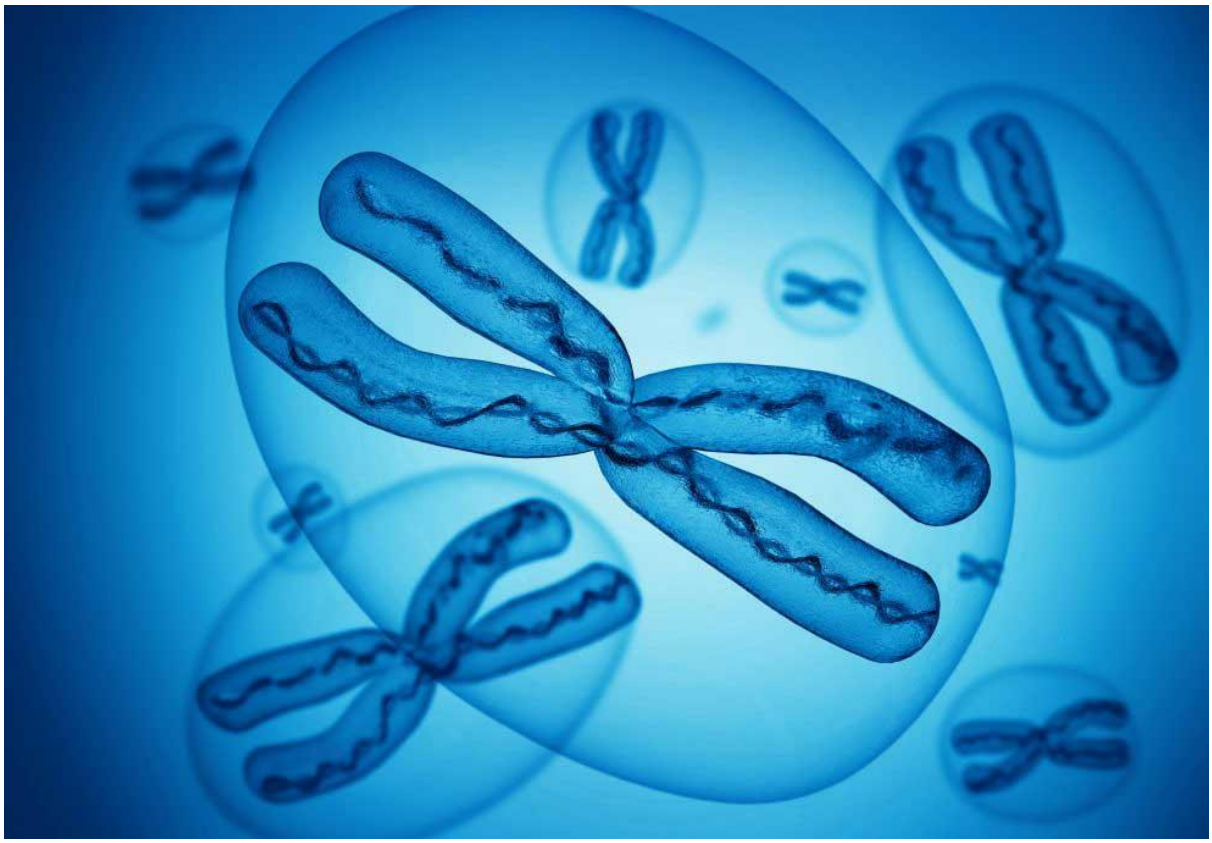
МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ФГБОУ ВО Пензенский ГАУ

Т.В. Шишкина, Т.А. Гусева

ГЕНЕТИКА ЖИВОТНЫХ С ОСНОВАМИ БИОМЕТРИИ

ПРАКТИКУМ



Пенза 2026

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ФГБОУ ВО Пензенский ГАУ

Кафедра «Производство продукции животноводства»

Т.В. Шишкина, Т.А. Гусева

ГЕНЕТИКА ЖИВОТНЫХ С ОСНОВАМИ БИОМЕТРИИ

Практикум
для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по направлению подготовки
36.03.02 Зоотехния

Пенза 2026

УДК 636.082.12 (075)
ББК 28.64 (я 75)
Ш 55

Рецензент: доктор биологических наук, доцент кафедры «Биология, биологические технологии и ветеринарно-санитарная экспертиза» ФГБОУ ВО Пензенский ГАУ **Г.В. Ильина.**

Издается по решению методической комиссии технологического факультета ФГБОУ ВО Пензенский ГАУ от 12.01.2026 г., протокол № 6.

Шишкина, Татьяна Викторовна
Ш55 **Генетика животных с основами биометрии:** практикум / Т.В. Шишкина, Т.А. Гусева; Пензенский государственный аграрный университет. – Пенза: ПГАУ, 2025. – Текст: электронный.
1CD (129)

В практикуме дается материал для практических занятий по основам биометрии, цитологическим основам наследственности, закономерностям наследования признаков при половом размножении, хромосомной теории наследственности, молекулярным ее основам, по иммуногенетике, наследованию количественных признаков и другим вопросам генетики.

УДК 636.082.12 (075)
ББК 28.64 (я 75)

© Т.В. Шишкина, 2026
© Т.А. Гусева, 2026
© ФГБОУ ВО Пензенский ГАУ, 2026

СОДЕРЖАНИЕ

	Введение……..	4
1	Деление клетки – митоз, мейоз. Образование половых клеток у животных……..	5
2	Структура и функция хромосом. Кариотипы……	14
3	Оценка последствий вредных факторов среды цитогенетическими методами……	22
4	Распределение генетического материала в поколениях……	25
5	Матричные процессы клетки…….	28
6	Моделирование генных мутаций……..	33
7	Дрозофила как объект генетики…….	37
8	Моногибридное скрещивание……	41
9	Дигибридное скрещивание…….	46
10	Сцепленое наследование и кроссинговер……..	50
11	Наследование признаков, сцепленных с полом……	57
12	Иммунологические маркеры……..	64
13	Белковые маркеры……...	73
14	ДНК-маркеры……...	77
15	Трансгеноз у животных……	81
16	Определение в популяции частот генотипов, фенотипов и аллелей……...	87
17	Равновесная и динамическая популяция……...	91
18	Группировка данных и построение вариационного ряда…	97
19	Вычисление средних показателей разнообразия……..	103
20	Показатели изменчивости признаков……	105
21	Показатели связи между признаками……	110
22	Определение критерия достоверности и соответствия……	114
	Приложение……..	117
	ЛИТЕРАТУРА…….	126

ВВЕДЕНИЕ

Настоящий практикум предназначен помочь студентам освоить знания о материальных основах наследственности и изменчивости, выработке, приобретении навыков в проведении научных исследований и в решении генетических задач, что позволит закрепить основные теоретические положения генетики.

В настоящее время генетика находится на новом подъеме. Интерес к этой науке в последнее время чрезмерно возрос, потому что генетика стремится понять, каким образом свойства жизни из поколения в поколение передаются.

Генетика является наукой о наследственности и изменчивости. И, как доказал Ч. Дарвин, процесс эволюции обусловлен тремя основными факторами – естественным отбором, наследственностью и изменчивостью. Поэтому познание закономерностей процессов наследственности и изменчивости позволяет глубже и полнее изучить процессы возникновения и эволюции видов на земле, и, используя эти закономерности при искусственном отборе, можно создавать и совершенствовать новые сорта растений и породы животных.

Материалы практикума изложены в соответствии с учебной программой. Практикум иллюстрирован рисунками и таблицами, обусловливающими доступность и информативность представленного материала. Это позволяет готовить специалистов более высокой квалификации. Каждый раздел практикума начинается с методической части, в которой рассматривается краткий теоретический материал, а также способы решения типовых и контрольных заданий.

1 ДЕЛЕНИЕ КЛЕТКИ – МИТОЗ, МЕЙОЗ. ОБРАЗОВАНИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК У ЖИВОТНЫХ

Цель занятия. Изучить фазы митоза, мейоза и образование половых клеток. Рассмотреть под микроскопом различные стадии митоза, мейоза и гаметогенеза.

Митоз (непрямое деление) – это получение клеток-копий с таким же набором хромосом, как в материнской клетке; с такой же наследственной информацией, как в материнской клетке.

Биологическое значение митоза состоит в обеспечении генетической стабильности и является клеточным механизмом роста, развития, регенерации, бесполого размножения.

Все соматические клетки организма получаются из одной исходной клетки (зиготы) путем митоза. Митоз состоит из четырех фаз, каждый из которых характеризуется определенными событиями и изменениями в клетке и длится 1-2 часа.

Этапы митоза (рисунок 1):

I этап – Профаза (*2n4c*)*. Длинные нити хромосом, состоящие из ДНК и белков, начинают конденсироваться и уплотняться, становясь видимыми под микроскопом. Ядро клетки разрушается, а в центре клетки формируются волокна деления.

**n – число наборов хромосом (n – одинарный, 2n – двойной);*

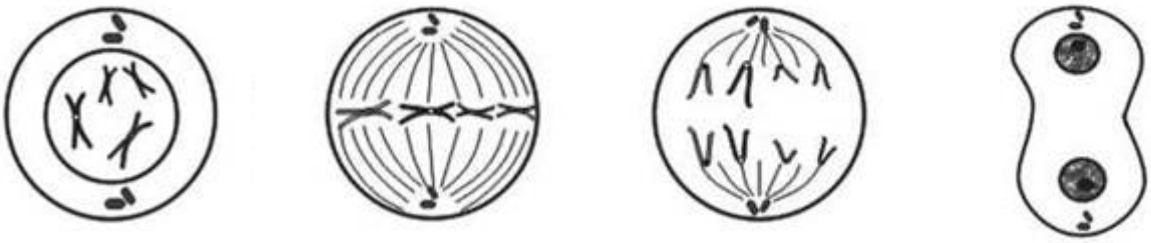
c – количество нитей ДНК (хроматид) по отношению к количеству наборов.

II этап – Метафаза (*2n4c*). Хромосомы располагаются вдоль центральной линии клетки, называемой метафазной плоскостью. Каждая хромосома прикрепляется к митотическим волокнам в центромере.

III этап – Анафаза (*4n4c*). Центромеры каждой хромосомы разделяются, и сестринские хроматиды начинают двигаться в противоположные стороны клетки, тянущиеся за собой митотические волокна.

IV этап – Телофаза (*2n2c*). Хромосомы достигают полюсов клетки, и начинают распадаться обратно в нити ДНК. Образуются новые ядра вокруг каждого комплекта хромосом, и клетка готова к последующему этапу – цитокинезу, или делению цитоплазмы.

Цитокинез. Происходит деление цитоплазмы и образование двух отдельных дочерних клеток.



I этап Профаза **II этап Метафаза** **III этап Анафаза** **IV этап Телофаза**

Рисунок 1 – Этапы митоза

Мейоз – деление половых клеток, которое сопровождается уменьшением числа хромосом в дочерних клетках вдвое. Проходит он в два этапа, которые непрерывно следуют друг за другом.

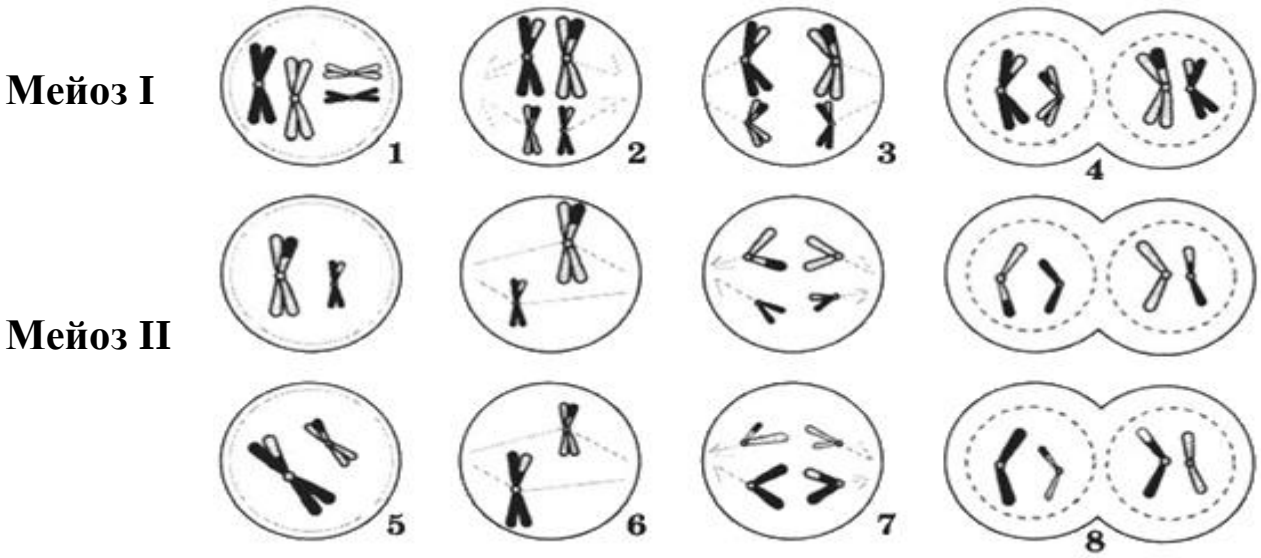


Рисунок 2 – Этапы мейоза

Фаза Мейоза I

Профаза I (*2n4c*) – в данную фазу происходит: спирализация (компактизация / конденсация) хромосом; конъюгация – сближение гомологичных хромосом и образование бивалентов (пар гомологичных хромосом/тетрад, содержат и хроматиды); кроссинговер – возможный перекрест и обмен участками гомологичных хромосом; растворение ядерной оболочки и исчезновение ядрышек; расхождение к полюсам центриолей клеточного центра; образование веретена деления.

Метафаза I (*2n4c*) – нити веретена деления присоединяются к центромерам двухроматидных хромосом и перемещают их в экваториальную зону; биваленты выстраиваются по экватору, образуя метафазную (экваториальную пластинку).

Анафаза I (*2n4c*) – сокращение (укорочение) нитей веретена деления; разделение бивалентов и расхождение к полюсам клетки двухроматидных хромосом из каждой каждой гомологичной пары; набор хромосом у полюсов стал гаплоидным, т.к. у каждого из них оказываются двухроматидные хромосомы, не имеющие гомологичной пары (т.е. происходит редукция числа хромосом и молекул ДНК); набор хромосом и хроматид (молекул ДНК) у каждого полюса – n2c.

Телофаза I (*n2c*) – деспирализация (декомпактизация/ деконденсация) хромосом (ДНК и белки-гистоны переходят в состояние хроматина); восстановление ядерной оболочки и формирование ядрышка (т.е. происходит формирование двух гаплоидных ядер); разрушение нитей веретена деления; цитокинез – деление цитоплазмы исходной клетки на две дочерние, каждая из которых содержит гаплоидное ядро.

Возможен перекрест гомологичных хромосом и обмен их участками – *кроссинговер* – это самая сложная и продолжительная фаза мейоза и занимает около 90 % всего времени деления.

Промежуток времени между первым и вторым делениями мейоза – *интеркинез*: у животных он очень короткий, у некоторых организмов, например у растений, может отсутствовать; В этой фазе не происходит репликация ДНК (т.е. число хромосом и молекул ДНК не изменяется). После интеркинеза каждая из двух клеток, образовавшихся в результате мейоза I, вступает в мейоз II – эквационное деление.

Эквационное деление полностью идентично митозу (с той лишь разницей, что участвующие клетки гаплоидны) и протекает в двух клетках синхронно.

При отсутствии интеркинеза, клетки, завершившие телофазу I, сразу же переходят в профазу II.

Фаза Мейоза II

Профаза II (*n2c*) – спирализация хроматина (компактизация/ конденсация) – формирование хромосом; исчезновение ядрышка и растворение ядерной оболочки; расхождение центриолей клеточного центра (центросомы) к полюсам клетки; формирование нитей веретена деления.

Метафаза II (*n2c*) – нити веретена деления соединяются с центромерами хромосом и перемещают их в экваториальную зону;

Анафаза II (*2n2c*) – нити веретена деления (сокращаются/ укорачиваются) и тем самым растаскивают сестринские хроматиды хромосом к полюсам клетки; каждая хроматида становится при этом самостоятельной хромосомой.

Телофаза II (*nc*) – деспирализация (декомпактизация/ деконденсация) хромосом (ДНК и белки-гистоны переходят в состояние хроматина); восстановление ядерной оболочки и формирование ядрышка (т.е. происходит формирование четырех гаплоидных ядер, в каждое из которых попадают однохроматидные хромосомы, НЕ имеющие гомологичной пары); разрушение нитей веретена деления; цитокинез, в результате которого образуется 4 дочерние клетки с набором хромосом и количеством ДНК – *nc*.

Образование половых клеток у животных.

Процесс образования половых клеток называется *гаметогенезом*.

Многоклеточные животные имеют диплоидный набор хромосом (*2n*). В процессе гаметогенеза, в основе которого лежит мейоз, образующиеся гаметы имеют гаплоидный набор хромосом (*n*).

Половые клетки развиваются в половых железах или специализированных клетках – в семенниках у самцов и в яичниках у самок. Эти клетки закладываются еще на ранних стадиях эмбрионального развития.

Гаметогенез протекает последовательно, в три стадии и заканчивается созреванием гамет (рисунок 3).

Стадия размножения. Исходные первичные половые клетки с диплоидным набором хромосом формируются в половых органах. В этот период клетки делятся – происходит митоз, что приводит к увеличению их количества. Клетки имеют диплоидный набор хромосом.

Стадия роста. Образовавшиеся клетки растут, активно синтезируют и запасают питательные вещества. Этот период соответствует интерфазе перед мейотическим делением.

Стадия созревания. На этой стадии происходит мейоз, в результате которого окончательно формируются и созревают гаметы с гаплоидным набором хромосом.

Сперматогенез – это процесс образования мужских половых клеток – сперматозоидов. В период размножения из клеток сперматогенной ткани в результате митоза образуются многочисленные клетки – сперматогонии с диплоидным набором хромосом. Закладка первич-

ных клеток сперматогониев происходит еще в эмбриональном развитии, т. е. до рождения организма, а интенсивное деление – только после достижения половой зрелости.

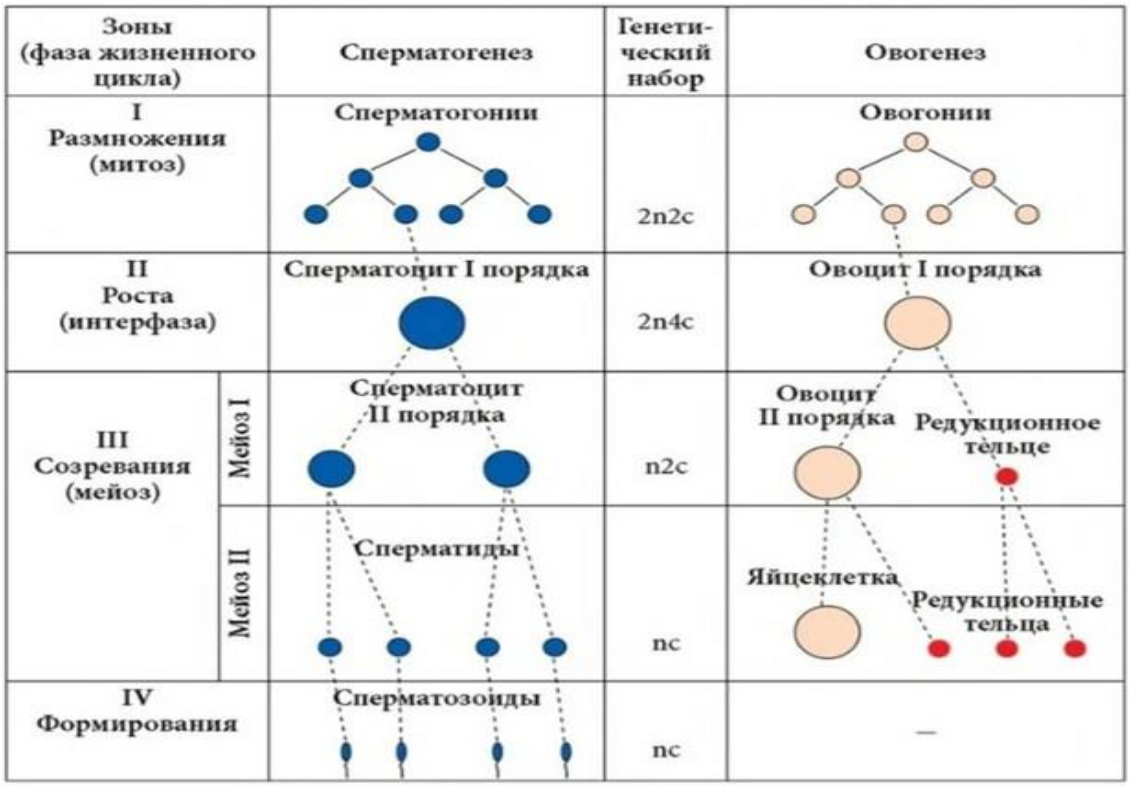


Рисунок 3 – Гаметогенез у животных: сперматогенез – образование мужских половых клеток; овогенез – образование женских половых клеток

В период роста сперматогонии незначительно увеличиваются в размерах, и из каждой клетки развивается сперматоцит 1-го порядка, готовый к делению.

