI <sub>1</sub> I <sub>2</sub> A' E <sub>2</sub> ' E <sub>3</sub> '/BT <sub>2</sub> Y <sub>2</sub> P' Y' B''	C <sub>1</sub> C <sub>2</sub> / E W X <sub>2</sub>	F/ V	-/-	H' / S	A/B	D/E	F/ F
Потомок	256	A <sub>1</sub> / Z'	E <sub>3</sub> ' F' O' / G Q	C <sub>2</sub> E W X <sub>1</sub> / C <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	F/ V	J/-	H' / H''	A/A	A/D	S/S

Таблица 10

## Уточнение отцовства по антигенам

Животное	Антигены				
	A	Ка	Кб	Мо	La
Матка № 548	-	-	-	-	+
Хряк № 543	+	-	+	+	-
Хряк №1449	-	+	-	+	+
Поросенок №59	+	-	-	-	-
Поросенок №61	+	-	-	+	+
Поросенок №65	-	+	-	+	+
Поросенок № 60	+	-	-	+	-
Поросенок №62	-	-	+	-	+

Таблица 11

## Уточнение отцовства по группам крови.

Семейные отношения	№ животного	Системы групп крови					
		A	B	C	F-V	I	S
Бык Удачный	1074	-/-	O <sub>1</sub> T <sub>1</sub> E <sub>3</sub> F' K' / A' O'	C <sub>1</sub> /C	F- F	-/-	SH' /S
Бык Орлик	1097	A <sub>1</sub> /-	E' <sub>2</sub> G G'' / b	W X <sub>2</sub> /c	F/-	-/-	-/-
Мать Резь	5649	A <sub>1</sub> /-	O' /b	C <sub>1</sub> L' /c	F/-	-/-	H /-
Потомок	158	-/A <sub>1</sub>	E <sub>2</sub> / b	-/c	F/-	-/-	-/H

Таблица 12

## Генотипы производителей, коров и их потомков

Семейные отношения	№ животного	Системы групп крови							
		A	B	C	F-V	I	L	S	Z
Производитель	657	A <sub>2</sub> D <sub>2</sub>	D <sub>1</sub> TE' <sub>3</sub> F K' / I <sub>2</sub> Y <sub>2</sub>	C <sub>2</sub> W/W	F/ F	-/-	-/-	H <sub>1</sub> /-	Z/-
Производитель	630	D <sub>2</sub> / D <sub>2</sub>	O <sub>1</sub> Y <sub>2</sub> D'G' / G E' <sub>3</sub> F'O'	C <sub>1</sub> R <sub>2</sub> / WX <sub>1</sub>	F/ F	-/-	L/-	SH' /H''	Z/-
Мать	638	D <sub>2</sub> / D <sub>2</sub>	O <sub>1</sub> O' / I'	C <sub>1</sub> W/ R <sub>1</sub>	F/ F	-/-	L/-	U/-	Z
Потомок	762	A <sub>2</sub> D <sub>2</sub>	O <sub>1</sub> TE' <sub>3</sub> F' K' / I'	W/ R	F/ F	-/-	-/-	-/-	Z
Мать	593	D <sub>2</sub> /-	DGKE <sub>3</sub> ' O' / O'	C <sub>1</sub> / W	F-V	-/-	L/-	SH' /-	Z
Потомок	731	D <sub>2</sub> / D <sub>2</sub>	I <sub>2</sub> Y <sub>2</sub> / DGKE <sub>3</sub> 'O	C <sub>2</sub> W/W	F-V	-/-	L/-	H'/-	Z
Мать	436	D <sub>2</sub> /-	-/-	R <sub>2</sub> / WX <sub>1</sub>	F-V	-/-	L/L	SH' /-	Z
Потомок	604	D <sub>2</sub> /-	O <sub>1</sub> Y <sub>2</sub> D'G' /-	C <sub>1</sub> R <sub>2</sub> / WX <sub>1</sub>	F-V	-/-	L/-	H'/-	Z
Мать	600	A <sub>2</sub> D <sub>2</sub>	I'G' / O <sub>1</sub> TY <sub>2</sub> E <sub>3</sub> ' F'	C <sub>1</sub> /-	F/ F	I <sub>1</sub> /-	-/-	S/-	Z
Потомок	772	D <sub>2</sub> /-	BQT/-	C <sub>1</sub> R/-	F/ F	-/-	L/-	S/-	Z

## РАЗДЕЛ 9

### ПОПУЛЯЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА

По Н.В. Тимофееву-Ресовскому, **популяция** — это совокупность особей данного вида, в течение длительного времени (большого числа поколений) населяющая определенное пространство, состоящая из особей, могущих свободно скрещиваться друг с другом, и отделенная от таких же соседних совокупностей одной из форм изоляции (пространственной, сезонной, физиологической, генетической).

В животноводстве под популяцией понимают группу животных одного вида, характеризующуюся определенной численностью и ареалом распространения. Такая группа отличается от других популяций генетической структурой, экстерьерными, интерьерными и продуктивными качествами. Популяцией в животноводстве может быть отдельное стадо животных, порода или отродье.

Обычно популяция — замкнутая группа. Ввоз в нее или вывоз из других популяций ограничен, поэтому размножение в популяции осуществляется за счет подбора самцов и самок, принадлежащих к данной популяции.

Генетика популяций изучает процессы, происходящие в данной совокупности и определяющие ее генетическую структуру. Каждая популяция характеризуется определенным генофондом, т.е. совокупностью аллелей, входящих в ее состав.

Генетическая структура популяции может изменяться под воздействием скрещивания, отбора, мутаций, генетико-автоматических процессов и может оставаться неизменной, т.е. находиться в состоянии равновесия.

В свободно скрещивающейся (панмиктической) популяции Г. Харди и В. Вайнбергом установлены закономерные соотношения генотипов.

**Панмиктической** называют такую популяцию, которая имеет 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.



Скращивание, восстанавливающее соотношение генотипов популяции в соответствии с формулой Харди - Вайнберга, получило название стабилизирующего. Из этого следует вывод: при использовании в популяции случайных, неотобраных производителей или маток наблюдается стабилизация признаков продуктивности на одном уровне, и повышение продуктивности животных в такой ситуации невозможно.

Точно также при отсутствии браковки гетерозиготных носителей рецессивных аномалий частота проявления аномальных животных в популяции остается неизменной.

Породы сельскохозяйственных животных отличаются от панмиктических и природных популяций тем, что они созданы трудом человека и размножаются в рамках целенаправленного отбора и подбора.

При изучении генетической структуры пород, отдельных групп сельскохозяйственных животных (зональные типы, линии и др.) и анализе процессов, происходящих в них, могут быть использованы как стандарт сравнения закономерности, установленные на панмиктической популяции.

Важнейшей особенностью такой популяции является ее относительная неизменяемость в поколениях — динамическое равновесие, которое теоретически описывается законом Харди - Вайнберга:

$$P^2 + 2Pq + q^2 = 1,$$

где  $P$  — относительная частота одного из аллелей (генов) признака (например,  $A$ );

$q$  — частота другого аллеля (например,  $a$ ).

При этом  $P + q = 1$ ;  $P = 1 - q$ ;  $q = 1 - P$ .

Пользуясь этим законом, в каждой популяции можно определить частоты генов, генотипов и фенотипов (структуру популяции).

#### **Методика нахождения частот аллелей (генов) и генотипов**

Допустим, что в панмиктической популяции число форм, гомозиготных по разным аллелям одного гена ( $BB$  и  $bb$ ), одинаково. В процессе воспроизводства популяция произведет мужские и женские гаметы с равным соот-

ношением аллелей:  $P=0,5B$  и  $q = 0,5b$ . Учитывая случайность процесса оплодотворения, вероятность получения потомства разных генотипов составит:

$$[P(0,5)B + q(0,5)b \cdot P(0,5)B + q(0,5)b] = P^2(0,25)BB + 2Pq(0,5)Bb + q^2(0,25)bb=1.$$

Такое равновесие генотипов будет поддерживаться в популяции из поколения в поколение, т.к. соотношение и между типами гамет при этом не изменяется: особи с генотипом  $BB$  дадут в общей массе 0,25 части гамет с аллелем  $B$ , особи с генотипом  $bb$  — 0,25 части гамет с аллелем  $b$  и особи с генотипом  $Bb$  — 0,25 части гамет с аллелем  $B$  и 0,25 части гамет с аллелем  $b$ ; т.е. соотношение между аллелями  $B$  и  $b$  сохранится прежним:  $0,5B + 0,5b=1$

**При промежуточном наследовании**, когда гетерозиготы отличаются от гомозигот фенотипически, частоты аллелей могут быть определены на основе количественного соотношения между генотипами (их количество соответствует числу особей каждого фенотипа). Обозначив количество особей генотипа  $AA$  через  $n_1$ , генотипа  $aa$  —  $n_2$ , генотипа  $Aa$  —  $n_3$  и общее число особей в популяции —  $N$ , найдем:

$$P_A = \frac{2 \times n_1 + n_3}{2N};$$

$$q_a = \frac{2 \times n_2 + n_3}{2N}.$$

Например, из родившихся 400 телят ( $N$ ), 144 ( $n_1$ ) оказались белыми ( $AA$ ), 64 ( $n_2$ ) — красными ( $A'A'$ ) и 192 — чалыми ( $AA'$ ). Частота генов  $A$  и  $A'$  в данной популяции составит:

$$P_A = \frac{2 \times 144 + 192}{2 \times 400} = 0,6;$$

$$q_{A'} = \frac{2 \times 64 + 192}{2 \times 400} = 0,4.$$

**При полном доминировании** для нахождения частот аллелей можно использовать количество в популяции особей с рецессивным признаком. Учитывая, что количество таких особей в популяции по закон Харди - Вайнберга равно квадрату частот этого гена ( $q^2$ ), частоты генов в ней составят:

$$q = \sqrt{q^2}; \quad P = 1 - q.$$

Например, среди 900 родившихся на свиноферме поросят 81 (9% или 0,09) оказались черными (рецессивный признак), остальные белыми. Частоты генов в этой популяции составят:

$$q = \sqrt{0,09} = 0,3; \quad P = 1 - 0,3 = 0,7.$$

### Методика вычисления частот фенотипов

Под ней понимают относительное число (%) особей в популяции с данным признаком. При **полном доминировании** в популяции есть только 2 фенотипа ( $n_1$  и  $n_2$ ) и соотношение между ними равно:

$$A = \frac{n_1}{N}; \quad a = \frac{n_2}{N};$$

При **промежуточном типе наследования** по этому же принципу рассчитываются частоты 3-х фенотипов ( $n_1$ ,  $n_2$  и  $n_3$ ). Используя данные приведенного выше примера о наследовании белой, красной и чалой масти у крупного рогатого скота, получим следующие результаты:

$$\text{частота белой масти } (P_{AA}) = \frac{n_1}{N} = \frac{144}{400} = 0,36(36\%);$$

$$\text{частота красной масти } (P_{A'A'}) = \frac{n_2}{N} = \frac{64}{400} = 0,16(16\%);$$

$$\text{частота чалой масти } (P_{AA'}) = \frac{n_3}{N} = \frac{192}{400} = 0,48(48\%).$$

При обследовании крупного рогатого скота холмогорской 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,

$$Tf^A Tf^D - 154, \quad Tf^A Tf^E - 10, \quad Tf^D Tf^E - 24.$$

Какова частота генов А, Д и Е, контролирующих локус трансферрина?

Частоты каждого генотипа при 3-х аллельной системе локуса вычисляют по формуле  $P = \frac{n_A}{N}$ ;

$$N = 59 + 111 + 4 + 154 + 10 + 24 = 362. \quad P_{AA} = \frac{59}{362} = 0,163;$$

$$P_{DD} = \frac{111}{362} = 0,307; \quad P_{EE} = \frac{4}{362} = 0,011; \quad P_{AD} = \frac{154}{362} = 0,425;$$

$$P_{AE} = \frac{10}{362} = 0,028; \quad P_{DE} = \frac{4}{362} = 0,011.$$

Проверка:  $0,163 + 0,307 + 0,011 + 0,425 + 0,028 + 0,066 = 1.$

Вычисление частот аллелей производят по формулам:

$$P_A = \frac{2n_1 + n_4 + n_5}{2N}; \quad P_D = \frac{2n_2 + n_4 + n_6}{2N}; \quad P_E = \frac{2n_3 + n_5 + n_6}{2N};$$

где  $n_1, n_2, n_3$  — число гомозиготных особей AA, DD, EE;

$n_4, n_5, n_6$  — число гетерозигот AD, AE, DE.

Сумма частот 3-х аллелей равна 1, т.е.  $P + q + z = 1$ .

Теперь определим частоты аллелей локуса трансферрина:

$$P_A = \frac{2 \times 59 + 154 + 10}{2 \times 362} = \frac{282}{724} = 0,389;$$

$$P_D = \frac{2 \times 111 + 154 + 24}{2 \times 362} = \frac{400}{724} = 0,552;$$

$$P_E = \frac{2 \times 4 + 10 + 24}{2 \times 362} = \frac{42}{724} = 0,058;$$

$$P + q + Z = 0,389 + 0,552 + 0,058 = 1.$$

Для определения структуры популяции при кодоминантном наследовании в 3-х аллельной системе применяют формулу Бернштейна:

$$P^2 + q^2 + Z^2 + 2Pq + 2PZ + qZ = 1,$$

где  $P, q, Z$  — частоты аллелей изучаемого локуса. Данная формула позволяет вычислить ожидаемые частоты генотипов при равновесном состоянии популяции.

Предположим, что частоты аллелей составляют:  $PA_1 = 0,6$ ;  $qA_2 = 0,25$ ;  $ZA_3 = 0,15$ . Ожидаемые частоты генотипа, согласно формуле Бернштейна, составят:  $P^2 = A_1A_1 = 0,6^2 = 0,36$ ;  $q^2 = A_2A_2 = 0,25^2 = 0,0625$ ;  $Z^2 = A_3A_3 = 0,15^2 = 0,0225$ .

$$2 \times Pq = 2 \times A_1A_2 = 2 \times 0,6 \times 0,25 = 0,3;$$

$$2 \times PZ = 2 \times A_1A_3 = 2 \times 0,6 \times 0,15 = 0,18;$$

$$2 \times qZ = 2 \times A_2A_3 = 2 \times 0,25 \times 0,15 = 0,075.$$

Проверка подтверждает правильность вычислений:

$$0,36 + 0,0625 + 0,0225 + 0,3 + 0,18 + 0,075 = 1.$$

### Методика определения структуры популяции при отборе

Допустим, что в популяции с начальной частотой генов  $P_A = 0,8$ , а  $q_a = 0,2$  и структурой  $0,64AA + 0,32Aa + 0,04aa = 1$ , выбракованы все особи с рецессивным признаком. В воспроизводстве для получения следующего поколения будут участвовать уже лишь особи:  $0,64AA + 0,32Aa = 0,96$  или 96% от

исходного количества особей в популяции. Приняв это количество особей за 100%, т.е. приведя новую популяцию к стандартному виду (к 1), получим:

$$\frac{0,64\hat{A}\hat{A}}{0,96} + \frac{0,32}{0,96} = \frac{0,96}{0,96} = 0,667\hat{A}\hat{A} + 0,333\hat{A}\hat{a} = 1.$$

Соотношение гамет и структура  $F_2$  изменятся и будут следующими: популяция после отбора:  $0,667AA + 0,333Aa = 1$ ; соотношение гамет  $0,667A + (0,1665A + 0,1665a)$ ; частоты генов:  $P_A = 0,8335$  и  $q_a = 0,1665$ ; генотипическая структура популяции в  $F_2$ :  $0,695AA + 0,277Aa + 0,028aa = 1$

В последующих поколениях при дальнейшей выбраковке особей с рецессивным признаком техника расчета остается такой же.

Для определения соответствия фактической структуры популяции теоретически ожидаемой, необходимо сначала по соотношению между генотипами найти их частоты в популяции, вычислить частоты аллелей, а затем по формуле Харди - Вайнберга найти теоретически ожидаемое соотношение между генотипами и сравнить его с фактическим. При проверке достоверности совпадения фактического распределения генотипов с теоретически ожидаемым пользуются, как правило, вычислением критерия Хи-квадрат ( $\chi^2$ )

$$\chi^2 = \frac{(\hat{O} - \hat{E})^2}{\hat{E}}$$

где  $\hat{O}$  — фактически наблюдаемая величина;

$\hat{E}$  — теоретически (гипотетически) ожидаемая величина.

Практически формула для определения Хи-квадрата будет иметь следующий вид:

$$\chi^2 = \left( \frac{O_1 - E_1}{E_1} \right)^2 + \left( \frac{O_2 - E_2}{E_2} \right)^2 + \left( \frac{O_3 - E_3}{E_3} \right)^2$$

где  $O_1, O_2, O_3$  — фактическое количество животных разных генотипов в анализируемой популяции;  $E_1, E_2, E_3$  — теоретически ожидаемое количество животных разных генотипов в анализируемой популяции.

Вероятность совпадения фактической структуры популяции с теоретически ожидаемой (нижним уровнем вероятного суждения в подобных ис-

следованиях считается  $P > 0,95$ ) устанавливается по специальным таблицам, имеющимся в большинстве пособий по биометрии. При этом в качестве числа степеней свободы берется величина  $k - 1$  ( $k$  — количество возможных форм генотипа или фенотипа в популяции).

Например, в популяции, состоящей из 1000 особей, 220 овец имеют длинные уши (AA), 480 — короткие (AA') и у 300 овец уши отсутствуют (A'A'). Необходимо определить, находится ли популяция в равновесии или оно нарушено?

Порядок расчета критерия  $\chi^2$  следующий: — вначале находим фактические частоты генов

$$P_A = \frac{2 \times 220 + 480}{2 \times 1000} = \frac{920}{2000} = 0,46; \quad P_{A'} = \frac{2 \times 300 + 480}{2 \times 1000} = \frac{1080}{2000} = 0,54;$$

затем определяем теоретически ожидаемые частоты генотипов и их количественное соотношение в анализируемой популяции:

$$P^2 AA = 0,46^2 = 0,21.$$

$$q^2 A'A' = 0,54^2 = 0,29.$$

$$2Pq AA' = 2 \times 0,46 \times 0,54 = 0,50.$$

AA = 210 голов, A'A' = 290 голов, AA' = 500 голов; и наконец вычисляем  $\chi^2$ :

$$\chi^2 = \frac{(220 - 210)^2}{210} + \frac{(300 - 290)^2}{290} + \frac{(480 - 500)^2}{500} = 0,048 + 0,034 + 0,080 = 0,162;$$

сравниваем полученное значение  $\chi^2$  с табличными значениями для выявления фактического соответствия популяции теоретически ожидаемому: при  $k = 3$  и 2 степенях свободы для  $P = 0,95$ ,  $\chi^2 = 0,103$ ; для  $P = 0,99$ ,  $\chi^2 = 0,0201$ . Полученное нами значение  $\chi^2$  дает основание считать равновесное состояние популяции нарушенным в интервале вероятности между  $P = 0,95$  и  $P = 0,90$  (для  $P = 0,90$ ,  $\chi^2 = 0,211$ ).

## Задачи

1. На одном из островов было отстрелено 10000 лисиц. Среди них оказалось 9991 рыжих и 9 белых лисиц. Рыжий цвет доминирует над белым. Определите процентное соотношение рыжих гомозиготных, рыжих гетерозиготных и белых лисиц.

2. У крупного рогатого скота породы шортгорн красная масть не полностью доминирует над белой. Гибриды от скрещивания красных животных с белыми имеют чалую масть. В районе, специализирующемся на разведении шортгорнов, зарегистрировано 4169 красных животных, 3780 чалых и 756 белых. Определить частоту генов красной и белой окраски у скота шортгорнской породы, разводимого в данном регионе

3. В кролиководческом хозяйстве среди молодняка кроликов породы шиншилла из 6357 особей, 22 оказались альбиносами. Определите частоты альбинизма и шиншиллы по формуле Харди - Вайнберга. Какова частота гетерозигот, если популяция находится в состоянии равновесия?

4. В стаде скота красной степной породы особи с генотипом RR составляют 16%, с генотипом rr - 84%. Показать, что в условиях панмиксии, в первом же поколении возникает равновесие генотипов RR, Rr и rr согласно закону Харди-Вайнберга. Какова частота этих генотипов после установления равновесия?

5. Определите частоту аутосомного доминантного гена F (появление у кошек белого треугольника на шее), если из 520 кошек 430 имели такой фенотип.

6. Черно-пестрая масть у крупного рогатого скота является доминантным, красно-пестрая – рецессивным признаком. Обе масти контролируются аутосомными генами.

В учхозе «Донское» от коров черно-пестрой породы получено 873 теленка, из которых 9 оказались красно-пестрыми. Определите генетическую структуру данной популяции.

7. В популяции, находящейся в состоянии генного равновесия, осо-

би с рецессивным признаком составляют 16%. Общая численность популяции 12000 голов. Сколько особей, обладающих доминантным признаком, будут гетерозиготными?

**8.** В популяции с частотой генов по одному из белков эритроцитов  $P = 0,7$  и  $q = 0,3$  после отбора по молочной продуктивности среди 500 обследованных коров получено следующее соотношение генотипов:  $AA = 50$ ,  $Aa = 100$  и  $aa = 350$ .