На стадии созревания в результате первого деления мейоза образуются две клетки – сперматоциты 2-го порядка, а после второго деления развиваются четыре одинаковые по величине клетки – сперматиды с гаплоидным набором хромосом. Все четыре клетки претерпевают сложную клеточную дифференцировку и превращаются в четыре сперматозоида.

Таким образом, из каждой первичной мужской половой клетки образуются четыре гаметы. Гормон, обеспечивающий сперматогенез у млекопитающих, называется тестостероном.

Овогенез – это процесс образования женских половых клеток – яйцеклеток.

В овогенной ткани яичников на стадии размножения первичные половые клетки – овогонии с диплоидным набором хромосом несколько раз делятся митозом. За счет этого происходит рост овогенной ткани. Далее каждая овогония превращается в овоцит 1-го порядка, который на следующей стадии начинает усиленно расти, накапливая питательные вещества в виде зерен желтка.

Процесс роста овоцита происходит значительно дольше, чем сперматоцита.

После роста происходит созревание овоцита 1-го порядка. Клетка приступает к мейозу, но процесс деления затягивается надолго. Например, у млекопитающих деление начинается в эмбриональном состоянии, но приостанавливается на профазе I до периода полового созревания самки, т.е. на несколько недель, месяцев или лет, в зависимости от вида организма. Позже под влиянием половых гормонов мейоз продолжается дальше.

Первое деление мейоза происходит асимметрично: образуются одна крупная клетка – овоцит 2-го порядка, куда переходят все питательные вещества и органоиды, и одна мелкая клетка – первичное полярное, или направительное, тельце, – в которой имеется только ядро.

Второе деление мейоза также асимметрично. Из овоцита 2-го порядка образуется одна крупная клетка – яйцеклетка, в которой находятся все питательные вещества, и одно вторичное полярное (направительное) тельце. Из первичного полярного тельца образуются два мелких вторичных полярных тельца. У большинства позвоночных животных второе деление мейоза приостанавливается на стадии метафазы мейоза II, а образование яйцеклетки завершается лишь после оплодотворения.

Таким образом, при овогенезе из каждой первичной женской половой клетки – овогония образуется одна крупная яйцеклетка с гаплоидным набором хромосом и три полярных тельца, которые редуцируются. Они служат только для равномерного деления ядра и распределения хромосом в мейозе. Овогенез у млекопитающих происходит под контролем гормона прогестерона.

Контрольные задания

Задание 1. Рассмотреть и зарисовать стадии митоза в клетках селезенки животного.

Материал и оборудование. Кусочек селезенки животного (около 5 мм^3, не более), микроскоп с осветителем, предметные и покровные стекла, фильтровальная бумага.

Методика выполнения. Кусочек селезенки обсушить от крови фильтровальной бумагой. Затем зафиксировать в растворе Карнуа в течение 10 минут. Далее промыть два раза в 70 % спирте по пять минут. После кусочек селезенки положить на предметное стекло, прикрыть покровным стеклом и осторожно раздавить. Рассмотреть препарат под микроскопом и зарисовать стадии митоза.

Задание 2. Изучить стадии мейоза на готовых микропрепаратах. Рассмотреть изображения стадий мейоза, определить стадии и описать происходящие процессы.

Задание 3. Укажите основные различия двух способов деления.

Таблица 1 – Сравнительная характеристика митоза и мейоза

Фазы	Митоз	Мейоз	
		первое деление	второе деление
Интерфаза			
Профаза			
Метафаза			
Анафаза			
Телофаза			

Задание 4. Ответить на вопросы, представленные в таблице 2.

Таблица 2 – Сравнение митоза и мейоза

Вопрос	Митоз	Мейоз
Скольких делений входит в процесс?		
Сколько дочерних клеток образуется в результате деления?		
Каков хромосомный набор дочерних клеток?		
Какие клетки получаются после деления у животных и растений?		
Происходит ли конъюгация и кроссинговер?		

Задание 5. Записать в таблицу число наборов хромосом (*n* – одинарный, *2n* – двойной) и количество нитей ДНК (хроматид) по отношению к количеству наборов (*c*).

Таблица 3 – Число наборов хромосом и количество нитей ДНК

Фазы	Митоз	Мейоз	
		первое деление	второе деление
Интерфаза			
Профаза			
Метафаза			
Анафаза			
Телофаза			

Задание 6. Сравните процессы сперматогенеза и овогенеза (таблица 4).

Таблица 4 – Сравнительная характеристика сперматогенеза и овогенеза

Период	Процесс	Сперматогенез		Овогенез	
		Название гамет	Хромосомный набор (*n*)	Название гамет	Хромосомный набор (*n*)
Размножения					
Роста					
Созревания					
Формирования					

Задание 7. Ответить на вопросы, представленные в таблице 5.

Таблица 5 – Сравнительная характеристика сперматогенеза и овогенеза

Вопросы для сравнения	Овогенез	Сперматогенез
1. Определение процесса (образование каких клеток?)		
2. Стадии развития		
3. Когда начинается?		

Вопросы для сравнения	Овогенез	Сперматогенез
4. Что расходится по полюсам в анафазу первую мейоза первого?		
5. Что расходится по полюсам в анафазу вторую мейоза второго?		
6. События и результат телофазы второй мейоза второго		
7. Набор хромосом в образовавшихся клетках в телофазу вторую мейоза второго		
8. В чем заключается биологическая роль мейоза?		

2 СТРУКТУРА И ФУНКЦИЯ ХРОМОСОМ. КАРИОТИПЫ

Цель занятия. Ознакомиться со строение хромосом, на постоянных препаратах найти метафазные пластинки, подсчитать их число, рассмотреть форму отдельных хромосом.

Хромосомы – нуклеопротеидные структуры клетки, в которых сосредоточена большая часть наследственной информации и которые предназначены для ее хранения, реализации и передачи.

В основе каждой хромосомы лежит единственная и очень длинная молекула ДНК, упакованная вместе с белками. Совокупность всех хромосом клетки – молекул ДНК и связанных с ними белков – в неделящемся ядре носит название *хроматин*. Хроматин – нуклеопротеид, составляющий основу хромосом, находится внутри ядра клеток эукариот и входит в состав нуклеоида у прокариот. Именно в составе хроматина происходит реализация генетической информации, а также репликация и репарация ДНК.

В делящейся клетке хроматин спирализуется (укорачивается и уплотняется в 10000 раз) и образует хромосомы. В интерфазе клеточного цикла (когда клетка не делится) хромосома находится в своей хроматиновой, то есть развернутой форме. В этот момент она настолько тонкая, что ее невозможно разглядеть даже в самый мощный микроскоп. Хромосомы четко различимы в световом микроскопе только в период митоза или мейоза. Увидеть ее можно в метафазе митоза, когда клетка готовится к делению – тогда хромосомы сворачиваются и утолщаются, приобретая характерную *Х*-образную форму.

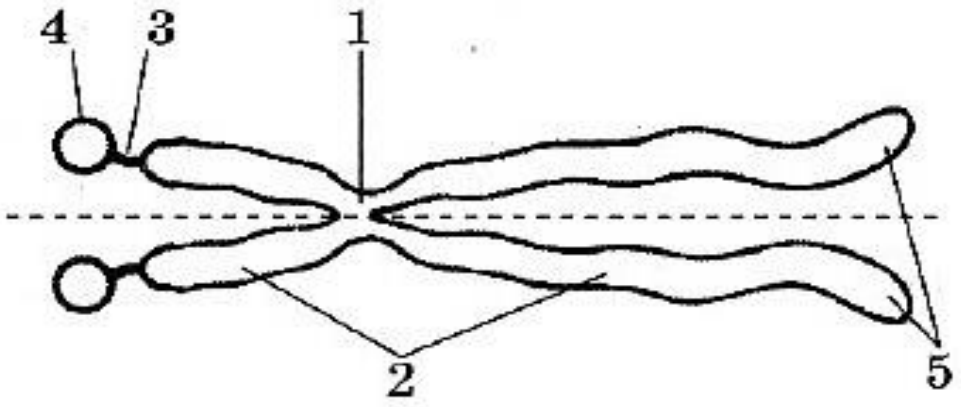


Рисунок 4 – Строение хромосомы: 1 – центромера (первичная перетяжка); 2 – плечи; 3 – вторичная перетяжка; 4 – перетяжка; 5 – хроматиды

Хромосома представляет собой палочковидную структуру и состоит из двух сестринских хроматид, удерживаемых центромерой в области первичной перетяжки.

Более детальный вид хромосомы представлен на рисунке 5.

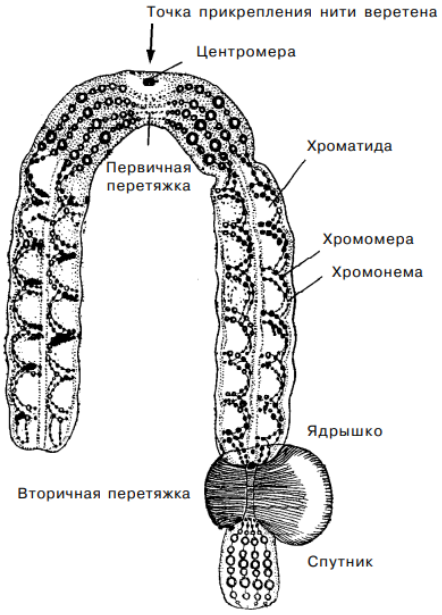


Рисунок 5 – Схема строения хромосомы

Хромосомы по форме могут быть: равноплечие (метацентрические), неравноплечие (субметацентрические) и палочковидные (акроцентрические) (рисунок 6).

Рисунок 6 – Формы хромосом

Равноплечие (метацентрические) – в этом случае центромера расположена посередине (или почти посередине) хромосомы.

Неравноплечие (субметацентрические) – с плечами неравной длины.

Палочковидные (акроцентрические) – их центромера находится практически на конце хромосомы, при этом второе плечо настолько мало, что его может быть не видно.

Функции хромосом (хроматина): хранение, передача и воспроизведение генетической информации.

Политенные хромосомы – это гигантские хромосомы, обнаруживаемые в интерфазных клетках некоторых тканей у мух и других двукрылых в клетках слюнных желез, мальпигиевых сосудов и средней кишки (рисунок 7).

Они содержат сотни нитей ДНК, которые редуплицировались, но не подверглись расхождению; у них увеличенный размер клетки и ядер, а также большое число копий генов. Политенные хромосомы развиваются из хромосом диплоидных ядер за счет последовательных дупликаций.

При окраске в них выявляются четко выраженные поперечные полосы или диски, где находятся отдельные гены. Некоторые полосы образует *пуфы* или *вздутия*, которые выступают за пределы хромосомы.

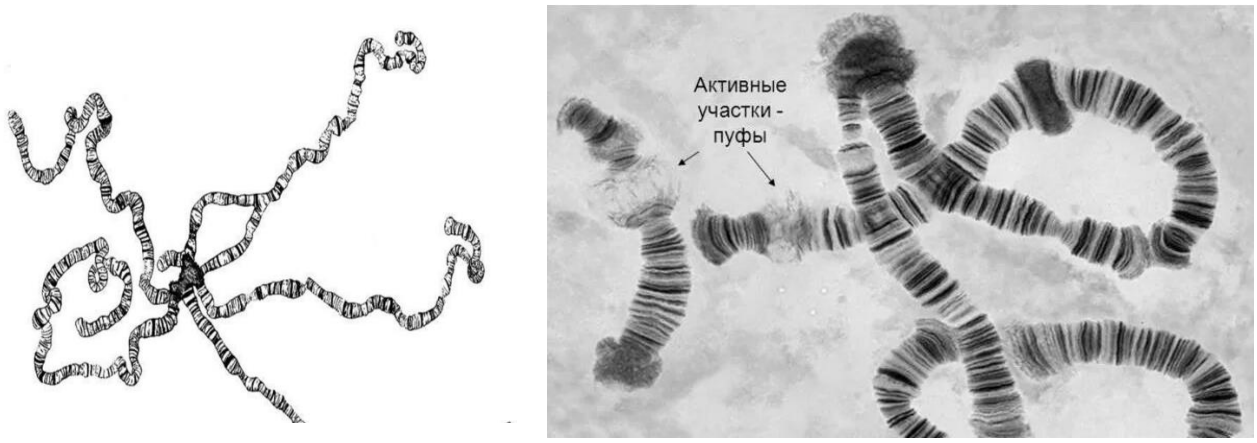


Рисунок 7 – Политенные хромосомы дрозофилы

Основные положения хромосомной теории наследственности Т. Моргана:

– Хромосомы представляют собой группы сцепления генов – участков хромосом. При этом набор генов каждой из негомологичных хромосом уникален.

– Каждый ген имеет свое, строго определенное место или локус в хромосоме. Аллельные гены расположены в идентичных локусах гомологичных хромосом.

– Гены в хромосомах расположены в определенной линейной последовательности, т.е. друг за другом.

– Гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются совместно, образуя группу сцепления; число таких групп равно гаплоидному набору хромосом и постоянно для каждого вида организмов.

– Сцепление генов может нарушаться в процессе кроссинговера, что приводит к образованию рекомбинантных хромосом; частота кроссинговера зависит от расстояния между генами: чем оно больше, тем больше величина кроссинговера.

– На основании частот рекомбинации определяют расстояние между генами, что позволяет строить генетические карты хромосом.

Кариотипы животных

Набор всех хромосом клетки, называемый *кариотипом*.

Также *кариотипом* называется постоянный набор хромосом соматической клетки, характерный для данного вида животных.

К основным характеристикам кариотипа относятся:

– число хромосом;

– число плеч;

– абсолютная и относительная длина плеч и хромосом;

– линейная дифференцированность хромосом;

– число, величина и локализация вторичных перетяжек или ядрышкообразующих районов.

В кариотипе живого организма встречаются как гомологичные, так и негомологичные хромосомы. При этом надо отметить, что гомологичные хромосомы служат важным признаком кариотипа. Гомологичными называют хромосомы-партнеры, принадлежащие к одной паре. Гомологичные хромосомы имеют одинаковый размер, одинаковое положение центромер, одинаковый рисунок хромомер и значительное сходство в функциональном отношении. Они содержат аллельные пары генов, взаимодействие которых обеспечивает регуляцию синтеза белка.

Набор гомологичных хромосом в соматической клетке называется диплоидным и обозначается *2n*. Парность хромосом возникает при слиянии мужской и женской половых клеток, которые содержат одинарный (гаплоидный) набор хромосом и обозначаются *n*.

Совокупность генов, расположенных в гаплоидном наборе хромосом, называется *геномом*.

Хромосомы, одинаковые у разных полов, называются *аутосомами*. Хромосомы, по которым мужской и женский пол отличается, называются *половыми* (гетерохромосомы).

Кариотип крупного рогатого скота. Для крупного рогатого скота нормальное диплоидное число хромосом соматических клеток составляет *2n* = 60. Из них 58 – аутосом и две половые хромосомы: *XX* – у самок, *XY* – у самцов.

Все аутосомы имеют вид шпильки, т.к. центромера, подразделяющая их на два плеча, находится в середине хромосомы. Из-за смещения в сторону одного плеча положения центромеры половые хромосомы напоминают по виду знак умножения. При этом *X*-хромосома является большим субметацентриком, *Y*-хромосома – маленьким субметацентриком. По расположению центромеры 17 пар аутосом крупного рогатого скота (1-6я; 12я; 13я; 17я; 19я; 20я; 23-28я) относятся к акроцентрическому типу. (рисунок 8).

Рисунок 8 – Кариотип крупного рогатого скота

Кариотип лошади. В кариотип домашней лошади входит *2n* = 64 хромосомы, в том числе 31 пара аутосом и две половые хромосомы. Половые хромосомы представлены довольно крупной метацентрической – *X* и маленькой акроцентрической *Y*-хромосомами. В кариотипе 36 аутосом являются акроцентрическими, 20 аутосом – субметацентрического типа и 6 метацентрического.

При сравнении кариотипа домашней лошади с другими видами этого рода обнаруживаются значительные различия в числе и размерах хромосом. Лошадь Пржевальского *2n* = 66, монгольский и персидский ослы *2n* = 56, домашний осел *2n* = 62, африканская зебра *2n* = 44, сомалийская зебра *2n* = 46 (рисунок 9).

Рисунок 9 – Кариотип лошадей

Кариотип свиньи. Кариотип домашней свиньи представлен 38 хромосомами (рисунок 10).

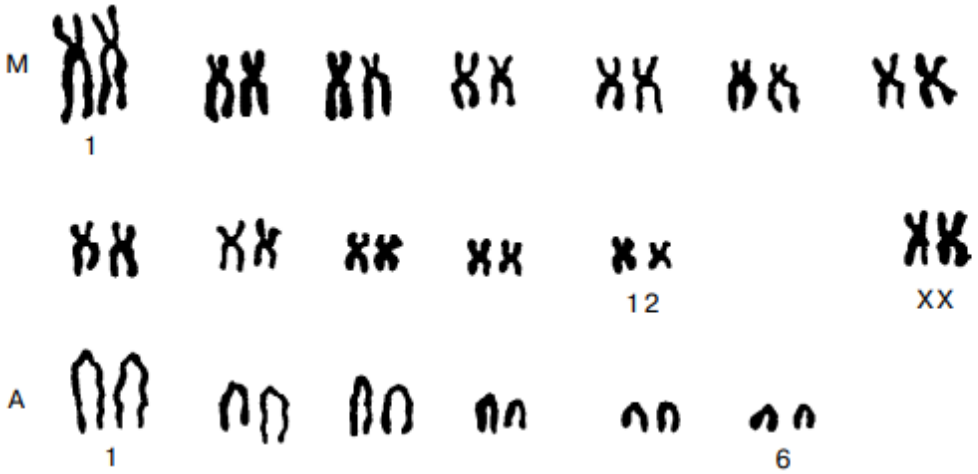


Рисунок 10 – Кариотип свиней

Хромосомы делятся на следующие группы: в первую группу входит пять первых субметацентрических хромосом (1-5). Первая хромосома имеет наибольшие размеры, остальные – средние с почти медиальным расположением центромеры.

Ко второй группе относятся две (6-7) субметацентрические хромосомы, которые хорошо идентифицируются по размерам и положению центромеры.

Третья группа имеет несколько меньшие размеры (8-12) и сугубо медиальное положение центромеры. Одна из хромосом этой группы (10) имеет ярко выраженную вторичную перетяжку. Вторичная перетяжка небольшого размера иногда выявляется на восьмой хромосоме.

Четвертую группу составляет 6 (13-18) акроцентрических хромосом. Половые хромосомы представлены метацентрической Х-хромосомой и самой маленькой метацентрической Y-хромосомой.

Кариотип овцы. Диплоидный набор хромосом овец составляет 54, но отмечен внутривидовой полиморфизм по числу хромосом (*2n* = 56, 58, 50, 52). Кариотип овец представлен 26 парами аутосом и одной парой половых хромосом (*XX* или *XY*). В состав аутосом входит три пары больших метацентриков и 23 пары акроцентрических хромосом разной величины. Размер хромосом овцы не одинаков. Самые мелкие 25-26 пары субметацентриков. Половая *X*-хромосома – крупный акроцентрик, *Y*-хромосома субметацентрическая имеет вид круглой точки. (рисунок 11).

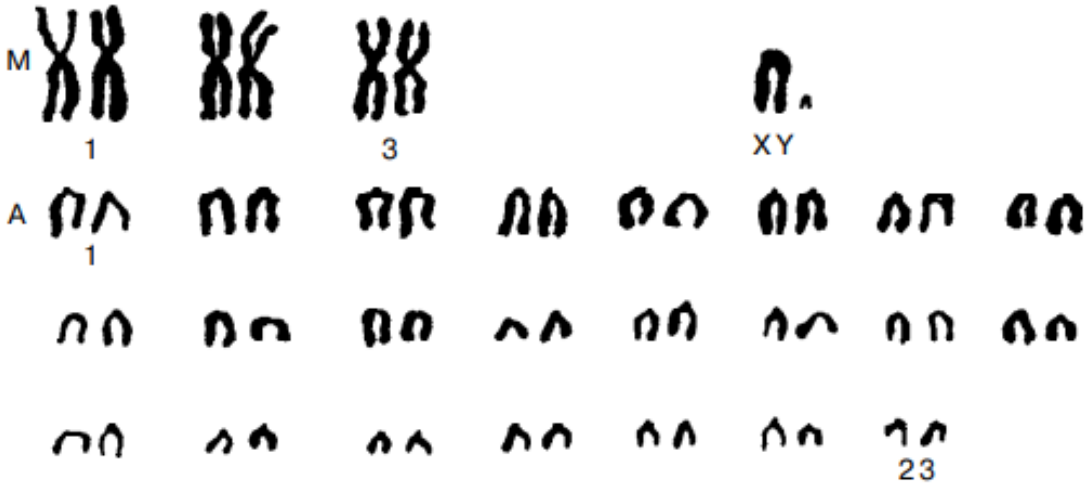


Рисунок 11 – Кариотип овец

Контрольные задания

Задание 1. На фиксированных микропрепаратах под микроскопом изучить морфологию хромосом.