Нарушил ли отбор по молочной продуктивности состояние генного равновесия в данной популяции?

**9.** Искусственно созданная популяция состоит из 40 особей с генотипом  $AA$ , 2 —  $aa$  и 80 —  $Aa$ . Определите соотношение генотипов в  $F_4$  в случае панмиксии.

**10.** Группа особей состоит из 45 гетерозигот  $Aa$  и 1225 гомозигот  $AA$ . Определите частоту обоих аллелей, выразив их в долях единицы и процентах.

**11.** В популяции серых мышей в течение года родилось 2% альбиносов. Определите частоты аллелей и долю гетерозигот в  $F_3$  этой популяции при условии панмиксии.

**12.** Вновь сформированное стадо скота состоит из 50% особей  $AA$  и 50% —  $aa$ . Покажите, что в условиях панмиксии уже в  $F_1$  установится равновесие между частотами генотипов  $AA$ ,  $aa$  и  $Aa$ . Определите эти частоты.

**13.** Черная масть ( $A$ ) у крупного рогатого скота доминирует над красной ( $a$ ). В Ростовской области для улучшения мясности коров красной степной породы ( $aa$ ) скрещивали с быками-производителями абердин-ангусской породы ( $AA$ ). Какова частота аллеля  $A$  будет в популяции  $F_4$ , если помесей каждого поколения разводить «в себе» и всех красных животных выбраковывать?

**14.** При разведении коз предпочтение отдают комолым животным перед рогатыми. Рогатость коз — рецессивный признак. Интерсексы встречаются только среди комолых коз. При спаривании комолых коз и козлов ( $Pp \times Pp$ ) зааненской породы получено 404 комолых (214 самцов и 128 самок) и 116 рогатых (54 самца и 62 самки) животных. Среди них было 62 интерсекса. Какова частота интерсексов в группе гомозигот ( $PP$ )?



15. В ГПЗ «Горняк» при разведении свиней северокавказской породы иногда появляются поросята красно-рыжей масти. Установлено, что появление данной масти обусловлено рецессивным аллелем  $r$ . Доминантным является ген черно-пестрой (рябой) масти  $R$ . В хозяйстве за год было получено 7200 поросят, в т.ч. 26 — красно-рыжих. Определите частоту данного аллеля. Сколько поросят являются носителями гена красно-рыжей масти?

16. Из 4800 кур на птицеферме у 1728 оперение черное ( $BB$ ), у 768 — белое ( $B'B'$ ) и у 2304 кур — голубое ( $BB^1$ ). Вычислите частоту аллелей  $B$  и  $B^1$ .

17. При обследовании скота было выявлено 1200 животных бурой масти, 600 — светло-бурой и 200 — серой. Какова частота генотипов, если бурая масть доминантна, серая — рецессивна, а светло-бурая — результат неполного доминирования?

18. При обследовании 676 кошек выявлено 14 особей с рыжей мастью ( $B'B'$ ), 108 — с черепаховой ( $B'B$ ) и 554 — с черной мастью ( $BB$ ). Определите частоты генов  $B$  и  $B^1$ . Влияет ли окраска на жизнеспособность кошек?

19. Установите генетическое сходство популяций черно-пестрого, красного датского и бурого латвийского скота (табл. 13) по 2-м локусам казеина белка молока ( $Cn$ )  $\alpha S_1$ — $Cn$  (альфа-эс-один-казеин) и  $\beta S_1$ — $Cn$  (бета-казеин).

Таблица 13

Частоты генетических вариантов молока коров в локусах казеина

Порода	n	$\alpha S_1$ - $Cn$			$\beta S_1$ - $Cn$		
		A	B	C	A	B	C
Черно-пестрая	300	0,015	0,923	0,062	0,971	0,026	0,003
Красная датская	370	0,027	0,959	0,014	0,919	0,081	0
Бурая латвийская	608	0,001	0,965	0,034	0,948	0,052	0

20. У сибирского марала при изучении трансферринового локуса сыворотки крови установлено следующее распределение фенотипов ( $Tf$ : A/B-50, A/C-140, B/C-190, B/D-20, C/D-40). Определите частоту генов  $Tf^A$ ,  $Tf^B$ ,  $Tf^D$ ,  $Tf^C$  и частоту генотипов. Соответствует ли наблюдаемое распределение теоретически ожидаемым генотипам?

21. При создании крупного рогатого скота бестужевской породы использо-

валась симментальская порода. Определите генетическое сходство по типам трансферрина и амилазы между симментальской породой центрально-черноземной зоны России, сычевской породой Смоленской области и бестужевской породой Татарстана (табл. 14).

Таблица 14

Типы трансферрина и амилазы у 3-х пород крупного рогатого скота.

Порода	n	Трансферрины			Амилаза	
		A	D	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

**22.** Определите частоты аллелей церулоплазмина  $Cp^A$  и  $Cp^B$ , карбоангидразы  $Ca^F$  и  $Ca^S$ , амилазы  $Am^B$  и  $Am^C$  у швице-зебувидного и швицкого скота (табл. 15).

Таблица 15

Распределение фенотипов полиморфных белков у КРС

Популяция	n	Cp			Ca			Am		
		A/B	B/B	A/B	F/F	S/S	F/S	B/B	C/C	B/C
Швице-зебувидная	190	10	161	19	146	19	25	153	15	22
Швицкая	18	-	14	4	17	-	1	15	-	3

**23.** У овец каракульской породы в племязаводе «Нурат» (Узбекистан) выявлено два типа карбоангидразы (фермент эритроцитов, выполняющий важные функции клеточного и тканевого дыхания)  $Ca^{F/S} = 15$  гол.,  $Ca^{S/S} = 15$  гол. Определите частоту аллелей F и S. Соответствует ли наблюдаемое соотношение генотипов ожидаемому?

**24.** Отсутствие чешуй (голось) у зеркального карпа обусловлено доминантным геном S, который в гомозиготном состоянии (SS) вызывает летальный эффект. Чешуйчатость (норма) контролируется его рецессивным аллелем s.

При ловле рыбы в прудах вблизи станицы Гниловской в сеть попало 573 чешуйчатых и 42 голых карпа. Определите частоты генов чешуйчатости и голости (зеркальности), всех возможных генотипов. Какова вероятность появления карпов с генотипом SS в следующем поколении?

**25.** Серебристо-соболиная (бос) окраска меха у норок детерминируется доминантным геном  $L$ , но в гомозиготном состоянии имеет летальное действие. Стандартная (коричневая) окраска контролируется рецессивным аллелем  $l$ .

В зверохозяйстве «Персиановское» имеется 1158 голов коричневых и 101 серебристо-соболиных норок. Определите частоту генов  $L$  и  $l$ . Найдите частоту возможных генотипов при условии случайного спаривания лисиц с окраской «бос» и коричневых.

**26.** Черная окраска меха у серебристо-черных лисиц обусловлена рецессивным геном  $k$ , платиновая — доминантным геном  $K$ , а серебристая беломордость — доминантным геном  $K^w$ . Лисицы с платиновым мехом и серебристой беломордостью являются гетерозиготами. Гомозиготные особи гибнут в период эмбрионального развития.

На звероферме АОО «Пушнина» получено 322 серебристо-черных, 361 платиновая и 372 серебристо-беломордых лисиц. Какова частота доминантного и рецессивного генов  $K$  и  $k$ ? Определите частоту гомо- и гетерозигот. Какой метод разведения следует предложить для получения как можно большего числа платиновых лисиц: разведения «в себе» или возвратного скрещивания?

**27.** По данным Шенемана (1969) у 2,7% скота черно-пестрой породы нижняя челюсть выдается вперед на 10-12 см. Данная аномалия по Метеру и Беккеру (1967) наследуется как аутосомный признак по доминантному типу при неполной пенетрантности. Определите генетическую структуру данной популяции.

**28.** Карликовость (ахондроплазия) у крупного рогатого скота обусловлена рецессивным аутосомным геном  $a$ , его аллель  $A$  контролирует нормальное развитие организма. В стаде черно-пестрого скота учхоза «Донское» из 694 телят 2 были карликовыми.

Каковы частоты гена карликовости и гетерозиготных животных в стаде? Какая частота появления карликовых телят ожидается при случайном спаривании фенотипически здоровых животных?

**29.** Отсутствие конечностей (акротериоз) у крупного рогатого скота обусловлено аутосомным рецессивным геном  $a$ , нормальное развитие конечностей — доминантным аллелем  $A$ . В стаде из 2700 голов скота чернопестрой породы на каждые 57 нормальных животных встречается 1 животное-носитель акротериоза. Какова частота носителей гена акротериоза? Какова вероятность проявления гена акротериоза в следующем поколении?

**30.** Рecessивный аутосомный летальный ген вызывает паралич задних ног у крупного рогатого скота. У животных красной датской породы при обследовании выявлено 235 телят с параличом задних ног и 1636 нормальных. Обнаружено, что из 263 быков 69 были гетерозиготными – носителями этого гена.

Какая частота появления нормальных, больных и носителей болезни ожидается при спаривании гетерозиготных животных? Какое соотношение генотипов ожидается и будет ли оно соответствовать теоретически ожидаемому по формуле Харди - Вайнберга?

**31.** Контрактура мышц у крупного рогатого скота обусловлена аутосомным рецессивным геном  $s$ . У родившихся телят ноги согнуты в суставах и лишены подвижности. В одном стаде из 579 родившихся в год телят у 14 была контрактура мышц.

Определите частоту заболевания контрактурой мышц в стаде; частоты генов  $s$  и  $S$ . Какова частота гетерозиготных телят  $Ss$ ? Какова вероятность появления больных телят в следующем поколении при свободном спаривании фенотипически здоровых животных

**32.** Мозговая грыжа у крупного рогатого скота обусловлена аутосомным рецессивным геном  $g$ . Доминантный аллель  $G$  контролирует нормальное развитие черепного свода. В стаде скота швицкой породы среди 775 телят оказалось 3 теленка с мозговой грыжей. Особи с такой аномалией нежизнеспособны.

Определите частоту мозговой грыжи в стаде. Какова частота доминантных, рецессивных аллелей и гетерозигот  $Gg$ -носителей гена мозговой грыжи? Какова вероятность появления телят с мозговой грыжей в следующем поколении при случайном спаривании фенотипически здоровых животных?

**33.** У крупного рогатого скота и свиней врожденная водянка головного мозга (гидроцефалия) — аутосомный признак, обусловленный геном  $q$ . Его аллель  $Q$  обуславливает нормальное развитие.

В стаде айрширской породы среди 3000 новорожденных телят были 4 мертворожденных от водянки головного мозга.