Задание 2. Зарисовать морфологическое строение хромосомы в метафазе.

Задание 3. Зарисовать различные формы хромосом.

Задание 4. Зарисовать гигантские хромосомы.

Задание 5. Заполнить таблицу 6 кариотипов различных видов животных.

Таблица 6 – Характеристика кариотипов различных видов животных

Кариотип	Нормальное диплоидное число хромосом соматических клеток	Количество аутосом и половых хромосом	Особенности в строении хромосом	Наличие внутривидового полиморфизма по числу хромосом
Крупного рогатого скота				
Лошади				
Свиньи				
Овцы				

Задание 6. Заполнить в таблицу 7 количество хромосом различных видов животных.

Таблица 7 – Характеристика кариотипов основных видов сельскохозяйственных животных

Вид животного	Число хромосом					
	метацентрических		субметацентрических		акроцентрических	
	кол-во	%	кол-во	%	кол-во	%

3 ОЦЕНКА ПОСЛЕДСТВИЙ ВРЕДНЫХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИМИ МЕТОДАМИ

Цель занятия. Изучить особенности наследования генетических аномалий и болезней.

Числовые мутации кариотипа связанная с изменением числа хромосом выявляют с помощью ана-телофазного метода.

Ана-телофазный анализ – генетический тест, основанный на визуальном учете хромосомных аберраций (повреждения хромосом) на стадии анафазы и телофазы митотического цикла клетки.

Числовые мутации кариотипа связанная с изменением числа хромосом подразделяются на гетероплоидию, анеуплоидию и полиплоидию.

Гетероплоидия (анеуплоидия) – это общее изменение числа хромосом по отношению к диплоидному.

Полиплоидия – увеличение гаплоидного числа хромосом. Полиплоидия встречается в основном у растений; используется в селекции для получения новых высокоурожайных сортов растений.

Пример 1. У крупного рогатого скота обнаружили трисомию по 19-й паре хромосом, которая ассоциировалась с дефектами нижней челюсти у теленка (С.Г. Куликова (1991)) (рисунок 12).

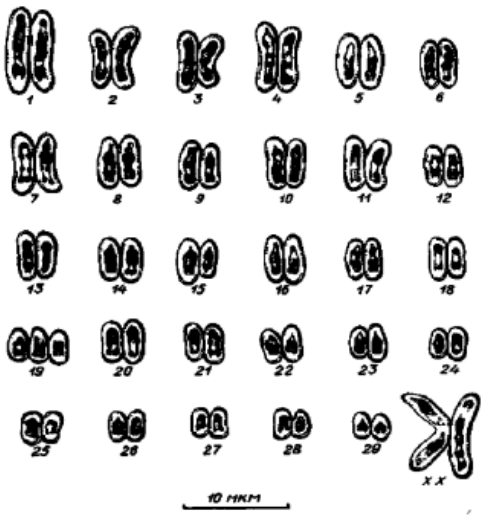


Рисунок 12 – Трисомия по 19-й паре хромосом у крупного рогатого скота

Пример 2. У молочных, мясных и комбинированных породах крупного рогатого скота в кариотипе может быть транслокаций между 1-й и 29-й аутосомами. Транслокации – это перемещение отдельных фрагментов хромосомы из одного участка в другой. Коровы, носители транслокаций 1/29, имеют низкую молочную продуктивность; транслокации у быков-производителей вызывают нарушения сперматогенеза (рисунок 13).

Рисунок 13 – Транслокация между 1-й и 29-й аутосомами крупного рогатого скота

Мутации крупного рогатого скота

Брахиспинальный синдром (BS) – рецессивный летальный генетический дефект молочного крупного рогатого скота. Пораженный плод абортируется в течение первых 40-дней стельности, либо телята рождаются мертвыми. Мертвые телята рождаются после продолжительной беременности с уменьшенной массой тела, короткой шеей и телом, горбом между лопатками и деформированной нижней челюстью. Мутация происходит в гене FANCI. Животные, которые являются носителями данной мутации, характеризуются малой массой тела, пороками позвоночника в виде укороченного столба, длинными и тонкими конечностями. У пораженных животных отмечаются пороки внутренних органов, в частности сердца, почек и половых желез. Рецессивные гомозиготные носители данной мутации не выживают. Встречается у черно-пестрой, голштинской, фризской пород.

Комплексный порок позвоночника (CVM) впервые был установлен датскими учеными в 2000 году. Тип наследования данной мутации аутосомно-рецессивный. Спаривание носителей CVM друг с другом

заканчивается абортируемостью телят или мертворождением. Некоторые телята рождаются живыми, но вскоре умирают. Для пораженных животных характерна укороченная шея и искривленный позвоночник, наблюдается аномальное развитие ребер, суженные суставы. В 50 % случаев появляются телята, которые являются скрытыми носителями порока, и лишь 25 % заканчиваются рождением потомства, свободного от CVM. Встречается у черно-пестрой, голштинской, фризской пород.

Дефицит лейкоцитарной адгезии (BLAD) – синдром иммунодефицита – заболевание, обусловленное аутосомно-рецессивным типом наследования мутации гена CD18. У гомозиготных по мутантному гену CD18 телят снижается естественная резистентность к инфекциям, такие телята более подвержены респираторным заболеваниям. Рецессивные гомозиготные по генной мутации особи погибают либо в утробе матери, либо в первые месяцы после рождения. Встречается у черно-пестрой, голштинской, фризской пород.

Дефицит уридинмонофосфатсинтетазы (DUMPS). Тип наследования данной мутации аутосомно-рецессивный. У крупного рогатого скота мутация фенотипически проявляется у гомозиготных особей, вызывая гибель эмбрионов после 40 дней эмбрионального развития. Пораженные эмбрионы часто рассасываются в течение первых двух месяцев стельности, что приводит к яловости, длительному межотельному интервалу, невозможности осеменения. Встречается у черно-пестрой, голштинской, фризской пород.

Частота встречаемости мутаций BS, CVM и BLAD колеблется в пределах от 2 % (BS) до18 (CVM) – 20 %(BLAD), поэтому выявление и мониторинг данных мутаций необходимо проводить для элиминации данных пороков с последующей выбраковкой данных животных из процесса воспроизводства.

Контрольные задания

Задание 1. Заполнить в таблицу 8 геномные мутации у крупного рогатого скота.

Таблица 8 – Геномные мутации различных видов животных

Геномная мутация	Тип наследования	Фенотипические проявления	У каких пород встречается	Частота встречаемости

4 РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА В ПОКОЛЕНИЯХ

Цель занятия. Изучить закономерности наследования признаков, принцип распределения генетического материала в поколениях.

Распределение генетического материала в поколениях в генетике описывается с помощью законов Менделя, хромосомной теории наследственности и изменений, затрагивающих ДНК, ген или хромосому. Эти концепции объясняют закономерности наследования признаков, связанные с передачей генов и изменениями в генетическом материале.

Пример 1. Определить, сколько типов гамет образует особь с генотипом *Aa*, с генотипом *AA*, с генотипом *aa*?

Число ожидаемых типов гамет определяется по формуле:

$$x = 2^n, \qquad (1)$$

где n – число пар альтернативных признаков организма, подвергаемых исследованию;

x – число типов гамет.

Генотип особи *Aa* содержит одну пару альтернативных признаков; число ожидаемых типов гамет: $x = 2n = 2^1 = 2$, т.е. *A* и *a* – два типа гамет.

Генотип особи *AA* не содержит альтернативных признаков; число ожидаемых типов гамет: $x = 2n = 2^0 = 1$, т.е. *A* и *A* – один тип гамет.

Генотип особи *aa* не содержит альтернативных признаков; число ожидаемых типов гамет: $x = 2n = 2^0 = 1$, т.е. *a* и *a* – один тип гамет.

Пример 2. Определить, возможные варианты гамет для организмов со следующими генотипами: *AA*, *Bb*, *Cc*, *DD*.

Организм с генотипом *AA* – гомозиготный организм, он образует один тип гамет – *A*.

Организм с генотипом *Bb* – гетерозиготный организм, он образует два типа гамет – *B* и *b*.

Организм с генотипом *Cc* – гетерозиготный организм, он образует два типа гамет – *C* и *c*.

Организм с генотипом *DD* – гомозиготный организм, он образует один тип гамет – *D*.

Пример 3. Определить, генотипы и фенотипы потомства, полученных от скрещивания гетерозиготных серых мух *Drosophila melanogaster*.

Выполним схему наследования цвета тела у мух:

	серая		серая
P	♀ *Aa*	×	♂ *Aa*
типы гамет	0,5 *A*		0,5 *A*
	0,5 *a*		0,5 *a*

	серая	серая	черная
F_1	0,25 *AA*	0,5 *Aa*	0,25*aa*

Теоретически ожидаемой расщепление фенотипов в данном скрещивании равно 3 : 1.

Расщепление по генотипу будет 1 : 2 : 1 → 1*AA : 2Aa : 1aa.*

Пример 4. При скрещивании свиней, имеющих нормальный цвет глаз получили поросят с нормальным цветом глаз и красноглазых поросят. Определите возможные генотипы родителей, чьи дети будут красноглазыми.

Рассмотрим первый вариант:

	норм.		норм.
P	♀ *AA*	×	♂ *Aa*
типы гамет	1 *A*		0,5 *A*
			0,5 *a*

	норм.	норм.
F_1	0,5 *AA*	0,5 *Aa*

Все поросята будут с нормальными глазами.

Рассмотрим второй вариант:

	норм.		норм.
P	♀ *Aa*	×	♂ *Aa*
типы гамет	0,5 *A*		0,5 *A*
	0,5 *a*		0,5 *a*

	норм.	норм.	норм.	красноглаз.
F_1	0,25 *AA*	0,25 *Aa*	0,25 *Aa*	0,25 *aa*

75 % особей – будут с нормальным цветом глаз и 25 % – будут с красными глазами.

Таким образом, если женская особь гомозиготена, то вероятность рождения поросят с красными глазами будет равно нулю, если гетерозиготная, то родится 25 % поросят красноглазыми.

Контрольные задания

Задание 1. Определить, сколько типов гамет образует особь с генотипом *Dd*, с генотипом *DD*, с генотипом *dd*?

Задание 2. Определить, возможные варианты гамет для организмов со следующими генотипами: *Aa, BB, CC, Dd*.

Задание 3. Определить генотипы и фенотипы потомства, полученных от скрещивания гетерозиготных мух *Drosophila melanogaster* с укороченными крыльями.

Задание 4. При скрещивании шелковистых куриц с шелковистыми петухами получили цыплят шелковистых и с нормальным оперением. Определите возможные генотипы родителей, чьи дети будут красноглазыми.

5 МАТРИЧНЫЕ ПРОЦЕССЫ КЛЕТКИ

Цель занятия. Изучить строение нуклеиновых кислот, процесс репликации и синтеза белка в клетке.

Нуклеиновые кислоты – это сложные биологические полимеры, состоящие из более простых соединений – нуклеотидов.

Нуклеотиды ДНК состоят из остатка фосфорной кислоты (Р), сахара – дезоксирибозы (Д) и одного из четырех азотистых оснований: пуриновых – аденин (А), гуанин (Г) и пиримидиновых – тимин (Т), цитозин (Ц) основания (рисунок 14).

Ф – Д	Ф – Д	Ф – Д	Ф – Д
|	|	|	|
А	Г	Т	Ц
адениновый	гуаниновый	тиминовый	цитозиновый

Рисунок 14 – Нуклеотиды ДНК

Молекула ДНК способна к самовоспроизведению. Благодаря чередованию четырех азотистых оснований молекулы ДНК бесконечно разнообразны.

Чтобы записать расположение нуклеотидов во второй цепи ДНК, необходимо знать правило комплементарности: аденин связан с тимином (двойной водородной связью), гуанин с цитозином (тройной водородной связью).

Расстояние между нуклеотидами 3,4 Å (1 Å – ангстрем равен десятимиллионной доле миллиметра или 0,34 нм нанометра).

Длина пуриновых оснований равна 12 Å, пиримидиновых – 8 Å. Диаметр двойной цепи 20 Å.

Репликация ДНК происходит в интерфазе митоза. Молекулы ДНК удваиваются, дочерние клетки получают такую же генетическую информацию, как и в материнской клетке.

Пример 1. Одна из цепей фрагмента структурного гена ДНК содержит следующую последовательность оснований:

А Г А Г Т Ц Г Г Ц А Т Г Ц А Ц А Т Т

Какова последовательность оснований в другой цепи этой же молекулы ДНК?

Последовательность оснований в другой цепи этой же молекулы ДНК будет следующая:

днк I	А	Г	А	Г	Т	Ц	Г	Г	Ц	А	Т	Г	Ц	А	Ц	А	Т	Т
днк II	Т	Ц	Т	Ц	А	Г	Ц	Ц	Г	Т	А	Ц	Г	Т	Г	Т	А	А

Нуклеотиды РНК состоят из рибонуклеотидов, в состав которых входят сахар рибоза, пуриновые – аденин (А), гуанин (Г) и пиримидиновых – урацил (У), цитозина (Ц) основания (рисунок 15).

Ф – Д	Ф – Д	Ф – Д	Ф – Д
|	|	|	|
А	Г	У	Ц
адениновый	гуаниновый	урациловый	цитозиновый

Рисунок 15 – Нуклеотиды РНК

Синтез матричной РНК (м-РНК) происходит на структурных генах. м-РНК еще называется информационной (и-РНК). Она несет информацию к рибосомам о последовательно включения в полипептидную цепь белка.

Двойная нить ДНК расплетается, образуя одиночные нити, и только одна из них является матричной для синтеза м-РНК. Синтез м-РНК осуществляется под действием фермента РНК-полимеразы по принципу комплементарности. Комплементарным аденину вместо тимина является урацил.

Пример 2. Дочерняя молекула ДНК содержит следующую последовательность оснований:

А Г А Г Т Ц Г Г Ц А Т Г Ц А Ц А Т Т

Какова будет последовательность оснований в цепи молекулы РНК?

Последовательность оснований в цепи молекулы РНК будет следующая:

ДНК	А	Г	А	Г	Т	Ц	Г	Г	Ц	А	Т	Г	Ц	А	Ц	А	Т	Т
РНК	У	Ц	У	Ц	А	Г	Ц	Ц	Г	У	А	Ц	Г	У	Г	У	А	А

Белки – это биологические полимеры, мономерами которых являются 20 аминокислот (таблица 9).

Таблица 9 – Аминокислоты, входящие в состав белков и их условное обозначение

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

* Незаменимые аминокислоты.

Последовательность нуклеотидов в молекуле ДНК, определяющая последовательность расположения аминокислот в молекуле синтезируемого белка называется *генетическим кодом*. Генетический код имеет триплетную природу, т.е. одну аминокислоту определенным образом кодируют три чередующихся нуклеотида и-РНК, называемые *кодоном*.

Одна и та же аминокислота может кодироваться несколькими кодонами. Например, лейцин, серин, аргинин кодируются каждый шестью кодонами; валин, пролин, треонин, аланин и глицин – четырьмя кодонами; остальные аминокислоты – одним-двумя кодонами; три кодона – УАА, УАГ и УГА – контролируют прекращение синтеза белка (таблица 10).

Таблица 10 – Последовательность нуклеотидов в кодонах и-РНК для разных аминокислот (генетический код)

Первое основание	Второе основание				Третье основание
	У	Ц	А	Г	
У	фен	сер	тир	цис	У
	фен	сер	тир	цис	Ц
	лей	сер	–	–	А
	лей	сер	–	три	Г
Ц	лей	про	гис	арг	У
	лей	про	гис	арг	Ц
	лей	про	глун	арг	А
	лей	про	глун	арг	Г
А	илей	тре	аспн	сер	У
	илей	тре	аспн	сер	Ц
	илей	тре	лиз	арг	А
	мет	тре	лиз	арг	Г
Г	вал	ала	асп	гли	У
	вал	ала	асп	гли	Ц
	вал	ала	глу	гли	А
	вал	ала	глу	гли	Г

Правила пользования таблицей: первый нуклеотид в триплете берется из левого вертикального ряда, второй – из верхнего горизонтального ряда и третий – из правого вертикального. Там, где пересекаются линии, идущие от всех трех нуклеотидов, и находится искомая аминокислота.

Пример 3.

Одна из цепей фрагмента структурного гена ДНК содержит следующую последовательность оснований:

А Г А Г Т Ц Г Г Ц А Т Г Ц А Ц А Т Т

Изобразите модель синтеза белка.

Последовательность оснований в цепи молекулы РНК будет следующая:

ДНК А Г А Г Т Ц Г Г Ц А Т Г Ц А Ц А Т Т

и-РНК У Ц У Ц А Г Ц Ц Г У А Ц Г У Г У А А

Белок серин глутамин пролин тирозин валин конец синтеза белка

Контрольные задания

Задание 1. Одна из цепей фрагмента структурного гена ДНК содержит следующую последовательность оснований:

А Т Г Ц Т Т А Т Г Г А Г Т Т Ц Т Г А

Какова будет последовательность оснований в другой цепи этой же молекулы ДНК?

Задание 2. Дочерняя молекула ДНК содержит следующую последовательность оснований:

А Т Г Ц Т Т А Т Г Г А Г Т Т Ц Т Г А

Какова будет последовательность оснований в цепи молекулы РНК?

Задание 3. Одна из цепей фрагмента структурного гена ДНК содержит следующую последовательность оснований:

А Г А Г Т Ц Г Г Ц А Т Г Ц А Ц А Т Т

Изобразите модель синтеза белка.

Задание 4. Фрагмент молекулы белка включает следующие аминокислоты: фенилаланин – лейцин – изолейцин – метионин – валин – валин – серин – пролин – аланин – пролин – лизин – гистидин. Определите фрагмент структурного гена, кодирующего данные аминокислоты.

Задание 5. В одной из цепочек молекулы ДНК нуклеотиды расположены в такой последовательности: ТАГАГТЦЦЦГАЦАЦГ. Какова последовательность нуклеотидов в другой цепочке этой же молекулы?

Задание 6. Пользуясь кодоном наследственности, определить, какие аминокислоты кодируются следующими триплетами: ГГТ ААГ ЦТТ ТЦГ АГТ.

Задание 7. Участок гена состоит из следующих нуклеотидов: ТТТ ТАЦ АЦА ГТГ ЦАГ. Расшифровать последовательность аминокислот в белковой молекуле, кодируемой указанным геном.

Задание 8. Один из фрагментов цепи бета-лактоглобулина (белок коровьего молока) имеет следующий аминокислотный состав: аланин – глутаминовая кислота – пролин – глутаминовая кислота – глутамин – серин – лейцин – валин – цистеин. Определить последовательность нуклеотидов в матричной и комплементарной ей нитях молекулы ДНК.

6 МОДЕЛИРОВАНИЕ ГЕННЫХ МУТАЦИЙ

Цель занятия. Изучить мутации в пределах одного гена: мутации типа вставки, выпадения, замена оснований и делеций в ДНК.

Генные мутации возникают при изменении структуры молекулы ДНК путем:

1) вставки нуклеотидов;

2) выпадения нуклеотидов;

3) замены одной или нескольких пар нуклеотидов на другие пары;

4) делеций или утраты части молекулы ДНК.

Все эти изменения ведут к изменению состава аминокислот в молекуле синтезируемой полипептидной цепи белка.

Пример 1. Последовательность оснований в информационной цепи ДНК следующая:

ДНК Г А Т Т Ц Г А Г Г Т Г А Г Ц Т

При мутации гена произошла вставка тимина между шестым и седьмым основаниями. Требуется изобразить первичную структуру участка белковой молекулы, контролируемый нормальным и мутантным геном.

Нормальный ген

ДНК	Г	А	Т	Т	Ц	Г	А	Г	Г	Т	Г	А	Г	Ц	Т
и-РНК	Ц	У	А	А	Г	Ц	У	Ц	Ц	А	Ц	У	Ц	Г	А
Белок	Лейцин –			Серин –			Серин –			Треонин –			Аргинин		

Мутантный ген – вставка тимина между шестым и седьмым основаниями:

↓

ДНК Г А Т Т Ц Г А Г Г Т Г А Г Ц Т

ДНК	Г	А	Т	Т	Ц	Г	**Т**	А	Г	Г	Т	Г	А	Г	Ц	Т
и-РНК	Ц	У	А	А	Г	Ц	А	У	Ц	Ц	А	Ц	У	Ц	Г	А
Белок	Лейцин –			Серин –			Изолейцин –			Гистидин –			Лейцин –			

Таким образом, в результате вставки тимина между шестым и седьмым основаниями произошли изменение аминокислотной последовательности.

Пример 2. Последовательность оснований в цепи ДНК следующая: ЦГГАЦГАААТГГЦЦТ. Произошло выпадение пятого основания. Изобразить первичную структуру фрагмента белка, контролируемого нормальным и мутантным генами.