Какова частота этого заболевания? Каковы частоты рецессивного и доминантного генов, гетерозигот? Какова вероятность появления телят с гидроцефалией в следующем поколении при условии случайного спаривания фенотипически здоровых животных?

**34.** В одном из регионов Российской Федерации в течение года было получено 132000 телят красной степной породы, 330 телят оказались нежизнеспособными из-за наличия патологических изменений в строении органов пищеварения, обусловленных наличием рецессивного гена  $m$  в гомозиготном состоянии.

Определите частоту этого аллеля в данной популяции животных.

**35.** Заболевание порфирией у крупного рогатого скота обусловлено аутосомным рецессивным геном  $p$ , вызывающим накопление в тканях пигмента порфирина. Скот имеет повышенную светочувствительность и розовую окраску зубов. В стаде скота шортгорнской породы численностью 2460 голов выявлено 88 животных с порфирией.

Какова частота заболевания порфирией? Каковы частоты рецессивного и доминантного генов? Какова частота гетерозигот? Какова вероятность появления больных животных в следующем поколении при свободном спаривании фенотипически здоровых животных?

**36.** Описаны три синдрома стресса у свиней: синдром стресса (PSS), синдром злокачественной гипертермии (MHS) и синдром бледного, мягкого, экссудативного мяса (PSE). Чувствительность к PSS и MHS может быть выявлена с помощью галотанового теста. Чувствительность к галотану контролируется аутосомным рецессивным геном ( $n$ ), пенетрантность которого равна 50-100%.

По данным I. Runavot (1983) и P. Sikler (1983) наличие гена чувствительности к галотану обнаруживается в хромосомах 35-40% свиней породы французский ландрас и у 75-80% бельгийский ландрас и пьетрен.

Определите, какой будет генетическая структура в данных популяциях свиней через 3 поколения, при условии элиминации особей с генотипом nn?

**37.** Частота встречаемости стресс чувствительных животных (nn) среди свиней породы ландрас в Великобритании составляет 11%, в Ирландии и Дании — 5%. Определить частоту аллелей (n и N) и генотипов Nn и nn в разных популяциях породы ландрас.

Как изменится генетическая структура в указанных популяциях свиней породы ландрас через 2 поколения, при условии постоянной элиминации животных генотипа nn?

**38.** Появление порока PSE у свиней обусловлено аутомным рецессивным геном (Bosi P. et al., 1987; Sellier P., 1987). Г.В. Максимов (1995), исследуя качество мяса у 204 подсвинков, разводимых в Ростовской области пород и типов, обнаружил PSE-свинину у 19 из них. Наибольшая частота распространения этого порока отмечена у свиней ДМ-1: среди 48 исследованных образцов свинины признаки PSE были 11 из них.

Определите генетическую структуру популяций в обоих случаях. Какова вероятность получения свиней с пороком PSE при свободном спаривании гетерозиготных животных?

**39.** Рианодинрецепторный ген RYR-1 у свиней связан со стрессчувствительностью и ухудшением качества мяса (Г. Брем, Б. Бренинг, 1993; П. Кленовицкий с соавт., 2002). Подтверждено наличие четкой связи положительной реакции в галотановом тесте, злокачественной гипертермии и наличия точковой мутации в 1843-м нуклеотиде гена RYR-1 (Ц 1843 Т). Полиморфизм RYR-1 гена представлен двумя аллелями:  $\longrightarrow$  N-аллель без мутации и n-аллель с точковой (замена цитозина на тимин в положении 1843) мутацией (Н.В. Рыжова, Л.А. Калашникова, 2002).

А.Г. Максимов (2005) проводя генотипирование свиней (методом ПЦР) на ферме ФГУП учхоза «Донское» Донского ГАУ исследовал 100 животных. Среди

свиней ДМ-1 ( $n=51$ ) генотип Nn имели 8 гол, nn – 1 гол, остальные NN; у степного типа скороспелой мясной (СМ-1) породы ( $n=49$ ) 42 – NN, 7 – Nn, а nn не выявлено. Определите генотипическую структуру популяции:

- а) для свиней ДМ-1;
- б) для свиней степного типа СМ-1;
- в) для всего поголовья мясных свиней (ДМ-1 + СТ СМ-1).

Какой станет генетическая структура популяции свиней ДМ-1 через 2 поколения при условии постоянной элиминации животных nn-генотипа? Какой будет генетическая структура популяции свиней степного типа СМ-1 через 2 поколения при условии элиминации из воспроизводства особей Nn-генотипа?

**40.** В литературе имеются сведения о связи генов рецепторов эстрогена (ESR) и пролактина (PRLR) с репродуктивными качествами свиноматок (M. Rothschild et al., 1994; M. Rothschild, A.L. Vinsent, 1997; T.H. Short et al., 1997; B.J. Isler et al., 2001; И. Дворжак, И. Враткова, 2002 и др).

И.М. Косухиным (2004) были протестированы 20 свиноматок степного типа СМ-1 и 10 – ДМ-1 на выявление генотипов по генам ESR и PRLR. В группе свиноматок СМ-1 распределение генотипов по гену ESR составило: AA – 30, AB – 30, BB – 40%; по гену PRLR –  $A_1A_1$  – 30,  $A_1B_1$  – 20,  $B_1B_1$  – 50%. Среди маток ДМ-1 распределение генотипов по гену ESR составило соответственно 20, 30 и 50%, а по гену PRLR – 50, 20 и 30%. Автором установлено, что наибольшее влияние на продуктивность свиноматок оказывает В-аллель гена ESR и  $B_1$ -аллель гена PRLR; лучшими были матки генотипа BB  $B_1B_1$ .

Определите частоты генов А, В,  $A_1$  и  $B_1$  для популяций свиней ДМ-1 и СМ-1.

Какой будет генетическая структура популяций свиней ДМ-1 и СМ-1 через 3 поколения при условии постоянной элиминации животных генотипов AA и  $A_1A_1$ ?

**41.** Полное отсутствие или атрофия нижней челюсти (агнатия) в результате значительного нарушения развития первой жаберной дуги часто встречается у овец. В основе, генетически обусловленной агнатии лежит простой аутосомный фактор, летальный в рецессивном состоянии (aa). В одной из отар овец в Западной Австралии среди 1000 новорожденных ягнят 18 имели признаки агнатии.

Определите частоту доминантного и рецессивного генов А и а, генетическую структуру данной популяции.

**42.** В популяции серых овец каракульской породы особи с генотипом СС погибают, не достигнув взрослого состояния из-за плейотропного рецессивного действия данного гена на жизнеспособность (нарушение парасимпатической нервной системы, хронический тимпанит-гибель).

Какой процент в этой популяции будут составлять черные животные через три поколения при условии случайного спаривания и отсутствии отбора?

**43.** В овцеводстве «кривошея» (ряд патологических состояний, проявляющихся в искривлении шеи и косом положении головы) известна как наследственное заболевание. Зонненбродт (1946) в одном племзаводе среди 37 тыс. голов овец обнаружил 14% подобных уродств, которые наследовались по рецессивному типу.

Какой процент в этой популяции будут составлять овцы с пороком кривошеи через три поколения при условии направленного отбора?

**44.** Уильям и др. (1969) установили, что в Индии 1,1% потерь при инкубации по общей популяции белых леггорнов и род-айландов вызваны аномалиями клюва (особое значение имеют «клюв попугая» и перекрещивающийся клюв). Считают, что дефект наследуется как простой рецессивный признак. Определите генетическую структуру данной популяции.

**45.** Среди чистокровных верховых лошадей встречается носовое кровотечение, обусловленное аутосомным рецессивным геном *n*. Его аллель *N* не вызывает носового кровотечения. Среди поголовья лошадей в 287 голов было 27 животных с носовым кровотечением, которые погибли во время скачек.

Определите частоту носового кровотечения, частоты доминантного (*N*) и рецессивного (*n*) аллелей. Какова частота гетерозиготных лошадей — носителей гена носового кровотечения? Какова вероятность появления лошадей с носовым кровотечением в следующем поколении при случайном спаривании фенотипически здоровых лошадей? Сохранится ли в популяции генное равновесие после элиминации животных с генотипом *nn*?



46. Альбинизм общий (молочно-белая окраска кожи, отсутствие меланина в коже, волосяных луковицах и эпителии сетчатки) наследуется как рецессивный аутосомный признак. Это заболевание встречается с частотой 1 : 20000. Вычислите количество гетерозигот в популяции.

47. Для индустриального свиноводства РФ наиболее желателен для диагностики ряд генов, ответственных за количественные и качественные признаки: FSHb (бета-субъединица фолликулостимулирующего гормона) – многоплодие; PRLR (рецептор пролактина) – общее число поросят в гнезде; POU1F1 (известный также как PIT-1 или GHF-1, гипофизарный транскрипционный фактор 1) – скороспелость, толщина шпика; IGF2 (инсулиноподобный фактор роста 2) – мясность туш, скороспелость; RYR 1 (рецептор рианодина) – качество мяса, мясность туш, устойчивость к стрессам; MC4R (рецептор меланокортина 4) – потребление корма, скороспелость, упитанность и др.

А. Клименко, Г. Максимов, А. Максимов, Н. Ленкова (2016) проведя исследования по оценке воспроизводительных качеств свиноматок ландрас х йоркшир (n=45) промышленного свинокомплекса ЗАО «Русская свинина» Каменского района Ростовской области в зависимости от генотипов по локусам генов MC4R, PRLR, ESR, FSHb, RYR 1 и PIT1//MST:

1. Установлено, что генотип GG по гену MC4R имели 17 маток, AG – 18, AA – 10 гол. Лучшей продуктивностью отличались свиноматки GG-генотипа по гену MC4R. Определите частоту аллелей и генотипов по гену MC4R.

2. Генотип AA по гену PRLR имели 17 свиноматок, AB – 19, BB – 9 гол. Лучшими по продуктивности оказались свиноматки BB-генотипа по гену PRLR. Определите частоту аллелей и генотипов по гену PRLR.

3. Генотип AA по гену ESR имели 24 свиноматки, AB – 21 голова, особей с генотипом BB не выявлено. Более высокой продуктивностью обладали AB-свиноматки. Определите частоту аллелей и генотипов по гену ESR.

4. Генотипы свиноматок по аллелю FSHb распределились следующим образом: AA – 3 головы, AB – 18 гол., BB – 24 головы. Лучшая продуктивность присуща маткам AB-генотипа по аллелю FSHb.

5. Выявлены следующие генотипы маток по гену PIT//MST: CC – 1 гол., CD – 5 гол., DD – 14 голов. Лучшей продуктивностью отличались матки CD – генотипа. Определите частоту аллелей и генотипов по гену PIT//MST.

Все 100 маток имели генотип NN по гену RYR 1.