Нормальный ген

ДНК	Ц	Г	Г	А	Ц	Г	А	А	А	Т	Г	Г	Ц	Ц	Т	А
и-РНК	Г	Ц	Ц	У	Г	Ц	У	У	У	А	Ц	Ц	Г	Г	А	У

Белок аланин цистеин фенилаланин треонин глицин

Мутантный ген – выпадение пятого основания:

ДНК	Ц	Г	Г	А	Г	А	А	А	Т	Г	Г	Ц	Ц	Т	А
и-РНК	У	А	У	Г	У	А	Г	Ц	У	Г	Г	Г	Г	А	У

Белок	тирозин	валин	аланин	глицин	аспарагиновая кислота

В результате выпадения пятого основания Ц произошло изменение аминокислотной последовательности.

Пример 3. Участок молекулы ДНК содержит следующую последовательность оснований: АТАГЦАТЦГАЦЦЦЦА. При мутации гена в четвертом нуклеотиде произошла замена Г на Ц. Как изменится состав полипептидной цепи белка? Изобразить первичную структуру участка белковой молекулы, контролируемой нормальным и мутантным генами.

Нормальный ген

ДНК	А	Т	А	Г	Ц	А	Т	Ц	Г	А	Ц	Ц	Ц	Ц	А
и-РНК	У	А	У	Ц	Г	У	А	Г	Ц	У	Г	Г	Г	Г	А

Белок тирозин аргинин серин триптофан глицин

Мутантный ген – замена в четвертом нуклеотиде произошла Г на Ц:

ДНК	А	Т	А	Ц	Ц	А	Т	Ц	Г	А	Ц	Ц	Ц	Ц	А
и-РНК	У	А	У	Г	Г	У	А	Г	Ц	У	Г	Г	Г	Г	А

Белок тирозин глицин серин триптофан глицин

В результате замены Г на Ц в четвертом положении произошло изменение второй аминокислоты аргинина на глицин.

Пример 4. Последовательность оснований в цепи ДНК следующая: ГТАТАЦГГГАТА. Произошла вставка триплета АГА между шестым и седьмым основаниями. Изобразить первичную структуру участка белка, контролируемого нормальным и мутантным генами.

Нормальный ген

ДНК	Г	Т	А	Т	А	Ц	Г	Г	Г	А	Т	А
и-РНК	Ц	А	У	А	У	Г	Ц	Ц	Ц	У	А	У
Белок	гистидин			метионин			пролин			тирозин		

Мутантный ген – вставка триплета АГА между шестым и седьмым основаниями:

ДНК	Г	Т	А	Т	А	Ц	А	Г	А	Г	Г	Г	А	Т	А
и-РНК	Ц	А	У	А	У	Г	У	Ц	У	Ц	Ц	Ц	У	А	У
Белок	гистидин			метионин			серин			пролин			тирозин		

В результате вставки триплета АГА между шестым и седьмым основаниями произошла вставка новой аминокислоты серин без изменения дальнейшей последовательности аминокислот.

Контрольные задания

Задание 1. Структурные гены ДНК содержат следующие нуклеотиды: ГЦАТГЦГТЦЦАГ. Произошла замена пятого нуклеотида Г на Т. Изобразите первичную структуру участка полипептидной цепи, контролируемой исходным и мутантным генами.

Задание 2. Информационный фрагмент структурного гена содержит следующую последовательность оснований: АТГАААЦЦЦАГТТЦГАТААТГЦЦГГЦТААТГЦ. Произошла замена основания в пятом нуклеотиде А на Ц и добавление нуклеотида с основанием Г после второго нуклеотида. Изобразите первичную структуру участка полипептидной цепи, контролируемого исходным и мутантным участками гена.

Задание 3. При мутации гена произошло выпадение 5-го и 7-го нуклеотидов на матричной цепи ДНК: АГАААГЦАТЦЦА. Составить модель транскрипции и трансляции при первоначальной последова-

тельности нуклеотидов ДНК и после выпадения. Как отразится на составе первичной структуры белков изменение последовательности в матричной цепи ДНК?

Задание 4. При мутации гена произошло выпадение 3-го и 5-го нуклеотидов на матричной цепи ДНК: АЦТТГАТЦЦТТ. Составить модель транскрипции и трансляции при первоначальной последовательности нуклеотидов ДНК и после выпадения.

Задание 5. Последовательность оснований в цепи ДНК следующая: ГТАТАЦГГГАТА. Произошло выпадение второго триплета. Изобразить первичную структуру участка белка, контролируемого нормальным и мутантным генами.

Задание 6. Последовательность оснований в информационной цепи ДНК следующая: АЦГЦГАЦЦЦАЦГЦТТ. Произошло выпадение третьего триплета. Требуется изобразить первичную структуру фрагмента участка белка, контролируемого данным фрагментом нормального и мутантного гена.

Задание 7. Информационная часть структурного гена содержит следующую последовательность оснований: ЦАГТАГЦАГЦАГЦАГЦАГАААГЦААЦТТ. Произошло добавление нуклеотида тимина (Т) после пятого нуклеотида и выпадение второго нуклеотида. Изобразите первичную структуру участка полипептидной цепи, контролируемого исходным и мутантным участками гена.

Задание 8. Последовательность оснований в информационной цепи ДНК следующая: АЦГЦГАЦЦЦАЦГЦТТ. Произошла вставка триплета ГГЦ между четвертым и пятым основаниями. Требуется изобразить первичную структуру фрагмента участка белка, контролируемого данным фрагментом нормального и мутантного гена.

7 ДРОЗОФИЛА КАК ОБЪЕКТ ГЕНЕТИКИ

Цель занятия. Изучить основные преимущества использования дрозофилы в исследованиях, биологию развития дрозофилы, согласно генетической карте хромосом ознакомиться с основными мутациями *Drosophila melanogaster*.

Впервые для экспериментальных исследований дрозофила была использована Т. Морганом. С тех пор она стала классическим объектом генетики.

Основные преимущества использования дрозофилы в исследованиях:

1. *Короткий срок развития.* Цикл развития дрозофилы от яйца до яйца, как правило, в пределах 10–12 дней; тем самым за сравнительно короткий срок можно получить несколько поколений. За месяц можно получить три поколения, за год – до 40;

2. *Высокая плодовитость.* Одна самка может отложить от 150–200 до 600–700 яиц. Известны случаи получения до 2000 яиц;

3. *Большое количество мутантных линий* (их более 170);

4. *Малое число хромосом.* У дрозофилы меланогастер четыре пары гомологов ($2n = 8$), что существенно облегчает локализацию генов;

5. *Малые размеры объекта,* тем самым практически снимает проблему содержания;

6. *Наличие гигантских хромосом* в некоторых тканях, что позволяет формировать зрительный образ наследственных структур – хромосом.

Биология развития дрозофилы. Плодовая или уксусная мушка дрозофила (Drosophila melanogaster с переводе с лат. Drosophila – любящая росу, влагу; melanogaster – с черным брюшком) принадлежит к семейству Drosophiladae, из отряда – Diptera.

Это очень маленькая мушка величиной примерно 3 мм с ярко-красными глазами и серым брюшком. Родиной считают Индо-Малазийскую область. В настоящее время населяет Северную и Южную Америку, Африку, Австралию, Японию, Южную Европу и Россию. Питается дрозофила ферментированными фруктами, овощами, древесным соком.

В лабораторных условиях дрозофилу содержат в термостатах при температуре $25 \pm 1\ ^0$С в пробирках с питательной средой. Главные ком-

поненты питательной среда – сахар и дрожжи. Также в рецептуру входят агар-агар, который придает среде желеобразную консистенцию, и манная крупа.

Цикл развития дрозофилы от яйца до яйца составляет, как правило, 10–12 дней. Продолжительность жизни взрослой мухи с момента выхода ее их куколки 3–4 недели (в специальных опытах мухи жили до 154 дней). Самка после оплодотворения откладывает яйца, через сутки вылупляются личинки, погружаются в питательную среду, где активно питаются и растут. Через 4–5 суток личинки выползают из питательной среды на стенки стаканчика, перестают двигаться и превращаются в куколку. Стадия куколки длится 4–5 суток и завершается выходом взрослой мухи – имаго. Из куколки вылетают девственные (виргильные) мухи. Они имеют прозрачное тело, почти непигментированное и нерасправленные крылья. Через 8–9 дней мухи становятся половозрелыми и способными к оплодотворению.

1 сут. 4–5 сут. 4–5 сут. 8–9 ч

Самка → яйцо → личинка → куколка → муха виргильная → половозрелая муха

Цикл развития дрозофилы

Для постановки опытов важно отобрать виргильных самок и в первые 8 ч пересадить в отдельный стакан. Все манипуляции с дрозофилой проводят после усыпления их эфиром. Важно уметь отличать мух по полу. Самки обычно крупнее самцов, брюшко округлое с заостренным концом (за счет яйцевода) и чередованием черных и белых полосок. Обычно у самки до пяти полосок, у самца – две черные полоски. Наиболее четкими отличительными признаками самца является наличие интенсивной черной окраски кончика брюшка. У самца брюшко цилиндрической формы (рисунок 16).

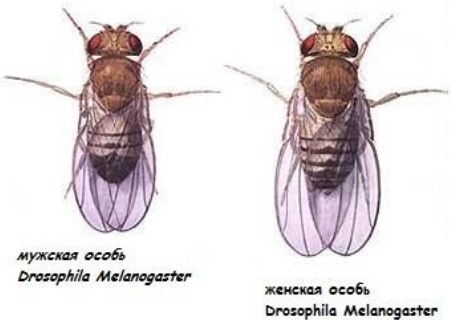


Рисунок 16 – Самка и самец дрозофилы

Дикий исходный тип (*Normal*) характеризуется желтовато-серой окраской тела, длинными крыльями и ярко-красными глазами. Перечисленные признаки являются доминантными. У мутантных линий каждому признаку дикой расы дрозофилы соответствует видоизмененный признак. Так, например, мухи линии Эбони имеют не желтовато-серое тело, а темное; мухи линии Уайт в противоположность дикой расе, имеющей ярко-красные глаза, имеют белые глаза.

Работают с дрозофилой после ее погружения в наркоз. В качестве наркотизатора используют толстостенные стаканчики или пробирки с плотной пробкой. Внутрь углубления в пробке помещают вату, которую перед наркотизацией мух смачивают серным эфиром для наркоза. Переброску мух из стаканчика (пробирки) для разведения в наркотизатор осуществляют совмещением отверстий обоих сосудов, которые зажимают одной рукой и постукиванием дна наркотизатора о ладонь другой руки перемещают мух в наркотизатор. При манипуляциях с мухами необходимо учитывать, что у них наблюдается положительный светотаксис и отрицательный геотаксис, т.е. в пробирке они движутся, как правило, к свету и вверх. Как только мухи в наркотизаторе перестают двигаться, их вытряхивают на лист бумаги и выполняют с ними необходимые операции. В случае гибели мух от наркоза наблюдается характерное растопыривание крыльев и вытягивание лапок. Невнимательные студенты пытаются скрещивать таких мух, но надо сказать, дело это безнадежное. Необходимо избегать контакта мух с ватой, которая смочена эфиром. Проснувшихся мух во время просмотра наркотизируют помещением ваты с эфиром на операционное поле, которое накрывают часовым стеклом или чашкой Петри. Рассматривают дрозофилу через лупу или под бинокуляром.

Пример 1. Согласно генетической карте хромосом *Drosophila melanogaster* найти мутацию глаз – ярко-красный цвет. Отметить: линию, фенотипические особенности, символ мутантного гена, локализация в хромосоме и локусе.

Согласно генетической карте хромосом *Drosophila melanogaster* находим мутацию глаз

– *bright, bri,* II, 54,3 ±. Ярко-красный цвет глаз (4).

– Линия *bright*

– Фенотипические особенности *Ярко-красный цвет глаз*

– Символ мутантного гена *bri*

– Локализация – *хромосом II*

– Локализация – *локус 54,3*

Контрольные задания

Задание 1. Отметить основные преимущества использования дрозофилы в генетических исследованиях.

Задание 2. Зарисовать в виде схемы цикл развития дрозофилы.

Задание 3. Законспектировать правила работы с дрозофилой.

Задание 4. Рассмотреть карту хромосом *Drosophila melanogaster* и ознакомиться с наиболее распространенными мутациями (приложение 1).

Из представленного списка (приложение 1) выбрать по пять мутаций тела, крыльев и глаз, выявить их характерные особенности и занести в таблицу 11.

Таблица 11 – Характеристика мутантных линий дрозофилы

Мутация, линия	Фенотипические особенности	Символ мутантного гена	Локализация	
			хромосома	локус

8 МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ

Цель занятия. Изучить закономерности наследования признаков при моногибридном скрещивании. Понять принцип первого и второго правил Менделя.

Генетическая символика. Для генетического анализа наследования тех или иных качественных признаков при половом размножении обычно ученые-генетики производят скрещивание двух особей разных полов. Скрещивание или спаривание обозначают в генетике знаком умножения – «×». В схеме скрещивания принято на первом месте ставить женский пол и обозначать ♀ – «зеркало Венеры», на втором месте – мужской, обозначаемый знаком ♂ – «щит и копье Марса». Родители, взятые для спаривания, обозначаются буквой P латинского алфавита (первая буква английского слова parents – родители. Потомство от спаривания двух особей с разной наследственностью называют гибридным и обозначают буквой F (первая буква латинских слов filia – дочь, filius – сын, filii – дети) с добавлением цифры, соответствующей порядковому номеру гибридного поколения. Так, первое поколение будет F_1; если гибридные особи спариваются между собой, то их дети будут обозначаться F_2, следующее поколение – F_3 и т.д.

Буквенная символика, предложенная Г. Менделем для обозначения качественных признаков, является алгебраической формой выражения законов наследования.

Термин «*ген*» впервые был введен в 1909 г. датским ученым В. Иоганнсеном. Он также ввел понятия «генотип» и «фенотип».

Ген – функционально неделимая единица наследственного материала, определяющая проявление отдельного элементарного признака или свойства организма.

Генотип – совокупность наследственных задатков (генов) организма.

Фенотип – совокупность всех признаков и свойств организма, определяемых генотипом, доступных наблюдению и анализу.

Анализ результатов скрещивания. В генетике при анализе результатов скрещивания постоянно существует необходимость в оценке степени соответствия фактических данных теоретически ожидаемым для решения вопроса о генетической детерминации признаков. Это достигается с помощью критерия χ^2.

Вычисляют критерий χ^2 по формуле

$$\chi^2 = \sum \left(P_i - P_i^{/}\right)^2 / P_i^{/} \qquad (2)$$

где P_i – фактически наблюдаемые частоты;

$P_i^{/}$ – теоретически наблюдаемые частоты.

При сопоставлении фактических результатов с теоретически ожидаемыми исходят из нулевой гипотезы (H_0), которая предполагает имеющиеся различия в сравниваемых результатах случайными. Принимая H_0, различия относят в разряд случайных; отвергая H_0 – ставят под сомнение гипотезу теоретически ожидаемых результатов. Вычисленные значения χ^2 сравнивают с табличными значениями (таблица 12).

Таблица 12 – Стандартные значения критерия χ^2

Число степеней свободы	Уровень значимости, %			Число степеней свободы	Уровень значимости, %		
	5,0	1,0	0,1		5,0	1,0	0,1
1	3,8	6,6	10,8	6	12,6	16,8	22,5
2	6,0	9,2	13,3	7	14,1	18,5	24,3
3	7,8	11,3	16,3	8	15,5	20,1	26,1
4	9,5	13,3	18,5	9	16,9	21,7	27,9
5	11,1	15,1	20,5	10	18,3	23,2	29,6

Число степеней свободы вычисляют по формуле:

$$v = n - 1 \qquad (3)$$

где n – количество фенотипических классов

Если вычисленное значение критерия χ^2 равно или меньше табличного на 5% уровне значимости, то H_0 принимается, тем самым утверждается случайный характер различий между полученными результатами и теоретически ожидаемыми.

Если вычисленное значение критерия χ^2 больше табличного, то H_0 отклоняется и ставится под сомнение, т.е. признается не случайный характер отклонений.

Для вхождения в таблицу необходимо установить число степеней свободы. При оценке расщеплений в гибридологическом анализе число степеней свободы равно числу фенотипических классов, минус единица.

Моногибридное скрещивание. *Моногибридным* называется скрещивание особей, различающихся по одной паре признаков.

У сельскохозяйственных животных встречаются *различные формы доминирования признаков*: полное доминирование, неполное доминирование или промежуточное наследование и кодоминирование.

Полное доминирование – это вид взаимодействия аллельных генов, при котором доминантный ген полностью подавляет работу рецессивного гена, в результате чего развивается доминантный признак.

Неполное доминирование – это тип взаимодействия аллелей, при котором доминантный ген не полностью подавляет действие рецессивного гена. В отличие от полного доминирования, где доминантный аллель полностью преобладает над рецессивным, при неполном доминировании происходит промежуточное наследование.

Кодоминирование – это тип взаимодействия аллелей, при котором оба аллеля в полной мере проявляют своё действие. В результате у гетерозигот проявляются оба родительских признака, а фенотип гибрида – не усредненный вариант двух родительских признаков, а новый, отличающийся от признаков обеих гомозигот.

Пример 1. При скрещивании нормальной мухи (*Normal*), имеющей округлые глаза с дрозофилой, имеющей лопастные глаза (*Lobe*) в первом поколении получили 96 мух с лопастными глазами. Во втором поколении получили 245 мух, из которых 185 были с лопастными глазами и 60 имели нормальные глаза.

Предложите схему наследования формы глаз у дрозофилы. Все предлагаемые схемы обработать критерием χ^2. Сделать статистический и содержательный вывод.

Выполним схему наследования формы глаз у мух для первого поколения:

	Normal		*Lobe*
P	♀ *aa*	×	♂ *AA*
типы гамет	*a*		*A*

	Lobe
F_1	*Aa*

Выполним схему наследования формы глаз у мух для второго поколения:

	Lobe		*Lobe*
P	♀ *Aa*	×	♂ *Aa*
типы гамет	0,5 *A*		0,5 *A*
	0,5 *a*		0,5 *a*

	Lobe	*Lobe*	*Normal*
F_1	0,25 *AA*	0,5 *Aa*	0,25 *aa*

Теоретически ожидаемой расщепление фенотипов в данном скрещивании равно 3 : 1.

Для вычисления χ^2 данные для расчета удобно внести в таблицу 13.

Таблица 13 – Вычисление критерия χ^2 по данным примера 13.

Фенотипические классы	Наблюдаемые данные (P_i)	Ожидаемые данные ($P_i{}'$)	$P_i - P_i{}'$	$(P_i - P_i{}')^2$	$((P_i - P_i{}')^2) / P_i{}'$
Lobe	185	183,8	+1,2	1,44	0,01
Normal	60	61,2	–1,2	1,44	0,02
Сумма	245	245	0	-	0,03

Из суммы чисел всех классов (245 – *Normal* и *Lobe*), составляющий объем выборки, вычисляем теоретически ожидаемые величины $P_i{}'$ для каждого фенотипического класса соответственно расщеплению 3 : 1.

Для определения числа мух *Lobe* необходимо общее число мух умножить на ожидаемую частоту, т.е. 245 × ¾ = 183,8.

Число мух *Normal* равно 245 × ¼ = 61,2.

Далее определяем отклонение полученных данных от теоретически ожидаемого для каждого класса ($P_i - P_i{}'$).

Каждое отклонение возводим в квадрат $(P_i - P_i{}')^2$ и делим на теоретически ожидаемое число для данного класса. Все суммируем и получаем величину χ^2.

Вычисленное значения критерия χ^2 (0,03) сравниваем с табличным значением. Число степеней свободы v равно числу фенотипических классов без единицы. В нашем примере – два фенотипических класса мух – *Normal* и *Lobe* – значит число степеней свободы равно 1 (2 – 1 = 1). По таблице 12 находим значение χ^2 , которое при $v = 1$ и 5 % уровне значимости равно 3,8. Но т.к. фактическая величина $\chi^2 = 0{,}03$ и меньше табличной 3,84, следовательно, наблюдаемые в опыте отклонения от теоретически ожидаемых результатов можно считать случайными. Нулевая гипотеза принимается, а схема наследования формы глаз у мух характерно для расщепления в соотношении 3 : 1 и признается справедливой.

Контрольные задания

Задание 1. При скрещивании дикой мухи, имеющей нормальные длинные крылья с дрозофилой, имеющей зачаточные крылья в первом поколении получили 256 мух, имеющих нормальные крылья. Во втором поколении получили 877 мух, из которых 628 были с длинными крыльями и 249 имели зачаточные крылья.

Предложите схему наследования формы крыльев у дрозофилы. Все предлагаемые схемы обработать критерием χ^2. Сделать статистический и содержательный вывод.