**48.** В опыте Г. Максимова, А. Максимова, Н. Ленковой (2015) на помесях крупной белой х ландрас (n=45) ЗАО «Русская свинина» Каменского района Ростовской области все протестированные животные обладали генотипом NN (100 %) по гену RYR 1; по гену ESR – AA – 21 гол.; BB – 5 гол, AB – 14 гол.; по гену H-FABP – DD – 5 гол., Dd- 5 гол., dd – 17 гол.

По гену ESR лучшими по обхвату груди и за лопатками, обхвату пясти и длине туш были подвинки BB-генотипа, меньшей толщине шпика на холке и над остистыми отростками 6-7 грудн. Позвонков AA-генотипа, а над 1-2 поясничными и над 1-м крестцовым позвонками – AB-генотипа. По гену H-FABP большей массой парной туши обладали подвинки dd-генотипа, длиной туши Dd, а минимальной толщиной шпика во всех точках – DD-генотипа.

Определите частоту аллелей и генотипов у помесных свиней КБхЛ по генам ESR и H-FABP.

**РАЗДЕЛ 10**  
**ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ (МОНИТОРИНГ)**  
**ЗА РАСПРОСТРАНЕНИЕМ БОЛЕЗНЕЙ И АНОМАЛИЙ**  
**В ПОПУЛЯЦИЯХ**

На молекулярном, клеточном, организменном и популяционном уровнях явления наследственности и изменчивости изучаются с использованием гибридологический, генеалогический, цитогенетический, популяционно-статистический, иммуногенетический и онтогенетический методы.

Суть генеалогического метода состоит в использовании родословных для изучения закономерностей наследования признаков, в том числе наследственных болезней. Этот метод применяется, в первую очередь, при изучении наследственности человека и медленно плодящихся животных. Генеалогический метод занимает ведущее положение в генетических исследованиях человека. Он служит основой и для проведения медико-генетических консультаций.

**Родословная** — это запись сведений о происхождении конкретной особи в определенной системе (человека или племенного животного).

**Пробанд** — особь, на которую составляется (или составлена) родословная.

**Предки** — близкие и далекие родственники пробанда, находящиеся в его родословной.

**Сибсы** — полные братья и сестры, происходящие от одних и тех же родителей.

**Полусибсы** — полубратья и полусестры — происходящие от одних отцов и разных матерей, или от одних матерей и разных отцов.

Различают несколько форм родословной: обычные (в виде родословной решетки), цепные, принятые для записи животных в ГПК и структурные (индивидуальные и групповые).

**Задание 1.** Используя генеалогический метод исследований, по приведенным ниже групповым структурным родословным (рис. 12-17) определите, имеют ли выявленные в них аномалии генетическую обусловленность и если да, то каким

геном (доминантным, рецессивным, аутосомным или сцепленным с половой хромосомой) они вызваны.

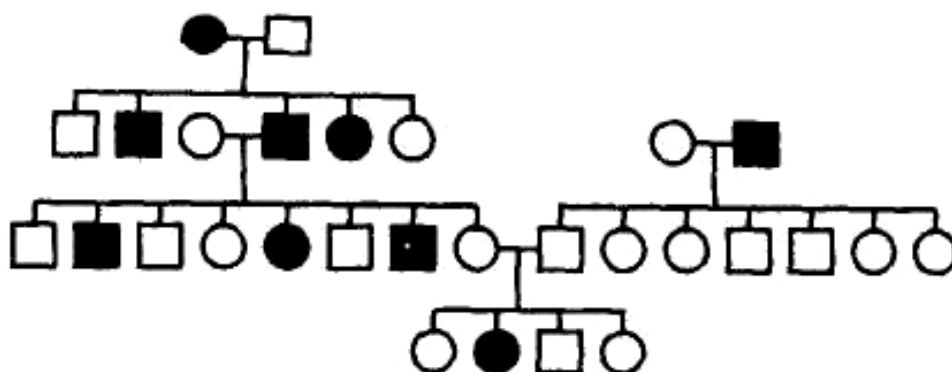


Рис. 12. Групповая структурная родословная № 1

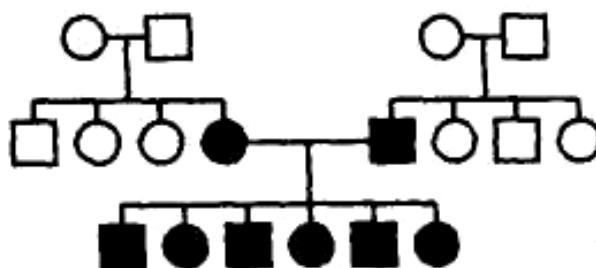


Рис. 13. Групповая структурная родословная № 2

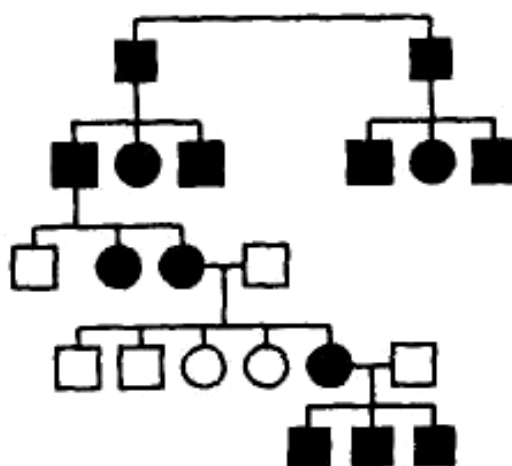


Рис. 14. Групповая структурная родословная № 3

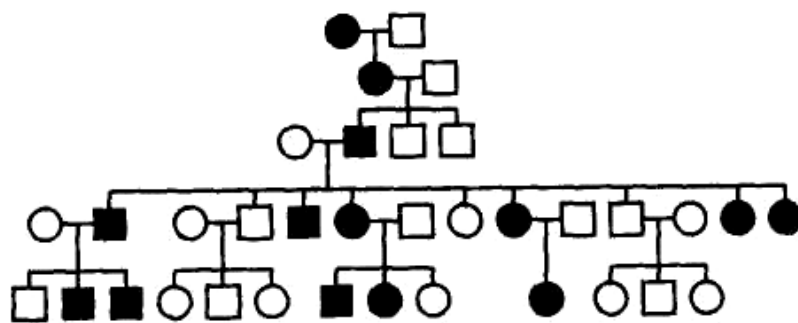


Рис. 15. Групповая структурная родословная № 4

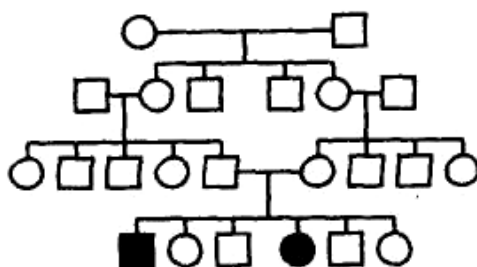


Рис. 16. Групповая структурная родословная № 5

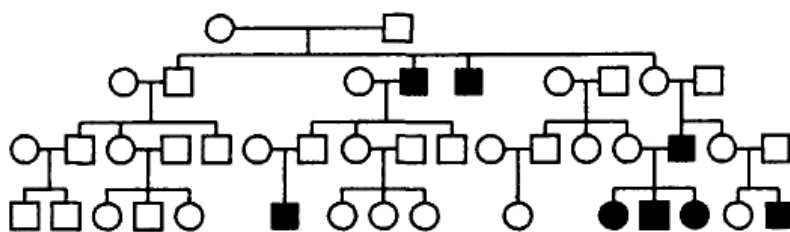


Рис. 17. Групповая структурная родословная № 6

Примечание: в групповых структурных родословных использованы следующие обозначения:

- |                |               |
|----------------|---------------|
| матки:         | ○ — здоровые, |
|                | ● — больные;  |
| производители: | □ — здоровые, |
|                | ■ — больные.  |

**Задание 2.** Проведите анализ и определите характер наследования признака по родословным, представленным на рис. 18–20.