Задание 2. При скрещивании самок дрозофилы в коричневыми глазами с самцами, имеющими ярко-красные глаза, в первом поколении получено все потомство с ярко-красными глазами. Во втором поколении получено следующее расщепление по фенотипу: 455 – ярко-красные глаза и 101 – коричневые.

Предложите схему наследования формы крыльев у дрозофилы. Все предлагаемые схемы обработать критерием χ^2. Сделать статистический и содержательный вывод.

Задание 3. При скрещивании нормальной мухи имеющей серое тело, с дрозофилой, имеющей темное тело, в первом поколении получили 198 мух с серым цветом тела. Во втором поколении 474 мухи, из которых 330 имели серое тело и 144 имели темное тело.

Предложите схему наследования цвета тела у дрозофилы. Все предлагаемые схемы обработать критерием χ^2. Сделать статистический и содержательный вывод.

9 ДИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ

Цель занятия. Изучить закономерности наследования признаков при дигибридном скрещивании. Понять принцип третьего правила Менделя.

Дигибридным называется скрещивание двух организмов, различающихся по двум парам признаков.

Схемы дигибридных скрещиваний более сложны, при этом запись генотипов и фенотипов ведется с использованием решетки Пенетта.

Пример 1. При скрещивании самки, имеющей зачаточные крылья и черное тело с диким самцом, имеющим нормальные крылья и серое тело, в первом поколении получили 85 мух с зачаточными крыльями и черным телом. При спаривании мух F_1 между собой наблюдали следующее расщепление по фенотипу: 45 – имели зачаточные крылья и черное тело; 30 – зачаточные крылья и серое тело; 25 – нормальные крылья и черное тело; 20 – нормальные крылья и серое тело.

Предложите схему наследования формы крыльев и цвета тела у дрозофилы. Все предлагаемые схемы обработать критерием χ^2. Сделать статистический и содержательный вывод.

		Зач. Кр., ч. т.		Н. кр., с. Т.
	P:	♀ *AABB*	×	♂ *aabb*
Типы гамет	P:	*AB*		*ab*
			зач. Кр., ч. т.	
	F_1		*AaBb*	
		зач. кр., ч. т.		зач. кр., ч. т.
	F_1	♀ *AaBb*	×	♂ *AaBb*
Типы гамет	F_1	*AB Ab aB ab*		*AB Ab aB ab*

	♀ / ♂	***AB***	***Ab***	***aB***	***ab***
F_2	***AB***	зач. Кр., ч. т. ***AABB***	зач. Кр., ч. т. ***AABb***	зач. Кр., ч. т. ***AaBB***	зач. Кр., ч. т. ***AaBb***
	Ab	зач. Кр., ч. т. ***AABb***	зач. Кр., с. Т. ***AAbb***	зач. Кр., ч. т. ***AaBb***	зач. Кр., с. Т. ***Aabb***
	aB	зач. Кр., ч. т. ***AaBB***	зач. Кр., ч. т. ***AaBb***	н. кр., с. Т. ***aaBB***	н. кр., с. Т. ***aaBb***
	ab	зач. Кр., ч. т. ***AaBb***	зач. Кр., с. Т. ***Aabb***	н. кр., с. Т. ***aaBb***	н. кр., с. Т. ***Aabb***

Теоретически ожидаемой расщепление в потомстве должно соответствовать соотношению фенотипов 9 : 3 : 3 : 1, которое типично для дигибридного скрещивания.

Рассчитаем теоретически ожидаемое расщепление:

зачаточные крылья и черное тело – 120 × 9/16 = 67,5;

зачаточные крылья и серое тело – 120 × 3/16 = 22,5;

нормальные крылья и черное тело – 120 × 3/16 = 22,5;

нормальные крылья и серое тело – 120 × 1/16 = 7,5.

Для вычисления χ^2 данные для расчета удобно внести в таблицу 14.

Вычисленное значения критерия $\chi^2_{выч.} = 31{,}11 > \chi^2_{табл.} = 16{,}3$ при $\nu = 4 - 1 = 3$ и 0,1 % уровне значимости.

Следовательно, наблюдаемое расщепление по фенотипу потомков F_2 достоверно отклоняется от теоретически ожидаемых результатов при дигибридном скрещивании. Нулевая гипотеза не принимается, и признается не справедливой.

Таблица 14 – Вычисление критерия χ^2 по данным примера 14.

Фенотипические классы	Наблюдаемые данные (P_i)	Ожидаемые данные (P_i')	$P_i - P_i'$	$(P_i - P_i')^2$	$((P_i - P_i')^2) / P_i'$
Зачаточные крылья и черное тело	45	67,5	–22,5	506,25	7,50
Зачаточные крылья и серое тело	30	22,5	7,5	56,25	2,50
Нормальные крылья и черное тело	25	22,5	2,5	6,25	0,28
Нормальные крылья и серое тело	20	7,5	12,5	156,25	20,83
Сумма	120	120	0	-	31,11

Контрольные задания

Задание 1. При скрещивании дрозофилы с загнутыми крыльями и ярко-красными глазами глазами с мухами, имевшими прямые крылья и красные глаза, в первом поколении получили 389 прямокрылых красноглазых мух. Во втором поколении наблюдали следующее расщепление по фенотипу: 605 – прямокрылых красноглазых, 230 – прямокрылых с ярко-красными глазами, 217 – с загнутыми крыльями красноглазых, 68 – с загнутыми крыльями и ярко-красными глазами.

Предложите схему наследования формы крыльев и цвета глаз у дрозофилы. Все предлагаемые схемы обработать критерием χ^2. Сделать статистический и содержательный вывод.

Задание 2. При скрещивании самки с загнутыми крыльями и черным телом с диким самцом в первом поколении получили 339 мух с нормальными крыльями и серым телом. Во втором поколении наблю-

дали следующее расщепление по фенотипу: 816 – с нормальными крыльями и серым телом, 255 – нормальные крылья и черное тело, 237 – с загнутыми крыльями и серым телом, 84 – с загнутыми крыльями и черным телом.

Предложите схему наследования формы крыльев и цвета тела у дрозофилы. Все предлагаемые схемы обработать критерием χ^2. Сделать статистический и содержательный вывод.

Задание 3. При скрещивании мух с зачаточными крыльями (vestigial) и черным телом (black) с дикой дрозофилой, имеющей нормальные крылья и желтовато-серую окраску тела в первом поколении получили 126 мух с нормальными крыльями и желтовато-серым телом. Во втором поколении наблюдали следующее расщепление по фенотипу: 240 – с нормальными крыльями и желтовато-серым телом, 48 – нормальные крылья и черное тело, 84 – с загнутыми крыльями и желтовато-серым телом, 36 – с загнутыми крыльями и черным телом.

Предложите схему наследования формы крыльев и цвета тела у дрозофилы. Все предлагаемые схемы обработать критерием χ^2. Сделать статистический и содержательный вывод.

10 СЦЕПЛЕНОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ И КРОССИНГОВЕР

Цель занятия. Изучить особенности сцепленного наследования признаков и кроссинговера.

Наследование признаков при полном сцеплении. *Полное сцепление генов* – вид сцепленного наследования, при котором гены, расположенные в одной хромосоме, наследуются вместе.

Пример 1. У плодовой мушки *Drosophila melanogacter* серая окраска тела доминирует над черной, длиннокрылость – над зачаточными крыльями (рисунок 17). Ген серой окраски тела – *B*, аллельный ему ген черной окраски тела – *b*; ген длиннокрылости – *V*, ген зачаточных крыльев – *v*. Обе пары этих генов находятся во второй паре хромосом. Родительские формы по обеим парам признаков были гомозиготны: самка по доминантному признаку серого тела (*BB*) и доминантному признаку длиннокрылости (*VV*), самец по рецессивному признаку черной окраски (*bb*) и рецессивному признаку зачаточных крыльев (*vv*). Гаметы родителей при редукционном делении получают от материнской формы хромосому с генами *B* и *V*, от отцовской – с генами *b* и *v*. Потомство F_1 имело серое тело и длинные крылья и было дигетерозиготно (*bV/Bv*).

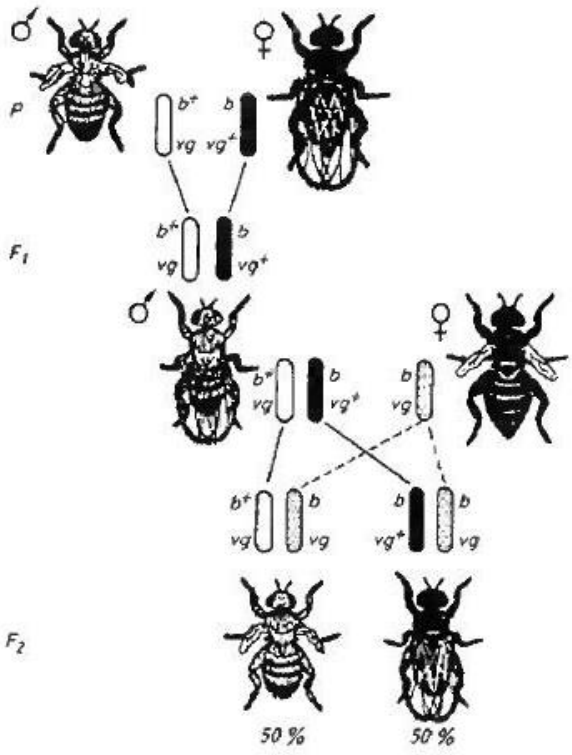


Рисунок 17 – Наследование признаков окраски тела и длины крыльев у дрозофилы при полном сцеплении

Далее было проведено анализирующее скрещивание. Из F_1 самцов скрестили с черными зачаточнокрылыми самками, в результате которого при независимом комбинировании признаков должно было получиться потомство четырех фенотипов в разных соотношениях: серые длиннокрылые, серые с зачаточными крыльями, черные длиннокрылые, черные с зачаточными крыльями. Однако, были получены потомки только двух фенотипов: черные короткокрылые и серые длиннокрылые (как родительские формы).

Так как у гетерозиготного самца в одной и той же хромосоме из гомологичной пары расположены гены черной окраски и коротких крыльев, а в другой – гены серой окраски и длинокрылости, то наблюдалось полное сцепление признаков.

При мейозе образуется два сорта гамет: в одной хромосоме расположены гены *B* и *V*, в другой – гены *b* и *v*. При оплодотворении образуется потомство только двух типов. При полном сцеплении генов гены всегда передаются вместе, так как они расположены в одной хромосоме.

Наследование признаков при не полном сцеплении. В одном из экспериментов Морган скрещивал черных длиннокрылых самок с серыми зачаточнокрылымы самцами. В F_1 получено серое длиннокрылое потомство.

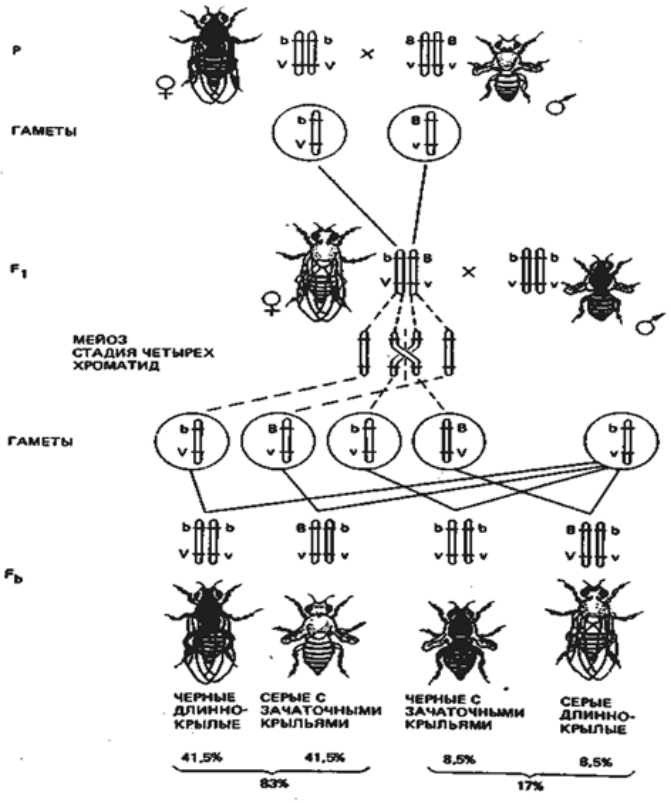


Рисунок 18 – Наследование признаков окраски тела и длины крыльев у дрозофилы при неполном сцеплении

Потом было проведено анализирующее скрещивание, однако из первого поколения были взяты не самцы, а самки, которых скрестили с черными зачаточнокрылыми самцами (дирецессивными самцами). При таком скрещивании получено потомство четырех типов: серые с зачаточными крыльями – 41,5 %; черные с зачаточными крыльями – 8,5 %; серые длиннокрылые – 8,5 % (рисунок 18).

Таким образом, вместо ожидаемых двух фенотипов, аналогичных родителям, получено два новых сочетания признаков, но с гораздо меньшей частотой. Это значит, что сцепление было не полным. Причиной неполного сцепления является кроссинговер.

Кроссинговер (перекрест) – это обмен между гомологичными участками несестринских хроматид в биваленте в профазу I мейоза (пахинема). Кроссинговер может быть двойной и множественный. Чем дальше друг от друга расположены гены в хромосоме, тем выше вероятность перекреста между ними и тем больше процент гамет с перекомбинированными генами (кроссоверов).

В генетике принято определять расстояние между генами в процентах гамет, при образовании которых в результате кроссинговера произошла перекомбинация генов в гомологических хромосомах, т.е. в процентах кроссинговера.

Величину перекреста вычисляют в процентах кроссоверных особей к общему их числу в данном скрещивании. За единицу измерения перекреста принята его величина, равная одному проценту, ее называют *морганидой*. Показатель силы сцепления между генами колеблется от 0 до 50 %. Если он равен 50 %, то это – типичный случай независимого комбинирования генов и образования всех возможных гамет в одинаковом числе.

Локализация генов в одной или разных хромосомах определяет возможность образования того или иного числа типов гамет. Так, у дигетерозигот с локализацией генов в разных хромосомах, т.е. со свободным комбинированием, может образовываться с одинаковой частотой вероятности четыре возможных типа гамет, а при полном сцеплении – только два родительских типа, и при неполном сцеплении – четыре возможных типа, но доля некроссоверных гамет всегда больше 50 %, а доля кроссоверных – всегда меньше 50 %.

Например:

При свободном комбинировании	$\frac{A}{a}\,\frac{B}{в}$	$\underline{A}\,\underline{B}$	$\underline{A}\,\underline{в}$	$\underline{a}\,\underline{B}$	$\underline{a}\,\underline{в}$
		¼ (25 %)	¼ (25 %)	¼ (25 %)	¼ (25 %)
При полном сцеплении	$\frac{AB}{ав}$	$\underline{AB}$	–	–	$\underline{ав}$
		50 %			50 %
При неполном сцеплении	$\frac{AB}{ав}$	$\underline{AB}$	$\underline{Ав}$	$\underline{aB}$	$ав$
		> 25 %	< 25 %	< 25 %	> 25 %

Генетические карты хромосом. Линейное расположение генов в группах сцепления является одним из аргументов хромосомной теории наследственности. Хромосомы – линейные структуры. В настоящее время карты групп сцепления построены для многих генетических объектов: насекомых (нескольких видов дрозофилы, комнатная муха, комар, шелкопряд, таракан и др.), млекопитающих (человек, мышь, крыса, кролик), птиц (курица), растений, микроорганизмов, вирусов и бактериофагов.

Картой хромосом называется план расположения генов в хромосоме или схематическое изображение относительного положения генов, находящихся в одной группе сцепления.

На рисунке 19 представлена карта групп сцепления дрозофилы.

Для построения карты хромосом изучают потомство, полученное в результате анализирующего скрещивания гибридов первого поколения, в котором участвует не менее трех пар генов, расположенных в одной хромосоме.

При составлении генетических карт в первую очередь определяют группы сцепления. Их принято обозначать римскими цифрами – I, II, III и т.д. Затем в каждой группе сцепления последовательно записывают местоположение гена, указывая его расстояние от точки хромосомы, условно принятой за нулевую. Для определения местонахождения гена в группе сцепления проводят систему скрещиваний специально подобранных родительских особей с альтернативными признаками, гены которых находятся в одной группе сцепления. Гибриды F_1 скрещивают с линией-анализатором, имеющей данные гены в рецессивном состоянии, что позволяет выявить в F_a кроссоверные гибридные особи. При анализе гибридов F_a особое внимание обращают на количественное соотношение кроссоверных и некроссоверных особей.

Как правило, наибольшая часть гибридов F_a представляет некроссоверные особи. Количество кроссоверных особей зависит от расстояния между изучаемыми генами в хромосоме: чем больше расстояние между генами, тем больше кроссоверных особей в гибридной популяции F_a.

Рисунок 19 – Генетические карты четырех хромосом дрозофилы. Слева X-хромосома, затем вторая, третья и четвертая хромосомы. Расстояние – в проц. Кроссинговера

Количество появления новых форм зависит от частоты перекреста, которая определяется по формуле:

Частота перекреста = (Число кроссоверных форм / Общее число потомков) × 100 %.

Пример 2. При скрещивании самки с загнутыми крыльями и черным телом с диким самцом в первом поколении получили всего 800 потомков, а новых кроссоверных форм 160, отсюда частота перекреста будет равна 20 %.

На основании частоты перекреста можно судить о расстояниях между генами. За единицу измерения перекреста принята его величина, равная 1 %, называемая морганидой. Расстояние между изучаемыми генами влияет на частоту перекреста: чем дальше расположены гены друг от друга, тем чаще происходит перекрест, и наоборот.

Контрольные задания

Задание 1. У дрозофилы ген *ct*, определяющий наличие вырезки на крыльях, и ген c*v* – отсутствие поперечной жилки на крыле, локализованы в одной хромосоме. Ген *Ct* (нормальные крылья) доминантен по отношению к гену *ct*, а ген *Cv* (наличие поперечной жилки на крыле) доминантен по отношению к гену c*v*. Скрещивали гомозиготных мух, имеющих вырезные крылья и поперечную жилку на крыле, с мухами, имеющими нормальные крылья без поперечной жилки. В F_1 получили 122 гибрида. Их скрестили с мухами, у которых оба признака были в рецессивном состоянии. В F_a получили 156 мух. Сколько мух F_1 имели оба признака в доминантном состоянии? Сколько разных генотипов и фенотипов имели мухи F_a? Сколько мух F_a имели вырезные крылья и поперечную жилку?

Задание 2. У дрозофилы во II хромосоме локализованы гены *cl* – темно-каштановые глаза и *cui* – загнутые кверху крылья. Эти гены рецессивны по отношению к доминантным генам *Cl* – красные глаза и *Cui* – нормальные крылья. Скрещивали мух, имеющих оба признака в рецессивном состоянии, с мухами, имеющими доминантные признаки. В F_1 получено 160, в F_2 – 340 мух. Сколько мух F_1 могли иметь все признаки в доминантном состоянии? Сколько мух F_2 были гетерозиготными по обоим генам? Сколько разных фенотипов могло быть в F_2?

Задание 3. У дрозофилы во II хромосоме локализованы гены формы крыла и наличия пятна у основания крыла. Ген *A* контролирует прямые крылья, рецессивный ген *a* – аркообразные крылья, ген *Sp* – отсутствие пятна, рецессивный ген *sp* – наличие пятна у основания крыла. При скрещивании мух с аркообразными крыльями без пятна у

основания с мухами, имеющими прямые крылья и пятно у основания крыла, получили 124 мухи F_1. От скрещивания их с мухами, имеющими оба признака в рецессивном состоянии, получили 1000 мух, из которых 41 была с обоими признаками в рецессивном состоянии. Сколько мух F_a имели оба признака в доминантном состоянии (%)?Сколько мух F_a имели оба доминантных признака (%)?Какое расстояние в морганидах между генами *sp* и *a*?

Задание 4. У дрозофилы во II хромосоме локализованы гены, обуславливающие длину крыльев и ног. Доминантный ген dp^+ обуславливает развитие нормальных крыльев, аллель dp^- – коротких, доминантный ген d^+– нормальную длину ног, d^-– короткие ноги. Скрещивали мух, имеющих короткие крылья и нормальные ноги, с мухами, имеющими нормальные крылья и короткие ноги. В F_1 получили 148 мух. От скрещивания их с мухами, имеющими оба признака в рецессивном состоянии, получили 840 мух, из кототых 27 имели оба доминантных признака. Сколько мух F_a могли иметь оба рецессивных признака? Сколько мух могли быть некроссоверными (%)?Какое расстояние в морганидах между генами dp^+ и d^+?

Задание 5. У дрозофилы в I группе сцепления находится ген *s*, определяющий маленькие глаза. В этой же хромосоме локализован ген *c*, вызывающий укороченные крылья. От скрещивания мух с нормальными глазами и нормальными крыльями с мухами, имевшими маленькие глаза и укороченные крылья, в F_1 получили 1000 мух, а в результате анализирующего скрещивания – 2946, из которых 884 кроссоверных. Сколько мух F_a могли иметь маленькие глаза и укороченные крылья? Сколько мух F_a могли иметь нормальные глаза и укороченные крылья? Какое расстояние между генами *S* и *C*?