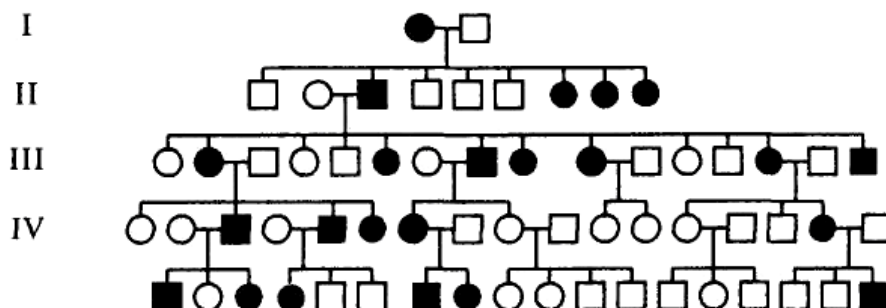


Рис. 18. Групповая структурная родословная №7

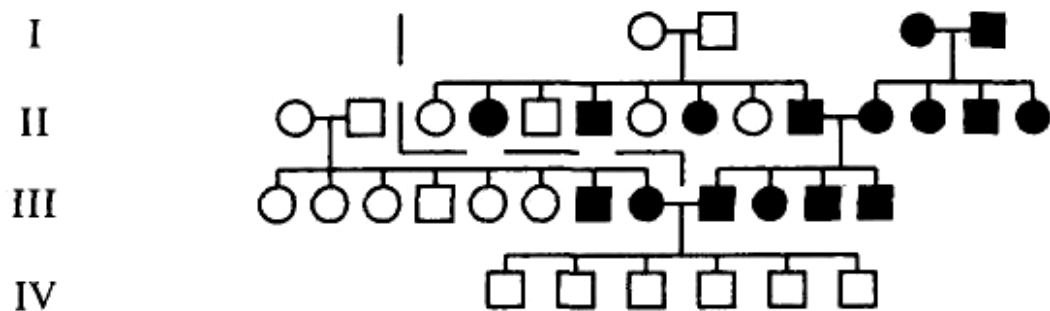


Рис. 19. Групповая структурная родословная № 8

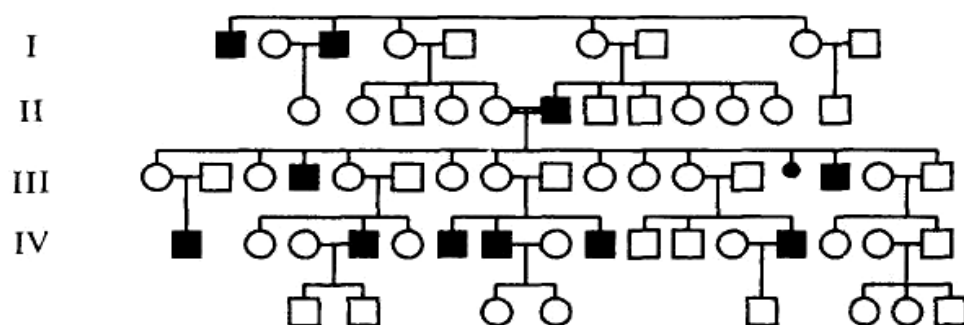
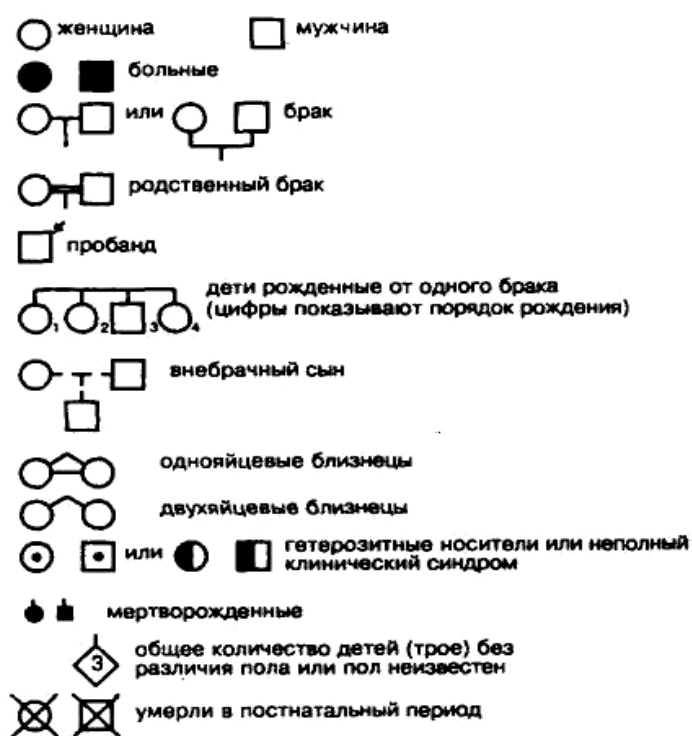


Рис. 20. Групповая структурная родословная № 9

Примечание: Основные символы, принятые при составлении и анализе родословных:



**Задание 3.** Проведите анализ родословных, представленных на рис. 21–32 (на рис. 27, 29, 31, 32 — вертикальной штриховкой отмечено одно заболевание, горизонтальной — другое).

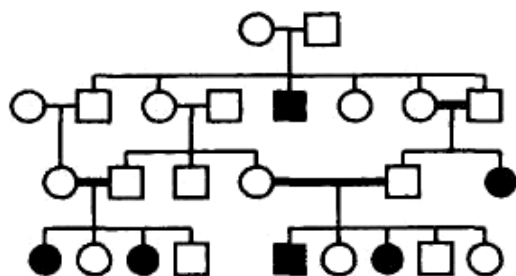


Рис. 21. Групповая структурная родословная № 10

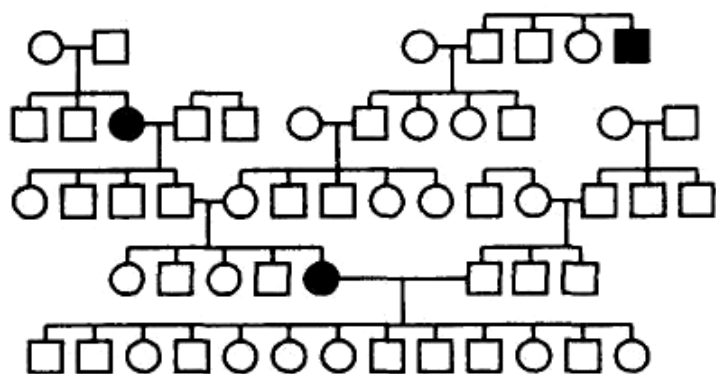


Рис. 22. Групповая структурная родословная № 11

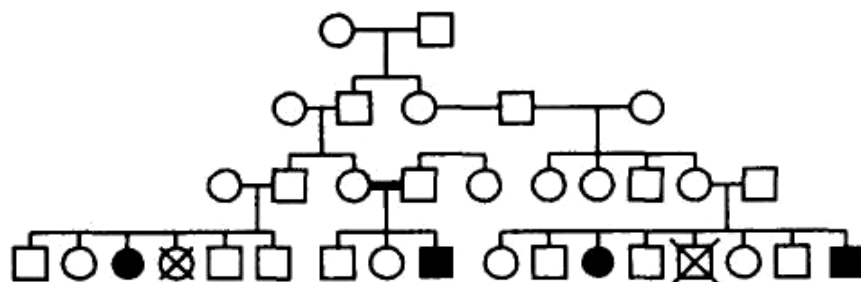


Рис. 23. Групповая структурная родословная № 12

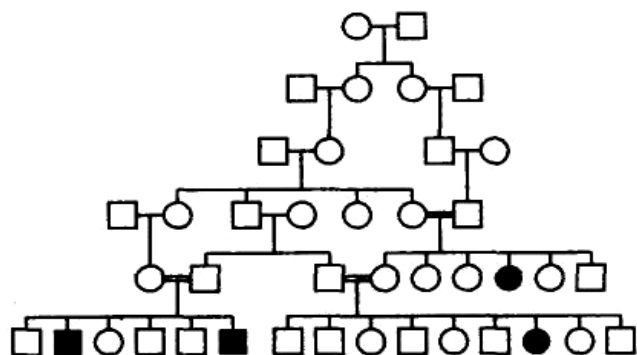


Рис. 24. Групповая структурная родословная № 13

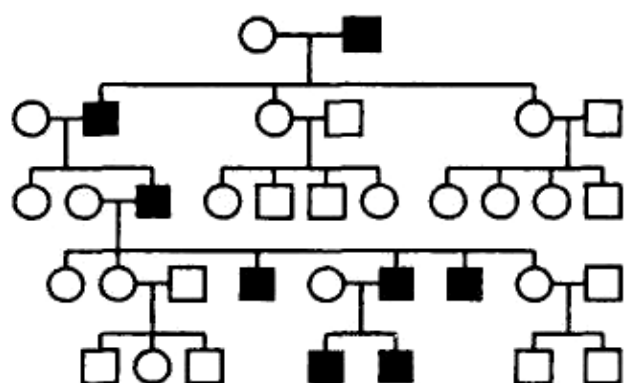


Рис. 25. Групповая структурная родословная № 14

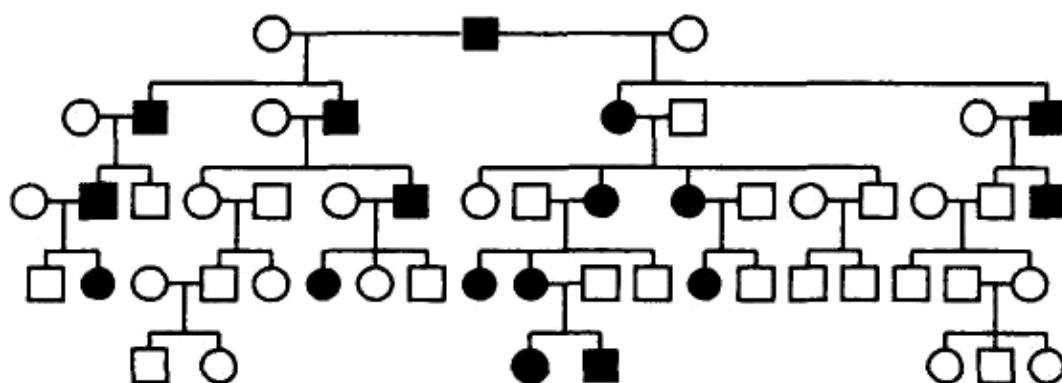


Рис. 26. Групповая структурная родословная № 15

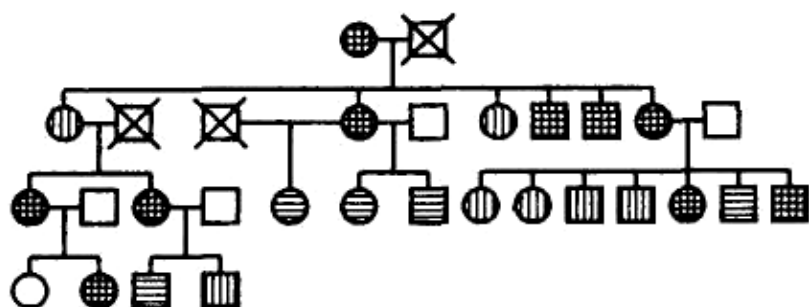


Рис. 27. Групповая структурная родословная № 16

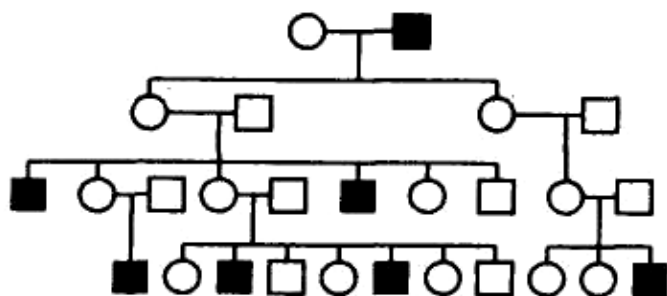


Рис. 28. Групповая структурная родословная № 17



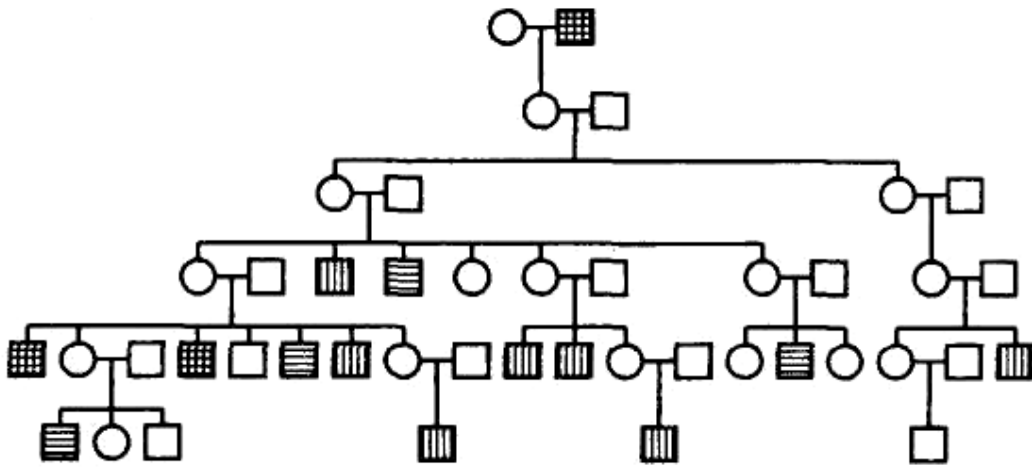


Рис. 29. Групповая структурная родословная № 18

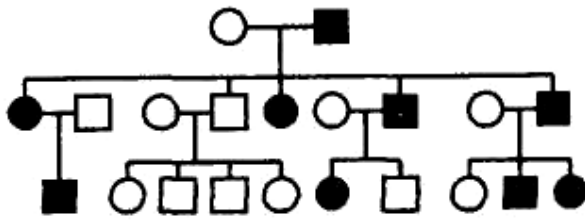


Рис. 30. Групповая структурная родословная № 19

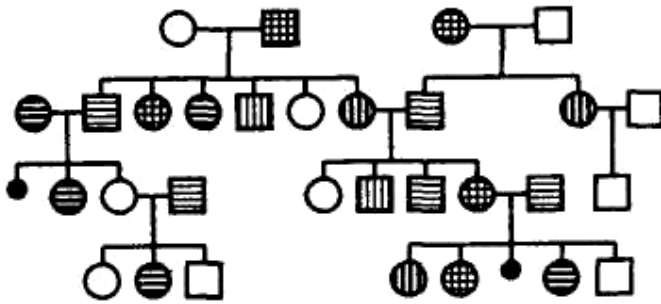


Рис. 31. Групповая структурная родословная № 20

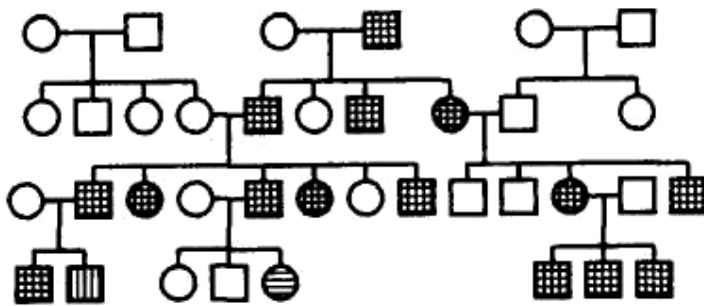


Рис. 32. Групповая структурная родословная № 21

## Задачи

**1.** Пробанд – здоровая женщина. Ее сестра здорова, а два брата страдают дальтонизмом. Мать и отец пробанда здоровы. Четыре сестры матери пробанда здоровы, их мужья здоровы. О двоюродных сибсах со стороны матери пробанда известно: в одной семье один больной брат, две сестры и брат здоровы; в двух семьях – по одному больному брату и по одной здоровой сестре; в 4-й семье – одна здоровая сестра. Бабушка пробанда со стороны матери здорова, дед страдал дальтонизмом. Со стороны отца пробанда больных дальтонизмом не отмечено.

Составьте родословную. Определите: а) тип наследования этой патологии и, по возможности, генотипы лиц родословной; б) вероятность рождения у пробанда больных дальтонизмом детей при условии, что она выйдет замуж за здорового мужчину; в) какой совет должен дать пробанду врач-генетик?

**2.** У человека описана аномалия – наличие перепонки между пальцев ног. От брака между женщиной с нормальными пальцами ног и мужчиной, имевшим перепонку, родилось трое детей: дочь была нормальной, а сыновья обладали этой аномалией. Один из сыновей в браке с нормальной женщиной имел 6 дочерей с нормальными пальцами и 4 сына с аномалией.

Составьте родословную и определите: а) тип наследования; б) вероятность рождения ребенка с аномалией, если внук женится на женщине с нормальными пальцами ног; в) какие существуют методы пренатальной диагностики этого дефекта?

**3.** Пробанд – больной миопатией Дюшенна (атрофия скелетной мускулатуры) мальчик. По данным собранного у родителей анамнеза, сами родители и две сестры пробанда здоровы. По отцовской линии два дяди, тетка, дед и бабка пробанда – здоровы. Две двоюродные сестры от дяди и двоюродный брат от тетки пробанда – здоровы. По линии матери пробанда один из двух дядей (старший) болел миопатией. Второй дядя (здоровый) имел двух здоровых сыновей и здоровую дочь. Тетя пробанда имела больного сына. Дед и бабка – здоровы.

Составьте родословную и определите: а) тип наследования и генотипы лиц родословной; б) вероятность рождения больного ребенка в семье, если пробанд женится на здоровой женщине, отец которой болен миопатией Дюшенна; в) какие существуют методы пренатальной диагностики этого заболевания? г) какие рекомендации должен дать врач-генетик?

**4.** Пробанд – гемофилик. Его здоровый брат и здоровая сестра обратились к врачу по вопросу о вероятности рождения в их семьях больных гемофилией детей, при условии, что их супруги не имеют генов гемофилии. Дифференциальная диагностика формы гемофилии пробанда показала наследуемую рецессивно, сцеплено с полом гемофилию А. Анализ родословной подтвердил сцепленное с полом наследование в данной семье. Пенетрантность гена гемофилии у гемизигот полная: а) может ли здоровый брат пробанда передать своему ребенку ген гемофилии? б) какой совет должен дать врач-генетик брату пробанда? в) какова вероятность того, что здоровая сестра пробанда передаст своему ребенку ген гемофилии? г) какова вероятность того, что при наличии 3-х детей в семье сестры пробанда, один ребенок будет больным?

**5.** В медико-генетическую консультацию обратились две супружеские пары, у которых родились дети с дефектом твердого неба («волчья пасть»). Изучив родословную каждой семьи и выяснив их бытовые и производственные условия, врачи пришли к заключению, что у супругов А. все последующие дети, а также внуки не должны иметь этого дефекта, а у супругов Б. существует большая вероятность появления его у детей и внуков. Укажите возможные механизмы появления данного дефекта у ребенка в семье А. и в семье Б.

**6.** Сын американского банкира Серпента страдал одновременно тремя болезнями: гемофилией, дальтонизмом и полным отсутствием зубов. Эти болезни обусловлены генами, находящимися в X-хромосоме. Серпент – младший много лет прожил вдали от родителей, в Париже, где и умер в 1944 году. После его смерти к Серпенту – старшему явилась француженка с 15-

летним мальчиком, у которого тоже сочетались гемофилия, дальтонизм и отсутствие зубов. Женщина сообщила, что этот мальчик – сын покойного Серпента – младшего и его законный наследник, но документы, подтверждающие это, утрачены во время оккупации Франции. Несмотря на отсутствие документов, Серпент признал мальчика своим внуком. Семейный врач убедил его, что такое совпадение редкого сочетания трех наследственных болезней доказывает, что этот мальчик – его внук. Согласны ли Вы с мнением доктора?

## СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

**Ангстрем** (Å) — единица длины, равная  $10^{-8}$  см.

**Андрогенез** — «мужской партеногенез», развитие яйцеклеток (после проникновения в них сперматозоида) только с мужским ядром. Наблюдается обычно в случае гибели женского ядра до оплодотворения.

**Аномалия генетическая** — наследственное отклонение от нормы, нежелательное с точки зрения здоровья популяции и племенного использования.

**Аутосомы** — все хромосомы, кроме половых.

**Биометрия** — наука о приложении математических методов для изучения живых организмов.

**Вид** — совокупность особей, обладающих общими морфологическими признаками, занимающих определенный ареал и потенциально способных скрещиваться друг с другом.

**Гамета** — половая клетка.

**Гемоглобин** — сложный белок из группы хромопротеидов, содержащийся в эритроцитах. Обладает свойством легко окисляться и быстро восстанавливаться, отдавая кислород клеткам. Наиболее широко распространен гемоглобин А — нормальный гемоглобин. Однако известно множество аномальных форм гемоглобина, имеющих замещения аминокислот как в  $\alpha$ -цепи, так и в  $\beta$ -цепи. Г. Харрис (1973) приводит 26 вариантов замещений в  $\alpha$ -цепи и 31 вариант — в  $\beta$ -цепи. Замещение хотя бы одной аминокислоты меняет не только первичную структуру белка, но и пространственное расположение его частей, существенно меняя функцию гемоглобина. Полиморфизм гемоглобинов, видимо, имеет приспособительное значение. Выяснено, что гемоглобин S не может быть использован малярийным плазмодием, следовательно, носители S-гемоглобина устойчивы к малярии. Вместе с тем гемоглобины с замещенными аминокислотами вызывают аномалии и заболевания различной тяжести, вплоть до летальных исходов: гомозиготы по S-гемоглобину, гомозиготы по F-гемоглобину.

**Гемофилия** — наследственная болезнь, обусловленная недостаточностью факторов свертываемости крови, участвующих в образовании плазматического тромбопластина. Так называемая классическая гемофилия обусловлена резким снижением антигемофильного глобулина. Наследуется как рецессивный, сцепленный с полом признак. Есть виды гемофилии, которые наследуются по аутосомно-доминантному и аутосомно-рецессивному типам. В настоящее время различают 4 вида гемофилии.

**Ген** — единица наследственности, участок молекулы ДНК, кодирующий синтез определенного белка, молекул т-РНК и м-РНК и влияющий на развитие какого-либо признака.

**Генетика** — наука о наследственности и изменчивости организмов.

**Геном** — полная генетическая система клетки, определяющая характер онтогенетического развития организма и наследственную передачу в ряде поколений всех его структурных и функциональных признаков: *элементы генома* — дискретные участки ДНК, дифференцируемые по функциональным признакам или по композиции нуклеотидных оснований; *мобильные генетические элементы* — элементы генома, топография и количество которых может варьировать у различных индивидуумов одного вида; *облигатные элементы* — структурные локусы, количество и расположение которых в геноме достаточно постоянно у разных индивидуумов одного вида; *факультативные элементы* — элементы генома, присутствие которых у отдельных индивидуумов не является строго обязательным.

**Генотип** — совокупность всех генов (элементов генома) организма, определяющих его фенотип.

**Гипостаз** — тип взаимодействия генов, при котором признак, развивающийся под действием одного гена, прикрывается признаком, обусловленным действием второго, не аллельного ему гена.

**Группы крови** — известно более ста различных антигенов крови человека, которые объединяются в несколько систем. Наиболее полно изучена система АВО, определяемая как минимум тремя состояниями гена одного локуса. Си-

стемы Кель-Келлано, Лютеран, Кидд, Джей, Райт, Люис и ряд других определяются парой аллельных генов. Есть системы, определяемые несколькими парами генов из разных локусов, например, резус-фактор. Распространение тех или иных генов среди различных популяций на земном шаре весьма разнообразно. Есть попытки связать антигенный полиморфизм с защитными реакциями организма. Ряду авторов удалось установить корреляцию между группами крови и некоторыми терапевтическими и инфекционными болезнями.