Задание 6. При скрещивании мух с зачаточными крыльями и черным телом с дикой дрозофилой, имеющей нормальные крылья и желтовато-серую окраску тела в первом поколении получили 136 мух, из которых 25 новых кроссоверных форм. Какова будет частота перекреста?

Задание 7. При скрещивании мух с зачаточными крыльями и черным телом с дикой дрозофилой, имеющей нормальные крылья и желтовато-серую окраску тела в первом поколении получили 136 мух, из которых 25 новых кроссоверных форм. Какова будет частота перекреста?

11 НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ, СЦЕПЛЕННЫХ С ПОЛОМ

Цель занятия. Ознакомится с хромосомным типом определения пола и с особенностями наследования признаков, сцепленных с полом.

У всех двуполых организмов имеется два типа хромосом. Первый тип – аутосомы (не половые хромосомы). Они одинаковы у организмов женского и мужского пола. Второй тип – половые хромосомы, по ним имеются различия у организмов по полу: у женских особей имеются две одинаковые хромосомы – *XX*, у мужских две разные – *XY*. Такой тип пола называется гомогаметным. Он характерен для большинства млекопитающих, некоторых рыб, некоторых насекомых.

Пол, содержащий в кариотипе разные половые хромосомы (*XY*), называют гетерогаметным: самки имеют две разные хромосомы – *XY*, самцы две одинаковые хромосомы – *XX*. В отличие от гомогаметного пола хромосомы гетерогаметного пола могут иметь другое обозначение: самки – *ZW*, самцы – *ZZ*. Гетерогаметный пол характерен для чешуекрылых насекомых**,** пресмыкающихся и птиц**.**

Половые хромосомы различаются по своим размерам. Обе хромосомы богаты гетерохроматином, особенно *Y*-хромосома, в которой эухроматиновые участки представлены слабо. Репликация половых хромосом происходит не одновременно с аутосомами, чаще запаздывает. В мейозе половые хромосомы сильно спирализованы. Половые хромосомы различаются и генетически, так как содержат разное число генов. У большинства организмов в *X*-хромосоме находится много генов, в *Y*-хромосоме локализованы единичные гены.

Признаки, детерминируемые генами, локализованными в половых хромосомах, называют *сцепленными с полом*. Этот тип наследования был обнаружен Т.Г. Морганом, который установил наличие связи определенных генов с половыми хромосомами у дрозофилы.

Примером сцепленной с полом наследственности у организмов с *XY*-типом половых хромосом может быть наследование гена, расположенного в *X*-хромосоме *D. Melanogacter* и определяющего окраску глаз (доминантный ген *A* определяет красную окраску глаз, а его рецессивный аллеломорф *a* – белую).

Если самку дрозофилы с белыми глазами и генотипов *aa* скрестить с самцом, имеющим красные глаза и генотип *A* (так как ген *a* имеется только в хромосоме *X*, но отсутствует в хромосоме *Y*), то в F_1

все самцы будут иметь белые глаза (*X*-хромосому они получают от матери, у которой в *X*-хромосоме имеется ген *a*), а все самки – красные глаза, так как одну из своих *X*-хромосом они должны получить от отца – единственную *X*-хромосому, которая имеет доминантный ген *A*. В F_2 половина самок имеет белые глаза, а другая половина – красные; так же и среди самцов, что соответствует распределению в F_2 «отцовских» и «материнских» *X*-хромосом исходных особей (рисунок 20).

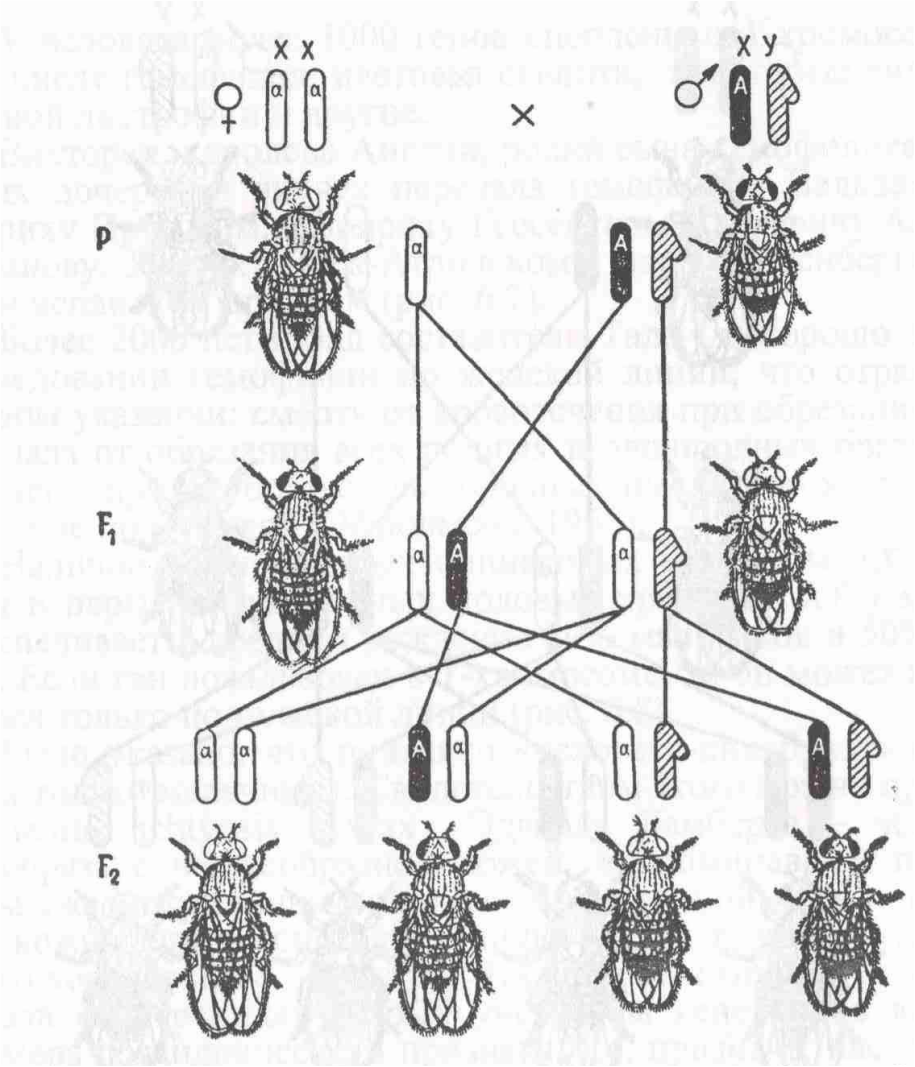


Рисунок 20 – Схема скрещивания красноглазого самца с белоглазой самкой

Таким образом, доминантный ген *A*, расположенный в *X*-хромосоме самца, передается от отца к дочерям и от них внукам и внучкам.

Иначе обстоит дело в тех скрещиваниях, где мать и гомозиготна по гену *A*, и имеет красные глаза, а отец обладает геном *a* и имеет белые глаза (рисунок 21).

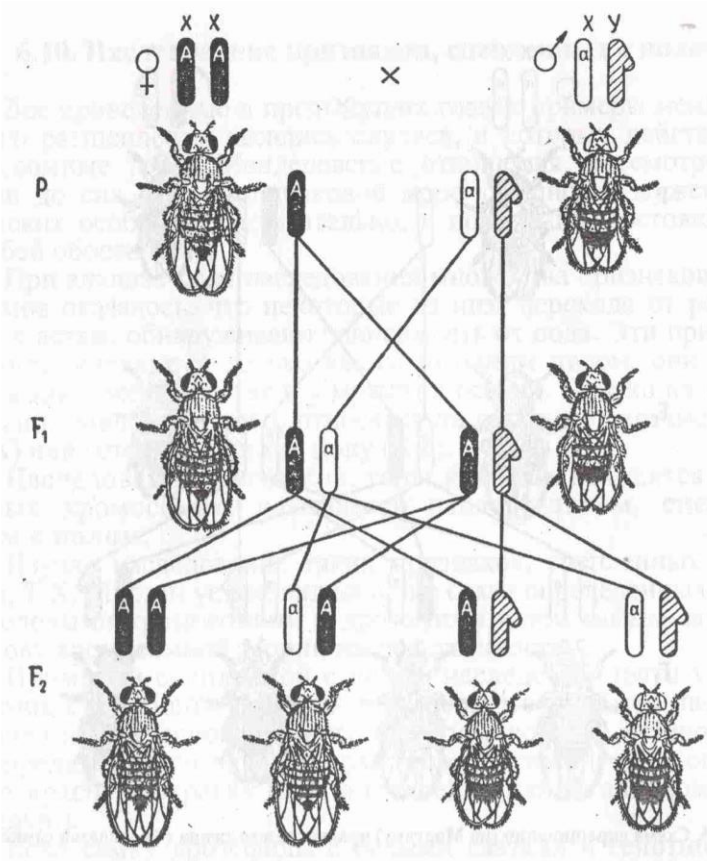


Рисунок 21 – Схема скрещивания белоглазого самца с красноглазой самкой

В этих случаях все гибриды F_1, как самцы, так и самки, имеют красные глаза, но самки гетерозиготны и являются носительницами рецессивного гена *a*. В F_2 половина самцов имеет белые глаза, а половина самок – носительницы гена *a*. Таким образом, рецессивный ген, расположенный в *X*-хромосоме самца (в данном случае ген *a*), передается от отца через дочерей-носительниц к внукам.

Пример 1. При скрещивании белоглазых самок дрозофил с красноглазыми самцами в первом поколении получили 56 красноглазых самок и 50 белоглазых самцов. Во втором поколении получено следующее потомство: 64 красноглазых и 60 белоглазых самок, 65 красноглазых и 63 белоглазых самца.

Далее проведено реципрокное скрещивание: при скрещивании красноглазых самок дрозофил с белоглазыми самцами в первом поколении получили 70 красноглазых самок и 80 красноглазых самцов; во втором поколении 200 красноглазых мух, 70 из них были самцами и 76 белоглазых самцов.

Требуется предложить генетическую трактовку полученных результатов.

Составим схему скрещивания для первой половины данного примера:

	белые глаза		красные глаза
P	♀X^a X^a	×	♂ X^A Y
типы гамет	X^a		0,5 X^A 0,5 Y
	красные глаза		белые глаза
F_1	X^A X^a	×	X^a Y
типы гамет	*0,5* X^A *0,5* X^a		*0,5* X^a *0,5* Y

	красные глаза	белые глаза	красные глаза	белые глаза
F_2	0,25♀ X^A X^a	0,25♀ X^a X^a	0,25♂ X^A Y	0,25♂ X^a Y

Проверим соответствие полученных данных с теоретическим ожидаемым расщеплением по фенотипу в первом и втором поколениях 1 : 1 (таблица 15, 16)

Таблица 15 – Расчет критерия χ^2 для расщепления в первом поколении

Фенотипические классы	Наблюдаемые данные (P_i)	Ожидаемые данные ($P_i{}'$)	$P_i - P_i{}'$	$(P_i - P_i{}')^2$	$((P_i - P_i{}')^2) / P_i{}'$
Красноглазые самки	56	53	3	9	0,17
Белоглазые самцы	50	53	–3	9	0,17
Сумма	106	106	0	-	0,34

Вычисленное значения критерия $\chi^2_{выч.} = 0{,}34 < \chi^2_{табл.} = 3{,}8$ при $v = 2 - 1 = 1$ и 5 % уровне значимости. Следовательно, наблюдаемые данные в первом поколении соответствуют теоретически ожидаемым.

Таблица 16 – Расчет критерия χ^2 для расщепления во втором поколении

Фенотипические классы	Наблюдаемые данные (P_i)	Ожидаемые данные (P_i')	$P_i - P_i'$	$(P_i - P_i')^2$	$((P_i - P_i')^2) / P_i'$
Красноглазые самки	64	63	1	1	0,02
Белоглазые самки	60	63	–3	9	0,14
Красноглазые самцы	65	63	2	4	0,06
Белоглазые самцы	63	63	0	0	0,00
Сумма	252	252	0	-	0,22

Вычисленное значения критерия $\chi^2_{выч.} = 0,22 < \chi^2_{табл.} = 7,8$ при $v = 4 - 1 = 3$ и 5 % уровне значимости. Следовательно, наблюдаемые данные во втором поколении соответствуют теоретически ожидаемым.

Составим схему скрещивания для второй половины данного примера: реципрокное скрещивание

	красные глаза		белые глаза
P	♀$X^A X^A$	×	♂ $X^a Y$
типы гамет	X^A		0,5 X^a 0,5 Y
	красные глаза		белые глаза
F_1	$X^A X^a$	×	$X^A Y$
типы гамет	*0,5* X^A *0,5* X^a		*0,5* X^A *0,5* Y

	красные глаза	красные глаза	красные глаза	белые глаза
F_2	0,25♀ $X^A X^A$	0,25♀ $X^A X^a$	0,25♂ $X^A Y$	0,25♂ $X^a Y$

Проверим соответствие полученных данных с теоретическим ожидаемым расщеплением по фенотипу втором поколении.

Таблица 17 – Расчет критерия χ^2 для расщепления во втором поколении

Фенотипические классы	Наблюдаемые данные (P_i)	Ожидаемые данные ($P_i^{/}$)	$P_i - P_i^{/}$	$(P_i - P_i^{/})^2$	$((P_i - P_i^{/})^2) / P_i^{/}$
Красноглазые самки	130	138	-8	64	0,46
Красноглазые самцы	70	69	1	1	0,01
Белоглазые самцы	76	69	7	49	0,71
Сумма	276	276	0	-	1,18

Вычисленное значения критерия $\chi^2_{выч.} = 1{,}18 < \chi^2_{табл.} = 6{,}0$ при $v = 3 - 1 = 2$ и 5 % уровне значимости. Следовательно, наблюдаемые данные во втором поколении соответствуют теоретически ожидаемым.

Таким образом, по результатам решения данного примера можно сделать завершающий вывод, что ген, определяющий окраску глаз у дрозофилы, локализуется в *X*-хромосоме.

Контрольные задания

Задание 1. При скрещивании желтотелых самок дрозофилы с серотелыми самцами в первом поколении получили 115 серотелых самок и 124 желтотелых самца. Во втором поколении наблюдали следующее расщепление: 211 серотелых 195 желтотелых самок, 202 серотелых и 215 желтотелых самца. Определите соответствие фактического расщепления по полу теоретически ожидаемому.

Задание 2. При скрещивании нормальных самок дрозофилы с самцами, имеющими полосковидные глаза, в первом поколении получили 250 самок с полосковидными глазами и 310 нормальных самцов.

Во втором поколении наблюдали следующее расщепление: 410 нормальных и 325 с полосковидными глазами самок, 325 нормальным и 346 с полосковидными глазами самцов.

Предложите схему наследования формы глаз у дрозофилы. Все предлагаемые схемы обработать критерием χ^2. Сделать статистический и содержательный вывод.

Задание 3. При скрещивании самок, имеющих зазубренные крылья с самцами, имеющих нормальные крылья, получили 194 нормальных и 216 с зазубренными крыльями самок, 206 нормальных и 232 с зазубренными крыльями самцов.

Предложите схему наследования формы крыльев у дрозофилы. Все предлагаемые схемы обработать критерием χ^2. Сделать статистический и содержательный вывод.

Задание 4. При скрещивании нормальных самок дрозофилы с самцами, имеющих обрезанный край крыла в первом поколении получили 62 самки и 66 самца с нормальными крыльями. Во втором поколении получили следующее расщепление: 108 нормальных самок, 58 нормальных и 47 с обрезанными крыльями самцов.

Предложите схему наследования формы крыльев и цвета тела у дрозофилы. Все предлагаемые схемы обработать критерием χ^2. Сделать статистический и содержательный вывод.

Задание 5. При скрещивании нормальных самок дрозофилы с самцами, имеющими грубые глаза в первом поколении получили 162 нормальные самки и 146 нормальных самцов. Во втором поколении наблюдали следующее расщепление: 268 нормальных самок, 136 нормальных самцов и 140 с грубыми глазами самцов.

Предложите схему наследования формы крыльев и цвета тела у дрозофилы. Все предлагаемые схемы обработать критерием χ^2. Сделать статистический и содержательный вывод.

12 ИММУНОЛОГИЧЕСКИЕ МАРКЕРЫ

Цель занятия. Ознакомится с одним из методов молекулярно-генетической оценки животных – иммунологические маркеры.

В качестве *иммунологических маркеров* используют эритроцитарные антигенные детерминанты.

Для этого взвесь эритроцитов анализируемого животного смешивают последовательно с сыворотками крови, содержащими один вид антител (специфические иммунные сыворотки). Если происходит слипание или гемолиз эритроцитов, делают вывод о наличии эритроцитарного антигена к данному антителу. Реакцию записывают со знаком «+». В противоположном случае, при отсутствии слипания или гемолиза эритроцитов, делают вывод об отсутствии антигена к данному антителу. Реакцию обозначают знаком «–».

Пример 1. Свиноматка была осеменена спермой двух хряков. Результаты иммунологического исследования родителей и потомков приведены в таблице 18. Необходимо определить антигены, пригодные для установления отцовства, и определить отцов для указанных поросят.

Диагностирующей является такая ситуация, когда антиген отсутствует у матери (–), присутствует у одного из предполагаемых отцов и потомка (+). Антигены *A* и *Ea* не пригодны для диагноза по той причине, что они есть у матери. Антигены *Ed*, *Ee* не пригодны для диагноза, т.к. они есть у обоих отцов. Остальные антигены *Eb*, *Ef*, *Fa*, *Gb*, *La* могут быть использованы для установления отцовства.

Учитывая наличие указанных антигенов у хряков и поросят можно определить, что:

хряк 320 является отцом поросят 137, 139, 141,143;

хряк 316 является отцом поросят 135, 136, 138, 142, 144.

Установить отцовство по имеющимся антигенам для поросенка 140 не представляется возможным, т.к. ни по одному пригодному для установления отцовства антигену у этого поросенка нет антигена (все минусы).

Таблица 18 – Результаты постановки реакции взвеси эритроцитов с моноспецифическими сыворотками

Животное и его номер	Реакция антиген-антитело								
	Антиген								
	A	*Ea*	*Eb*	*Ed*	*Ee*	*Ef*	*Fa*	*Gb*	*La*
Матка 460	+	+	–	–	–	–	–	–	–
Хряк 320	–	+	+	+	+	–	+	–	+
Хряк 316	+	–	–	+	+	+	–	+	–
Поросенок									
135	+	–	–	+	+	–	–	+	–
136	+	–	–	+	+	+	–	–	–
137	–	–	+	+	+	–	+	–	+
138	+	+	–	+	+	+	–	+	–
139	–	+	+	+	+	–	+	–	–
140	–	+	–	–	+	–	–	–	–
141	–	–	+	+	+	–	+	–	–
142	–	+	–	+	–	+	–	+	–
143	+	+	+	–	–	–	+	–	+
144	–	+	–	–	–	+	–	+	–

С учетом собственного антигенного профиля, а также наличия-отсутствия тех или иных антигенов у родителей генотипы поросят и их родителей могут быть записаны следующим образом:

Поросенок

135 $A^+/?$ Ea^-/Ea^- Eb^-/Eb^- Ed^+/Ed^- Ee^+/Ee^- Ef^-/Ef^- Fa^-/Fa^- Gb^+/Gb^- La^-/La^-

136 $A^+/?$ Ea^-/Ea^- Eb^-/Eb^- Ed^+/Ed^- Ee^+/Ee^- Ef^+/Ef^- Fa^-/Fa^- Gb^-/Gb^- La^-/La^-

137 A^-/A^- Ea^-/Ea^- Eb^+/Eb^- Ed^+/Ed^- Ee^+/Ee^- Ef^-/Ef^- Fa^+/Fa^- Gb^-/Gb^- La^+/La^-

138 $A^+/?$ Ea^+/Ea^- Eb^-/Eb^- Ed^+/Ed^- Ee^+/Ee^- Ef^+/Ef^- Fa^-/Fa^- Gb^+/Gb^- La^-/La^-

139 A^-/A^- $Ea^+/?$ Eb^+/Eb^- Ed^+/Ed^- Ee^+/Ee^- Ef^-/Ef^- Fa^+/Fa^- Gb^-/Gb^- La^-/La^-

140 A^-/A^- $Ea^+/?$ Eb^-/Eb^- Ed^-/Ed^- $Ee^+/?$ Ef^-/Ef^- Fa^-/Fa^- Gb^-/Gb^- La^-/La^-

141 A^-/A^- Ea^-/Ea^- Eb^+/Eb^- Ed^+/Ed^- Ee^+/Ee^- Ef^-/Ef^- Fa^+/Fa^- Gb^-/Gb^- La^-/La^-

142 A^-/A^- Ea^+/Ea^- Eb^-/Eb^- Ed^+/Ed^- Ee^-/Ee^- Ef^+/Ef^- Fa^-/Fa^- Gb^+/Gb^- La^-/La^-

143 A^+/A^- $Ea^+/?$ Eb^+/Eb^- Ed^-/Ed^- Ee^-/Ee^- Ef^-/Ef^- Fa^+/Fa^- Gb^-/Gb^- La^+/La^-

144 A^-/A^- Ea^+/Ea^- Eb^-/Eb^- Ed^-/Ed^- Ee^-/Ee^- Ef^+/Ef^- Fa^-/Fa^- Gb^+/Gb^- La^-/La^-

Матка 460 A^+/A^- Ea^+/Ea^- Eb^-/Eb^- Ed^-/Ed^- Ee^-/Ee^- Ef^-/Ef^- Fa^-/Fa^- Gb^-/Gb^- La^-/La^-

Хряк 320 A^-/A^- Ea^+/Ea^- $Eb^+/?$ Ed^+/Ed^- Ee^+/Ee^- Ef^-/Ef^- $Fa^+/?$ Gb^-/Gb^- La^+/La^-

Хряк 316 A^+/A^- Ea^-/Ea^- Eb^-/Eb^- Ed^+/Ed^- Ee^+/Ee^- Ef^+/Ef^- Fa^-/Fa^- Gb^+/Gb^- La^-/La^-

Вопросы после вертикальной черты в генотипах животных означают, что нет достаточных оснований записать тот или иной аллель. Такая ситуация может наблюдаться только по тем локусам, где есть антиген. По локусам, где не выявляется антиген, животные гомозиготны. Таким образом, наблюдается доминирование наличия антигена над его отсутствием. Так, например, поросята 135, 136, 138 имеют антиген *A*, следовательно в их генотипе должен присутствовать по крайней мере один аллель A^+. Несмотря на то, что удалось установить отцовство хряка 316 по отношению к данным поросятам и его генотип по данному локусу (A^+/A^-), у нас нет достаточных оснований заменить вопрос у данных поросят по второму аллелю локуса *A* на тот или иной символ. Эти поросята могли с равным успехом получить от кого-нибудь из родителей как A^-, так и A^+ аллель.

Генотипы родителей записаны с учетом фенотипов их потомков, т.е. после выполнения семейного анализа. Гетерозиготность матки по локусам *A* и *Ea* обусловлена тем, что ее собственный фенотип *A* (+) и *Ea* (+), а часть потомков по этим локусам *A* (–) и *Ea* (–), т.е. гомозиготны. Например, поросенок 137 по этим локусам имеет генотип A^-/A^- Ea^-/Ea^-, а так как один аллель потомок получает от матери, а второй – от отца, то матка 460 должна быть гетерозиготной по указанным локусам. По остальным локусам она гомозиготна, т.к. рецессивна по ним.

Генотип хряка 320 по локусам *Eb* и *Fa* не определен, т.к. несмотря на то, что по этим локусам однозначно определен генотип его потомков и установлено, что он передал своим потомкам аллели Eb^+ и Fa^+, вторые аллели данных локусов могут быть и Eb^+ Fa^+ и Eb^-, Fa^-. По локусам *A, Ef, Gb* хряк 320 гомозиготен, исходя из его собственного фенотипа. По локусу *Ea* он гетерозиготен в силу того, что его потомки

137 и 141 имели генотип Ea^-/Ea^-. По локусам *Ed* и *Ee* он гетерозиготен, т.к. его потомок 143 гомозиготен по данным локусам, т.е. Ed^-/Ed^- и Ee^-/Ee^-. По локусу *La* гетерозиготность хряка 320 объясняется тем, что его собственный фенотип *La* (+), а его потомки 139 и 141 имели генотип La^-/La^-.

Исходя из сведений о собственном фенотипе и генотипах потомков, генотип хряка 316 определен полностью.

В том случае, когда известны генотипы отцов, матерей и потомков задачи по установлению родства решаются сопоставлением генотипов предполагаемых родственников. Аллели по некоторым системам групп крови имеют довольно сложное обозначение, т.е. обозначены несколькими буквами с различными индексами. В генотипе потомка слева от вертикальной черты, как правило, записывают аллель производителя, а справа – аллель матери.

Пример 2. Требуется определить достоверность родственных связей по следующим данным.

Таблица 19 – Данные родственных связей по группам крови

Родственные отношения	Номер животного	Системы групп крови				
		A	*B*	*C*	*F-V*	*L*
Отец	2085	-/-	$O_3QA'_2E'_1F'J'_2/Q$	WX_2/EWL'	*V/V*	-/-
Мать	1674	-/-	O_1I'/O_1I'	EWL'/W	*F/V*	*L/-*
Потомок	5193	-/-	$O_3QA'_2E'_1F'J'_2/\ O_1I'$	WX_2/EWL'	*V/F*	*-/L*
Мать	2772	-/-	$O'/-$	*W/W*	*F/F*	*L/-*
Потомок	8004	-/-	$-/\ O'$	EWL'/W	*F/V*	*L/L*

В том случае, когда у потомка слева от вертикальной черты записан аллель, отсутствующий у предполагаемого отца, т.е. нет полного соответствия символов, отцовство отрицается с вероятностью, близкой к единице. Отец не может дать своему потомку то, чего у него в генотипе нет. Аналогичные рассуждения справедливы относительно материнства. Если справа от черты у потомка записан аллель, отсутствующий у матери, то отрицается материнство. Когда слева от черты у потомка записан аллель, имеющийся в генотипе у отца (независимо от его происхождения, т.е. записан у отца слева от черты или справа), отцовство не отрицается. В случае полного соответствия записи аллеля справа от черты у потомка с любым из аллелей предполагаемой матери

делается такой же вывод. Вероятность утверждения о верности записи происхождения зависит от частоты встречаемости данного аллеля в популяции животного (возрастает с уменьшением его частоты) и возрастает с увеличением числа локусов, по которым происхождение не отрицается.

Отрицать происхождение потомка 5193 от отца 2085 и матери 1674 нет оснований, т.к. указанные у потомка аллели, записанные слева от вертикальной черты, могли быть получены от данного быка, а записанные у потомка аллели справа от черты, могли быть получены от указанной матери.

Относительно происхождения потомка 8004 можно с вероятностью практически равной единице отрицать отцовство быка 2085, т.к. по системам *B* и *L* нет никакого аллеля, имеющегося в генотипе предполагаемого отца, которые есть у потомка.

Отрицать материнство коровы 2772 для потомка 8004 нет оснований. На практике, как правило, молекулярной маркировке подвергаются племенные быки-производители, а сведения по матерям имеются далеко не всегда. В этом случае ограничиваются информацией о фенотипах отцов и их потомков.

Контрольные задания

Задание 1. По данным таблицы 20 определите происхождение поросят. Напишите возможные генотипы родителей.

Таблица 20 – Результаты постановки реакции взвеси эритроцитов с моноспецифическими сыворотками

Животное и его номер	Реакция антиген-антитело								
	Антигены								
	A	*Ea*	*Eb*	*Ed*	*Ee*	*Ef*	*Fa*	*Gb*	*La*
Хряк 1	–	+	–	+	–	+	–	+	–
Матка 1	+	–	–	+	+	–	+	–	+
Матка 2	–	+	+	–	–	+	+	–	–
Поросята									
1	+	+	–	+	+	+	–	–	+
2	–	+	+	+	–	–	+	–	–
3	+	+	–	+	+	–	+	–	–
4	–	+	+	–	–	–	–	+	–
5	+	+	–	+	+	+	–	+	+

Животное и его номер	Реакция антиген-антитело								
	Антигены								
	A	*Ea*	*Eb*	*Ed*	*Ee*	*Ef*	*Fa*	*Gb*	*La*
6	–	+	+	+	–	–	+	–	–
7	+	+	–	+	+	–	–	–	–
8	–	+	+	–	–	+	–	+	–
9	+	+	–	–	+	–	–	–	–
10	–	+	+	–	–	–	+	+	–
11	+	+	–	+	+	+	+	–	+
12	–	+	+	–	–	–	+	–	–
13	+	+	–	–	+	–	–	–	–
14	–	+	+	+	–	+	+	–	–
15	+	+	+	–	+	–	+	–	–
16	–	+	+	–	–	+	–	–	–

Задание 2. Коровы 2906 и 7733 были осеменены дважды. В первый раз корова 2906 осеменена спермой быка 4032, а корова 7733 – спермой быка 2073.

Во второй раз корова 2906 осеменена спермой быка 2352, а корова 7732 – спермой быка 4262.

Какие быки являются отцами потомков коров 2906 и 7733?

Таблица 21 – Выявление вероятных отцов потомков по генотипам групп крови

Семейные отношения	Номер животного	Системы групп крови									
		A	B	C	F-V	J	L	M	S	Z	$R^{/}$
Бык	4032	A_1 / -	$I_1G^{/}$ / Q	C_1E W / W	F / V	-/-	-/-	-/-	$H^{/}$ / -	Z /Z	-/-
Бык	2352	- / -	$A^{/}B^{/}$ / $G_1A_2^{/}$	W/W	F/F	-/-	-/-	-/-	$H^{/}$ / $H^{/}$	-/-	-/-
Мать	2906	A_1/-	$I_1Y_2A^{/}$/-	C_1E $WL^{/}$ / W	F/F	-/-	-/-	-/-	$H^{/}$ / $H^{/}$	-/-	-/-

Семейные отношения	Номер животного	Системы групп крови									
		A	B	C	F-V	J	L	M	S	Z	R′
Потомок	3699	-/-	A′B′ / I_1Y_2A'	W / C_1E WL′	F/F	-/-	-/-	-/-	H′ / H′	-/-	-/-
Бык	2073	A_1 / A_1	- / BGKE′ F′G′O′G″	C_1E WL′ / G_1E WX	F/F	-/-	-/-	M / -	H′ / -	Z/ Z	-/-
Бык	4262	A_1 / -	O_3QA_2' $E_1'F'J_2'$ / O_3QA_2' $E_1'F'J_2$	C_1E WX_1 / C_1E WX_2	F / V	-/-	-/-	-/-	H′ UH″ / H′	-/-	-/-
Мать	7733	-/A_1	Q / BGKE_1' F′O′	C_1E W / W	F/F	-/-	-/-	-/-	H′ / S_1 H′	- /Z	-/-
Потомок	8269	A_1/ A_1	- / Q	C_1E Wα′ / C_1E W	F/F	-/-	-/-	M / -	H′ / H′	Z/ Z	-/-

Задание 3. Определить достоверность записи отцов у потомков выбывших матерей по данным таблицы 22.

Таблица 22 – Уточнение отцовства у потомков от выбывших матерей

Семейные отношения	Номер животного	Системы групп крови									
		A	B	C	F-V	J	L	M	S	Z	R′
Отец	2352	-/-	A′B′ / G_1A'	W/ W	F/ F	-/-	-/-	-/-	H′/H′	-/-	-/-
Мать	2042	выбыла									
Потомок	4099	-/A_1	IG′ / O_1I'	C_1E W / EW L′	F/ F	-/-	-/-	-/-	H′/H′ V″	Z/ Z	-/R′

Семейные отношения	Номер животного	Системы групп крови									
		A	B	C	F-V	J	L	M	S	Z	R′
Отец	3866	A_1 /-	GI_1 / $O_3QA_2'E_1'F'J_2'$	C_2EW / WX_2	F/ F	J/ -	L/ -	-/-	$H'H''/H'$	Z/ -	R′ /-
Мать	4418	выбыла									
Потомок	5501	-/-	GI_1/I_1G'	WX_2 / EWL'	F/ V	J/ -	L/ -	-/-	H'/H''	-/-	R′ /-

Задание 4. На основе семейного анализа генотипов по аллелям групп крови матерей и дочерей реконструировать генотип выбывшего быка Марта 2492 (таблица 23).

Таблица 23 – Семейный анализ групп крови дочерей быка Марта 2492 и их матерей

Семейные отношения	Номер животного	Системы групп крови						
		A	B	C	F-V	J	S	Z
Мать	Сопка 2659	D_2/D_2	$I'O'/-$	W/L'	F/F	-/-	S_1H'/H'	Z/-
Дочь	3311	A_2D_2/D_2	$QI'/-$	C_1W/W	V/F	-/-	U'/S_1H'	Z/-
Мать	Акварель 696	A_2D_2/D_2	$E_3'G'/-$	C_1W/R_1W	F/F	-/-	-/-	-/-
Дочь	3390	D_2/A_2D_2	b/ $E_3'G'$	R_2/C_1W	V/F	-/-	$H'/-$	-/-
Мать	Процедура 2887	A_2D_2/D_2	-/-	$R_2C'/-$	F/F	-/-	H'/H'	-/-

Семейные отношения	Номер животного	Системы групп крови						
		A	B	C	F-V	J	S	Z
Дочь	3489	A_2D_2/ A_2D_2	b/-	C_1W/-	F/F	-/-	$V^{/}/H^{/}$	Z/-
Реконструированный генотип								
Отец	Март 2492	A_2D_2/D_2	$QI^{/}$/-	$C_1W^{/}R_2$	F/V	$j^{/}/j$	$H^{/}/U^{/}$	Z/-

13 БЕЛКОВЫЕ МАРКЕРЫ

Цель занятия. Ознакомится с одним из методов молекулярно-генетической оценки животных – белковые маркеры.

В качестве *маркерных белков* используют ферменты, при этом работают с белками плазмы или форменными элементами крови. Разделение белков производится методом электрофореза.

С помощью методы белковых маркеров отрицать отцовство или материнство. Когда потомок по маркерному белку имеет аллели, которые отсутствуют у родителей, то есть основания отрицать отцовство (материнство). Если нет оснований отрицать отцовство или материнство, то делается предположительное заключение о родственной связи «родитель – потомок». Чем по большему числу маркерных белков не наблюдается различий между предком и потомком, тем выше вероятность родства и больше надежность такого заключения.

Пример 1. Определить происхождение телок от двух быков. Бык Ласковый имел гемоглобин *А* и трансферрин *А*, бык Свирепый имел гемоглобин *В* и трансферрин *Е*.

Пять телок имели следующие типы белков:

№ 1 – гемоглобин *А* и *В*, трансферрин *А*;

№ 2 – гемоглобин *В*, трансферрин *А*;

№ 3 – гемоглобин *А* и *В*, трансферрин *А*;

№ 4 – гемоглобин *В*, трансферрин *Е*;

№ 5 – гемоглобин *А*, трансферрин *Е и Д*.

Исходя из представленных данных, можно сказать, что отцовство быка Ласкового не отрицается для телок № 1 и 3, т.к. аллель гемоглобина *А* и аллель трансферрина *А* могли быть ими получены от данного быка. При этом можно сделать заключение о генотипах родителей и их потомков. Так как бык Ласковый имел один тип гемоглобина и один тип трансферрина, он был гомозиготен по этим двум локусам и имел генотип Hb^A/Hb^A Tf^A/Tf^A.

Телка № 1 имела генотип Hb^A/Hb^B Tf^A/Tf^A. Из этого следует, что ее мать имела генотип $Hb^B/?$ $Tf^A/?$ Более определенное суждение относительно генотипа матери мы высказать не можем. Вопросы могут быть сняты при повторных скрещиваниях, например, с тем же быком.

Если же при скрещивании с тем же быком данной коровы в шести случаях, как минимум, появятся потомки с такими же генотипами, то можно сделать заключение, что мать гомозиготна и имеет генотип Hb^B/Hb^B Tf^A/Tf^A. Надежность такого вывода возрастает с увеличением числа потомков с указанным генотипом.

Сравнение генотипов быка Ласкового Hb^A/Hb^A Tf^A/Tf^A и телки № 3 Hb^A/Hb^B Tf^A/Tf^A, также не позволяет отрицать отцовство данного быка для телки № 3. Аллели Hb^B и Tf^A получены телкой № 3 от матери, следовательно, генотип ее матери, как и матери телки № 1, не вполне определен и должен быть записан с вопросами $Hb^B/?$ $Tf^A/?$

Телки № 2, 4, 5 не могут быть дочерями быка Ласкового, т.к. телка № 2 имеет генотип Hb^B/Hb^B Tf^A/Tf^A и не содержит аллель Hb^A, который только и есть у быка Ласкового.

Телка № 4 имеет генотип Hb^B/Hb^B Tf^E/Tf^E, по обоим локусам не имеет ничего общего с быком Ласковым.

Генотип телки № 5 Hb^A/Hb^B $Tf^E/Tf^Д$ по локусу трансферрина отрицает отцовство быка Ласкового.

Для быка Свирепого с генотипом Hb^B/Hb^B Tf^E/Tf^E не отрицается отцовство только для телки № 4, имеющей генотип Hb^B/Hb^B Tf^E/Tf^E. Один аллель Hb^B может быть получен ею от данного предполагаемого отца, второй – от матери. Один аллель Tf^E получен от отца, второй – от матери. Следовательно, генотип матери $Hb^B/?$ $Tf^E/?$

Происхождение телки № 1 от данного быка исключается, так как у нее нет трансферрина *E*, а по данному локусу бык Свирепый может передать своим потомкам только этот аллель. Гемоглобиновый локус не исключает отцовство быка Свирепого для телки № 1, т.к. и у телки, и у данного быка есть аллель Hb^B, но это обстоятельство никак не влияет на отрицательный ответ.

Происхождение телок № 2 и 3 от быка Свирепого исключается по тем же соображениям.

Телка № 5 не может быть дочерью быка Свирепого, т.к. она гомозиготна по локусу гемоглобина Hb^A/Hb^A, а такого аллеля у быка Свирепого нет.

Контрольные задания

Задание 1. Определить достоверность происхождения теленка, имеющего гемоглобин (*Hb*) типов *A* и *B*, альбумин сыворотки крови (*Al*) типов *C* и *D*, трансферрин (*Tf*) типов *E* и *B*, если его предполагаемая мать имела генотип по данным маркерам Hb^A/Hb^B Al^C/Al^C Tf^E/Tf^E, а отец – Hb^B/Hb^B Al^C/Al^D Tf^E/Tf^B.

Задание 2. Определить достоверность происхождения теленка, имеющего кислую фосфотазу (*F*) двух форм *A* и *B*, трансферрин (*Tf*) типов *H* и *N*, альбумин сыворотки крови (*Al*) двух форм *H* и *Z*, если его предполагаемая мать имела генотип по данным маркерам F^A/F^A Tf^H/Tf^H Al^H/Al^Z, а отец – F^B/F^B Tf^H/Tf^N Al^H/Al^Z.

Задание 3. Определить достоверность происхождения потомства у животных симментальского скота по данным таблицы 24.

Задание 4. Определить достоверность происхождения потомства у животных симментальского скота по данным таблицы 25.

Таблица 24 – Определение достоверности происхождения потомков

Семейные отношения	Семейные отношения	Номер животного	Системы групп крови										Локусы полиморфных белков		
			A	B	C	F-V	J	L	M	S	Z	$R^{/}$	Hb	Tf	Am
Отец	Отец	2085	-/-	O_3 Q $A^{/}_2$ $E^{/}_1$ $F^{/}$ $J^{/}_2$ / Q	W X_2 / EW$L^{/}$	V/V	-/-	-/-	-/-	$H^{/}$ / $H^{/}$	-/-	-/-	A/A	A/D	A/B
Мать	Мать	1674	-/-	O_1 $I^{/}$ / O_1 $I^{/}$	E W $Z^{/}$ / W	F/V	J/-	L/-	-/-	$H^{/}$ / $H^{/}$	-/-	-/-	A/B	A/D	A/B
Потомок	Потомок	5193	-/-	O_3 Q $A^{/}_2$ $E^{/}_1$ $F^{/}$ $J^{/}_2$/ O_1 $I^{/}$	W X_2 / E W $Z^{/}$	V/ F	-/-	-/L	-/-	$H^{/}$ / $H^{/}$	-/-	-/-	A/B	D/D	A/B

Примечание. В генотипах потомков материнские аллели указаны справа от косой черты.

Таблица 25 – Определение достоверности происхождения потомков

Семейные отношения	Номер животного	Системы групп крови										Локусы полиморфных белков		
		A	B	C	F-V	J	L	M	S	Z	$R^{/}$	Hb	Tf	Am
Отец	2085	-/-	O_3 Q $A^{/}_2$ $E^{/}_1$ $F^{/}$ $J^{/}_2$ / Q	W X_2 / $EWL^{/}$	V/V	-/-	- /-	- /-	$H^{/}$ / $H^{/}$	-/-	-/-	A/ A	A/D	A/ B
Мать	2772	-/-	$O^{/}$ / -	W / W	F / F	-/-	L / -	- /-	$H^{/}$ $H^{//}$ / $H^{/}$	-/-	-/-	A/ A	D/A	B/ B
Потомок	8004	-/-	-/$O^{/}$	$EWL^{/}$ / W	V/F	-/-	L /L	-/-	$H^{/}$/$H^{/}$ $H^{//}$	-/-	-/-	A/ A	D/A	B/ B

Примечание. В генотипах потомков материнские аллели указаны справа от косой черты.

14 ДНК-МАРКЕРЫ

Цель занятия. Ознакомится с одним из методов молекулярно-генетической оценки животных – ДНК-маркеры.