**Дальтонизм (ахроматопия)** — наследственная болезнь, проявляющаяся частичной цветовой слепотой. Различают протанопию — слепота на красный цвет, дейтеронопию — слепота на зеленый свет и тританопию — слепота на синий цвет. Наследуется как рецессивный, сцепленный с полом признак. Есть формы, наследуемые по аутосомно-рецессивному типу.

**Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК)** — вещество наследственности («энциклопедия жизни»); единственный тип молекул, способных к воспроизводству и кодированию генетической информации; нитевидная молекула, в которой остов из чередующихся остатков дезоксирибозы и фосфорной кислоты ковалентно соединен с 4 азотистыми основаниями — аденином, тиминном, гуанином и цитозином; может существовать как в однонитевой, так и в двухнитевой форме за счет образования водородных связей между комплементарными парами оснований по правилу А-Т, Г-Ц: *геномная* — тотальная ДНК, выделенная из любого типа клеток, хромосом или из их фрагментов; *избыточная (эгоистическая, паразитическая)* — ДНК, не несущая кодирующих функций; *комплементарная (кДНК)* — однонитевая ДНК, полученная в результате обратной транскрипции молекул мРНК; *митохондриальная* — ДНК, входящая в состав плазмиды; *рекомбинантная* — химерные молекулы ДНК, составленные из фрагментов разного происхождения; *чужеродная* — ДНК иного индивидуального и видового происхождения; *экзогенная* — фрагменты ДНК, отсутствующие в геноме определенного организма или клетки.

**Идиотипы** — антигенные различия между антителами, принадлежащими к одному классу, субклассу и аллотипу у отдельных особей.

**Интерфаза (интеркинез)** — стадия жизненного цикла клетки между двумя последовательными митотическими делениями.

**Летальные гены** — гены, вызывающие гибель организма.

**Линия (заводская)** — группа животных, происходящих от выдающегося родоначальника, обладающая ценными для нее продуктивными качествами и другими особенностями, которые поддерживаются целеустремленным отбором и подбором.

**Миопатия** — прогрессивная атрофия мускулатуры — имеет несколько форм. *Плече-лопаточно-лицевая форма* относится к поздним формам и сопровождается характерным поражением лицевой мускулатуры. Наследуется как аутосомно-доминантный признак. *Миопатия Дюшенна* — чаще наследуется как рецессивный, сцепленный с полом, реже как аутосомно-рецессивный признак.

**Нанометр (нм)** — одна тысячная часть микрометра; 10 нм соответствуют 1 Å (ангстрем).

**Наследование** — процесс передачи наследственной информации от животных одного поколения животным другого.

**Панмиксия** — свободное скрещивание.

**Порода** — группа животных одного вида, имеющая общее происхождение, общность ряда хозяйственно полезных, физиологических и морфологических особенностей и предъявляющая сходные требования к природным условиям и технологии производства.

**Резус-фактор** — один из множества антигенных свойств крови (см. **группы крови**). В простейшем варианте резус-положительность доминирует над резус-отрицательностью. Однако ряд исследований показывает, что резус-фактор определяется рядом тесно сцепленных генов, что обуславливает большое разнообразие вариантов резус-несовместимости.

**Рибонуклеиновая кислота (РНК)** — нитевидная молекула, в которой остов из чередующихся остатков рибозы и фосфорной кислоты ковалентно соединен с 4 азотистыми основаниями — аденином, урацилом, гуанином и цитозином: *матричная (мРНК)* — молекулы РНК, состоящие из последовательностей, ком-



плементарных экзонам генов; образуются в результате сплайсинга и концевых модификаций из молекул первичного РНК-транскрипта; *процессинг* (мРНК) — созревание мРНК, включающее концевые модификации, в т.ч. полиаденилирование, кэппирование и сплайсинг; *эктопическая (незаконная)* (мРНК) — мРНК, присутствующая в следовых количествах в любых специализированных клетках; *РНК-транскрипт (первичный)* — молекулы РНК, образующиеся в процессе транскрипции; *транспортные* (тРНК) — участвующие в процессе трансляции низкомолекулярные РНК — способные ковалентно связываться с одной из аминокислот; каждая тРНК имеет тринуклеотидную последовательность — антикодон, комплементарную кодирующему триплету той аминокислоты, с которой тРНК связывается; *рибосомальная* (рРНК) — молекулы РНК, входящие в состав рибосом; *ядерная* — молекулы РНК, обнаруживаемые в ядрах клеток в составе хромосом, либо в нуклеоплазме.

**Рибосома** — органоид цитоплазмы, с участием которого происходит синтез белка в клетке.

**Спинальная амиотрофия Арана-Дюшенна.** Болезнь впервые описана Дюшенном в 1849 г. и Араном в 1850 г. В основе заболевания лежит хронический дегенеративный процесс в клетках передних рогов спинного мозга, передних корешках и периферических нервах. При гистологическом исследовании мышечных волокон выявляется пучковый характер атрофий, при электромиографическом — изменения, характерные для невральных атрофий.

Заболевание начинается в возрасте 40-60 лет. Характерной клинической особенностью начальных стадий болезни является медленно прогрессирующая мышечная атрофия, развивающаяся преимущественно в дистальных отделах конечностей («обезьянья кисть»). Атрофии, как правило, симметричны. По мере развития болезни, в процесс вовлекаются мышцы плечевого пояса, проксимальных отделов конечностей, реже мышцы глотки, гортани, языка и др.

Заболевание медленно, в течение ряда лет, прогрессирует. Летальный исход наступает обычно в результате присоединения сопутствующих болезней.

**Транскрипция** — синтез первичных РНК-транскриптов, комплементарных определенным участкам молекулы ДНК (генам): *альтернативная* — экспрессия гена с разных промоторов в процессе онтогенетической дифференцировки тканей и в разных специализированных клетках организма; *обратная* — комплементарный синтез ДНК на матрице РНК при участии обратной транскриптазы.

**Харди - Вайнберга закон** — в панмиктической популяции за одно поколение устанавливается равновесие по частотам аллелей и генотипов для любого двухаллельного локуса. Если частоты аллелей А и а равны р и q, то частоты генотипов АА, Аа и аа равны  $p^2$ ,  $2pq$  и  $q^2$ , соответственно.

**Хромосомы** — дискретные внутриядерные структуры, содержащие молекулы ДНК, суперскрученные за счет взаимодействия с гистоновыми белками: *аутосомы* — неполовые хромосомы; *гаплоидный (набор хромосом)* — набор хромосом зрелых гамет, состоящий из всех аутосом и одной из половых хромосом (X или Y); *диплоидный (набор хромосом)* — двойной набор хромосом соматических клеток; в кариотипе женщин наборы всех хромосом гомологичны друг к другу, в кариотипе мужчин наряду с двумя гомологичными наборами аутосом присутствует по одной X- и Y-хромосоме; *кариотип* — полный набор хромосом диплоидной клетки (кариотип человека в норме — 46, XX или 46,XY); *половые* — X- и Y-хромосомы; в кариотипе особей разного пола набор половых хромосом различен (XX — женский пол, XY — мужской).

**Чистая линия** — потомство, полученное только от одного родителя и имеющее с ним полное сходство по генотипу

**Чистопородное разведение** — метод разведения, при котором осуществляется отбор и подбор животных внутри породы в целях сохранения и улучшения признаков этой породы.

## Библиографический список

1. Генетика : учебник / В.Л. Петухов, С.Ж. Стамбеков, О.С. Короткевич [и др.]. – 2-е изд., испр. и доп. – Новосибирск : СемГПИ, 2007. – 628 с. – ISBN 9965-454-14-0.
2. Гибридизация в животноводстве : учебное пособие / сост.: Н.В. Иванова, А.Г. Максимов ; Донской ГАУ. – Персиановский : Донской ГАУ, 2019. – 134 с.
3. Косухин, И.М. Естественная резистентность, стресс-чувствительность, этология и продуктивность свиней : автореферат дис. ... кандидата сельскохозяйственных наук : 06.02.01 / Косухин Иван Михайлович; ДонГАУ. – Персиановский, 2004. – 24 с.
4. Максимов, А.Г. ДНК-генотипирование свиноматок ландрас х йоркшир и их репродуктивные качества / А.Г. Максимов, Н.А. Максимов // Вестник Курганской ГСХА. – 2021. – № 1 (37). – С. 23-27.
5. Максимов, А.Г. Развитие, воспроизводительные качества и биологические особенности свиней разной стресс-реактивности и генотипа : автореферат дис. ... кандидата сельскохозяйственных наук : 06.02.01 / Максимов Александр Геннадьевич; ДонГАУ. – Персиановский, 2005. – 24 с.
6. Максимов, Г.В. Сборник задач по генетике : учебное пособие / Г.В. Максимов, В.Н. Василенко, О.И. Кононенко [и др.]. – 3-е изд. – Москва : Вузовская книга, 2010. – 144 с. – ISBN 978-5-9502-0420-3.
7. Разведение животных : практикум / сост. А.Г. Максимов, Н.В. Иванова, В.В. Федюк ; Донской ГАУ. – Персиановский : Донской ГАУ, 2021. – 128 с.
8. Разведение животных : учебник / В. Г. Кахикало, Н. Г. Фенченко, О. В. Назарченко, С. А. Гриценко. – Санкт-Петербург : Лань, 2020. – 336 с. – ISBN 978-5-8114-4085-6.
9. Сборник задач по генетике : учебное пособие / Г. В. Максимов, В. Н. Василенко, А. Г. Максимов, В. Г. Максимов. – 3-е изд., с доп. и изм. – Персиановский : Донской ГАУ, 2017. – 177 с.

10. Сборник задач по генетике растений и животных : учебное пособие / Г.В. Максимов, В.Н. Василенко, С.В. Шаталов [и др.]. – Персиановский : Дон-ГАУ, 2014. – 182 с. – ISBN 978-5-98252-205-4.

11. Селекция на мясность: качество продукции и стрессоустойчивость свиней : учебное пособие / Г.В. Максимов, В.Г. Максимов, В.Н. Василенко, А.Г. Максимов. – Ростов-на-Дону : Ростиздат, 2003. – 352 с. – ISBN 5-7509-0548-9.

Для заметок

*Учебное издание*

---

**Максимов Александр Геннадьевич,**

**Федюк Виктор Владимирович,**

**Иванова Надежда Васильевна,**

**Максимов Никита Александрович**

## **ГЕНЕТИКА ЖИВОТНЫХ**

### **Сборник задач**

Тираж 100 экз. Объем 8,75 у.п.л.  
Издательство Донского ГАУ  
346493, Донской ГАУ, пос. Персиановский  
Октябрьский (с) р-он, Ростовская обл.  
Печать оперативная. Тираж 100 экз. Заказ № 421  
отпечатано в Издательско-полиграфическом комплексе «Колорит»  
346430, г. Новочеркасск, пр. Платовский, 82 Е