Методом ДНК-диагностики можно непосредственно определять генотипы животных. Данный метод позволяет по тем или иным характеристикам ДНК определять аллельное состояние интересующих генов и маркировать животных по некодирующим последовательностям. Так, например, можно установить генотипы еще нелактирующих телок по белкам молока.

Наименее дорогим методом маркирования животных по числу сайтов рестрикции повторов ДНК. Препаративные количества ферментов рестрикции получают с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) со специально подобранными (синтезированными) праймерами – небольшими последовательностями ДНК, обычно до 20 пар нуклеотидов. При этом используют набор рестриктаз-ферментов, узнающих различные короткие последовательности (сайты узнавания) и разрезающие ДНК на фрагменты.

Фрагменты ДНК делят электрофоретически. Так, например, амплификат (продукт ПЦР) длиной 800 н. п. (нуклеопротеидных пар) после обработки рестриктазой двух образцов ДНК и электрофореза обнаружил следующую картину (рисунок 22).

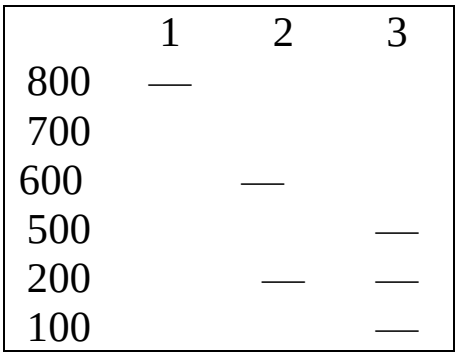


Рисунок 22 – Результат электрофореза образцов ДНК:
1 – амплификат; 2 – образец ДНК № 1;
3 – образец ДНК № 2

Какое может быть сделано заключение относительно числа сайтов рестрикции данных образцов фрагментов ДНК? На том основании, что образец ДНК № 1 после рестрикции и электрофореза рестриктов

обнаружил две полосы (две фракции ДНК длиной 600 и 200 н. п.), делается вывод о том, что данная рестриктаза узнала один сайт рестрикции. На том основании, что образец ДНК № 2 после рестрикции и электрофореза обнаружил три фракции ДНК, делается вывод о наличии в образце двух сайтов рестрикции для данной рестриктазы. Таким образом, можно заключить, что два проанализированных образца ДНК различаются по числу сайтов рестрикции.

Контрольные задания

Задание 1. По результатам электрофореза фрагментов рестрикции (рисунок 31) определите генотипы животных при условии, что фрагмент гена *A* каппа-казеина крупного рогатого скота расщепляется рестриктазой *PstI* в двух сайтах, а гена *B* – в одном.

Цифры сверху означают варианты образцов ДНК: 1 – амплификат, 2, 3, 4 – рестрикты ДНК разных генотипов.

Цифры слева означают длины рестриктов в числе пар оснований.

	1	2	3	4
833	—			
777			—	—
421		—	—	
306		—	—	
106		—	—	—

Рисунок 23 – Результат электрофореза фрагментов ДНК гена каппа-казеина крупногорогатого скота, полученных в результате расщепления PstI

Задание 2. Продукты амплификации фрагментов генов разных животных соматотропина крупного рогатого скота длиной 428 п. н. обработали эндонуклеазой рестрикции AluI. Получили три разных варианта результатов электрофорезов рестриктов. Определение длин рестриктов с помощью маркерной ДНК плазмиды pBR322, расщепленной той же рестриктузой, показало наличие в первой группе животных три фракции ДНК – 265, 96 и 51 пар нуклеотидов, во второй – четыре фракции ДНК – 265, 147, 96 и 51 пар нуклеотидов; в третьей – две фракции ДНК – 265 и 147 пар нуклеотидов.

Определите генотипы животных всех трех групп. Обозначение генотипов предложите самостоятельно.

Задание 3. У телят голштинской породы обнуражена болезнь под названием BLAD (Bovine Leukocyte Adhesion Deficiency – дефицит адгезивности лейкоцитов), которая обусловлена точковой мутацией в гене СД18. Этот ген контролирует синтез гликопротеида В-интегрина, который играет ключевую роль в миграции нейтрофилов к очагу воспаления. Гомозиготы по данной мутации гибнут в первые месяцы постнатального развития. У гетерозигот жизнеспособность не отличается от нормы. Выявить носителей мутации BLAD удалось с помощью рестрикционного анализа амплификатов участка гена СД18 с использованием рестриктаз TagI и HaeIII. Указанная точковая мутация приводит к исчезновению сайта рестрикции для TagI и появлению дополнительного сайта рестрикции для HaeIII.

Определите генотипы нормальных, больных и животных – носителей мутации по результатам рестрикционного анализа: TagI – 71, 61 п. н.; 132, 71, и 61 п. н.; 132 п. н.; HaeIII – 87 и 45 п. н.; 87, 68, 45 и 19 п. н.; 68, 45 и 19 п. н.

Задание 4. Причиной чрезмерно острой реакции свиней на стресс (злокачественный гипертонический синдром) является мутация в рианодин-рецепторном гене (RYR1-ген). Гомозиготы по данной мутации имеют сниженную жизнеспособность и плохое качество свинины. Гетерозиготы устойчивы к стрессу.

Требуется определить животных – носителей данной мутации по результатам рестрикционного анализа амплификата фрагмента гена RYR1 длиной 134 п. н., который расщепляли рестриктазой HinGI. Точковая мутация (замена основания Ц на основание Т в позиции 1834) повреждает сайт узнавания рестриктазы HinGI. Длины фрагментов рестрикции (п. н.) таковы: 1 – 84 и 50; 2 – 134, 84 и 50; 3 – 134.

Задание 5. У молочного скота обнаружено наследственное заболевание – цитрулинемия (нарушение синтеза мочевины), которое без соответствующего лечения приводит к смерти. Причина болезни – мутация Ц→Т в кодоне 86 гена аргининосукцинат-синтазы, приводящая к образованию нонсенс кодона и синтезу дефектного фрагмента данного фермента. Последовательность в районе кодона 86 в нормальном гене распознается эндонуклеазой AvaII. В результате мутации данный сайт рестрикции не узнается рестриктазой AvaII.

Определите генотипы животных при условии, что первое животное имело три рестрикта длиной 194 п. н., 118 п. н., 72 п. н.; второе – один рестрикт длиной 194 п. н., третье – два рестрикта 118 п. н. и 72 п. н. Обозначение генотипов предложите самостоятельно.

Задание 6. У коров – носителей мутации DUMPS (deficiency of uridine monophosphate synthase – дефицит синтеза уридин 5′-монофосфата) наблюдали длительные периоды между беременностями.

Нонсенс-мутация в 405 кодоне гена синтетазы уридин монофосфата (UMPS) приводит к синтезу укороченного на 76 аминокислот неактивного фермента. Данная мутация приводит к утрате сайта рестрикции эндонуклеазы Aval.

Определите генотипы животных при условии, что первое животное имело два рестрикта фрагмента гена (53 и 36 п. н.), охватывающего кодон 405, второе животное – три (189, 53 и 36 п. н.). При обследовании популяции животных гомозиготы по данной мутации не обнаружены. Предложите объяснение длинных периодов между беременностями у коров – носителей мутации DUMPS.

15 ТРАНСГЕНОЗ У ЖИВОТНЫХ

Цель занятия. Ознакомится с основными методами генетической инженерии.

Трансгеноз – искусственный перенос генов из бактериальных клеток в эукариотическую клетку с помощью трансдуцирующих фагов.

Трансгенным организмом называют организм, в геном которого с использованием методов генетической инженерии перенесена чужеродная ДНК.

Вводимая ДНК называется *трансгеном*.

Этапы экспериментов с рекомбинантной ДНК (Б. Глик и Дж. Пастернак, 2002):

1. Из организма донора экстрагируют нативную ДНК (клонируемая ДНК, встраиваемая ДНК, ДНК-мишень, чужеродная ДНК), подвергают ее ферментативному гидролизу (расщепляют, разрезают) и соединяют (сшивают) с другой ДНК (вектор для клонирования, клонирующий вектов) с образованием новой рекомбинантной молекулы (конструкция «клонированный вектор – встроенная ДНК»).

2. Эту конструкцию вводят в клетку хозяина (реципиента), где она реплицируется и передается потомкам. Этот процесс называется трансформацией.

3. Идентифицирует и отбирают клетки, несущие рекомбинантную ДНК (трансформированные клетки).

4. Получают специфический белковый продукт, синтезированный клетками-хозяевами.

Для получения донорской векторной ДНК нужно их разрезать в определенных участках (сайтах). Эту работу осуществляют бактериальные ферменты – рестриктазы. В качестве вектора переноса клонируемой ДНК используют плазмиды – внехромосомные кольцевые молекулы ДНК.

При смешивании ее с донорской ДНК, образуются гибридные кольцевые молекулы, несущие нужный ген.

После этого рекомбинантную молекулу ДНК вводят в клетку хозяина. После трансформации отбирают клетки с рекомбинантной ДНК путем тестирования.

Таким образом *этапы клонирования генов* состоят из:

1) получения изолированных генов, несущих требуемый признак;

2) включение гена в вектор для переноса в клетку-реципиент;

3) перенос вектора, содержащего требуемый ген, в модифицируемый организм;

4) отбор генетически модифицированных клеток с требуемым признаком.

Для того чтобы искусственным путем наделить какой-либо организм новыми наследственными свойствами, нужно ввести в него новый ген. Осуществляется эта процедура с помощью двух операций «разрезания» и «сшивания». В качестве таких инструментов используют ферменты *рестриктазы* и *лигазы*.

Рестриктазы – это ферменты, которые узнают и расщепляют определенные последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК (сайты рестрикции). Это своеобразные молекулярные ножницы. Каждая рестриктаза узнает только свою последовательность ДНК, прикрепляется к ней и разрезает ее в месте прикрепления.

Рестриктазы могут разрезать ДНК человека, растения, бактерии и вируса. Обычно рестриктазы распознают в молекулах ДНК очень короткие, но строго специфичные для каждого фермента участки длиной в 4-6 пар нуклеотидов и разрезают обе цепи ДНК посередине этих участков или с некоторым смещением.

В настоящее время имеется более 500 различных рестриктаз, способных разрезать ДНК примерно в 120 различных местах. Несколько рестриктаз и участки ДНК, которые они могут разрезать, представлены в таблице 26. С помощью этих и некоторых других ферментов многие исследователи начали конструировать и конструируют в настоящее время разнообразные по своим составным частям гибридные (рекомбинантные) ДНК.

Таблица 26 – Некоторые рестриктазы и расщепляемые ими последовательности

Рестриктазы	Участки распознования и места разреза ДНК
Bam I	5`-Г-Г-А-Т-Ц-Ц-3` 3`-Ц-Ц-Т-А-Г-Г-5`
EcoR I	5`-Г-А-А-Т-Т-Ц-3` 3`-Ц-Т-Т-А-А-Г-5`
Hind III	5`-А-А-Г-Ц-Т-Т-3` 3`-Т-Т-Ц-Г-А-А-5`
Hae III	5`-Г-Г-Ц-Ц-3` 3`-Ц-Ц-Г-Г-5`
Hpa II	5`-Ц-Ц-Г-Г-3` 3`-Г-Г-Ц-Ц-5`
Sma I	5`-Ц-Ц-Ц-Г-Г-Г-3` 3`-Г-Г-Г-Ц-Ц-Ц-5`

Примером рестриктазы является EcoRI, которая узнает фрагмент ДНК из шести нуклеотидов ГААТТЦ, и режет эту последовательность ДНК ассиметрично, «ступенькой» между нуклеотидами Г и А (рисунок 24). В результате место разреза в одной цепи смещено по отношению к другой на 4 пары оснований.

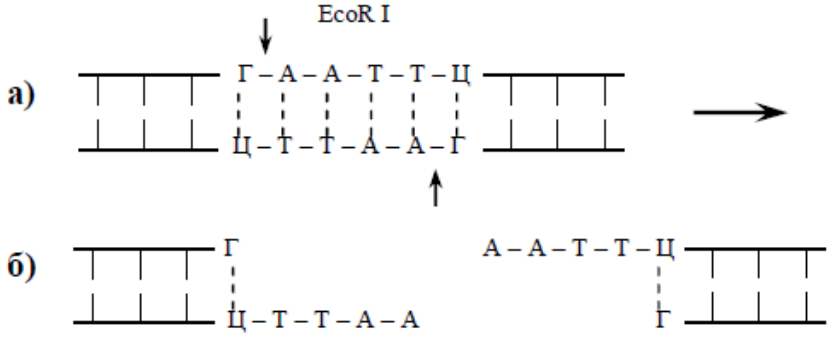


Рисунок 24 – а) схема действия фермента рестриктазы EcoR I на двухцепочечную молекулу ДНК, с указанием участка распознавания и места разреза; б) фрагменты ДНК с липкими концами после разрезания

При таком разрезе образуется два выступающих конца. Эти концы притягиваются друг к другу, желая восстановить свои старые связи и скрепиться, как им и положено, водородными мостиками.

Если с той же EcoR1 получить фрагменты ДНК из различных организмов, то все они будут иметь одинаковые, подходящие друг к другу «липкие концы». Скрепить выступающие липкие концы двух молекул ДНК помогает другой фермент – *ДНК-лигаза*. Он лигирует, то есть “сшивает“ между собой сахарофосфатные остовы двух фрагментов с образованием полной структуры двойной спирали ДНК. Внешне она ничем не отличается от обычной ДНК.

Пример 1. Имеется последовательность из 39 нуклеотидных пар двухцепочечной ДНК следующего состава:

5`-ЦЦТТАГГЦЦТГААТТААГГЦААТАГТГТГААТТЦАЦАТГ-3`

3`-ГГААТЦЦГГАЦТТААТТЦЦГТТАТЦАЦАЦТТААГТГТАЦ-5`

Каким способом и на сколько частей можно разрезать эту ДНК?

В данной последовательности ДНК имеется два участка распознавания: ГААТТЦ для рестриктазы EcoR I и ГГЦЦ для Hae III (таблицу 18). Поэтому искомая ДНК может быть разрезана в двух местах с образованием трёх различных фрагментов следующих последовательностей:

1) 5`-ЦЦТТАГГ-
-3`-ГГААТЦЦ-

2) -ЦЦТГААТТААГГЦААТАГТГТГ
-ГГАЦТТААТТЦЦГТТАТЦАЦАЦТТАА-

3) -ААТТЦАЦАТГ-3`
-ГТГТАЦ-5`

Пример 2. Приведены последовательности двух фрагментов ДНК, выделенных из организмов разных видов.

1) 5`-АГЦАТАЦТГТГААТТЦАЦА-3`
3`-ТЦГТАТГАЦАЦТТААГТГТ-5`
2) 5`-АТГААТТЦТТАГЦАТАЦ-3`
3`-ТАЦТТААГААТЦГТАТГ-5`

С помощью каких ферментов можно получить гибридную молекулу ДНК из этих фрагментов? Опишите последовательные этапы получения гибридной молекулы.

На первом этапе необходимо разрезать представленные фрагменты ДНК разных видов с помощью подходящих рестрикционных ферментов. В данном случае можно использовать рестриктазу EcoRI, которая расщепит ДНК двух видов на четыре новых фрагмента 1а, 1б и 2а, 2б с липкими концами ААТТ и ТТАА:

1а) 5`-АГЦАТАЦТГТГ
3`-ТЦГТАТГАЦАЦТТАА ГТГТ-5`

1б) ААТТЦАЦА-3`

2а) 5`-АТГ
3`-ТАЦТТАА

2б) ААТТЦТТАГЦАТАЦ-3`
ГААТЦГТАТГ-5`

В ходе второго этапа необходимо смешать нужные нам фрагменты 1а и 2б. В результате выступающие липкие концы скрепятся между собой, как им и положено, водородными связями в силу комплементарности.

5`-АГЦАТАЦТГТГ А-А-Т-Т-ЦТТАГЦАТАЦ-3`
3`-ТЦГТАТГАЦАЦ-Т-Т-А-А ГААТЦГТАТГ-5`

Окончательное скрепление фрагментов 1а и 2б двух молекул ДНК производит специализированный фермент ДНК-лигаза, которая “сшивает“ между собой сахарофосфатные остовы обоих фрагментов с образованием полной структуры двойной спирали ДНК.

Контрольные задания

Задание 1. Имеется последовательность двухцепочечной ДНК из следующего состава нуклеотидных пар:

5`- ЦТГААТТАГГАТЦЦАГГЦААТАГТГТГ -3`
3`-ГАЦТТААТЦЦТАГГТЦЦГТТАТЦАЦАЦ-5`

На сколько частей можно разрезать эту ДНК?

Задание 2. Имеется последовательность двухцепочечной ДНК из следующего состава нуклеотидных пар:

5`-ТЦАГААТГЦТГГЦЦААГТАЦТТАГ-3`

3`-АГТЦТТАЦГАЦЦГГТТЦАТГААТЦ-5`

На сколько частей можно разрезать эту ДНК?

Задание 3. Имеются две последовательности одноцепочечных молекул ДНК. Какую из них в двухцепочечной форме могут разрезать рестриктазы?

А) 5`-АЦТЦЦАГААТТЦАЦТЦЦГ-3`

б) 5`-ГЦЦТЦАТТЦГААГЦЦТГА-3`

Задание 4. Имеются три последовательности одноцепочечных молекул ДНК. Какую из них в двухцепочечной форме могут разрезать рестриктазы?

А) 5`-ТАГГЦТААГЦТТАЦЦГАТ-3`

б) 5`-ЦГААТАТТТЦЦГГАТГАА-3`

в) 5`-АГГТЦЦТТАТЦЦГАТААТТ-3`

Задание 5. Имеются последовательности двух фрагментов ДНК.

5`-АААГЦТТЦТГААТЦЦГАТЦГ-3`

3`-ТТТЦГААГАЦТТАГГЦТАГЦ-5`

5`-ГТАЦТЦАГАТЦЦТАГГАТААГЦТТА-3`

3`-ЦАТГАГТЦТАГГАТЦЦТАТТЦГААТ-5`

С помощью каких ферментов можно получить гибридную молекулу ДНК?

16 ОПРЕДЕЛЕНИЕ В ПОПУЛЯЦИИ ЧАСТОТ ГЕНОТИПОВ, ФЕНОТИПОВ И АЛЛЕЛЕЙ

Цель занятия. Научиться определять в популяции частоты генотипов, фенотипов и аллелей.

Популяция – это многочисленная совокупность организмов одного вида, общего происхождения, с характерными особенностями, занимающая определенную территорию и свободно спаривающаяся друг с другом.

Частота генотипов, фенотипов или аллелей – это относительное количество особей данного генотипа, фенотипа или аллеля, выраженное в долях единицы или в процентах.

Пример 1. Длинноухие овцы доминируют над безухими. Гетерозиготы имеют укороченную ушную раковину – промежуточное между родителями проявление признака. Длинная ушная раковина овец обусловлена геном *B*. В популяции овец имеется 300 длинноухих, 160 – с укороченными ушами и 72 – безухих овец. Определить частоты длинноухих, с укороченными ушами и безухих овец.

Доминантный аллель, вызывающий длинную ушную раковину у овец – *B*, следовательно, его аллель обуславливающий безухих будет *b*. Отсюда гетерозиготные особи имеют формулу генотипа *Bb*, доминантные гомозиготы *BB*, рецессивные гомозиготы – *bb*.

Общее количество животных $N = 300 + 160 + 72 = 532$.

Долевая частота определенного признака Р выражается отношением особей, имеющий данный признак $A(n_A)$, к общему количеству всех особей – *N*.

$$P = \frac{n_A}{N}, \qquad (4)$$

Частота фенотипов выражается в долях единицы. Путем умножения на 100 доли единиц можно перевести в проценты.

Частота длинноухих овец, т.е. животных с генотипом *BB*:

$$\text{Р} = \frac{n_A}{N} = \frac{300}{532} = 0{,}564 \text{ или } 56{,}4\ \%$$

Частота безухих овец, т.е. животных с генотипом *bb*:

$$\text{Р} = \frac{n_A}{N} = \frac{72}{532} = 0{,}135 \text{ или } 13{,}5\ \%$$

Частота овец с укороченными ушами, т.е. животных с генотипом *Bb*:

$$\text{Р} = \frac{n_A}{N} = \frac{160}{532} = 0{,}301 \text{ или } 30{,}1\ \%$$

Сумма частот должна быть равна единице:

$$p + q = 1 \qquad (5)$$

Проверка: 0,564 + 0,135 + 0,301 = 1

или 56,4 + 13,5 + 30,1 = 100 %

Пример 2. В стаде крупного рогатого скота черно-пестрой породы по белку сыворотки крови, участвующий в обмене меди в организме (церулоплазмин – *Cp*), выявлено следующее распределение генотипов: $Cp^A/\ Cp^A$ – 540 голов, $Cp^B/\ Cp^B$ – 296 голов и $Cp^A/\ Cp^B$ – 805 голов. Определить частоту генотипов *A* и *B*.

Частота генотипа церулоплазмина определяется по формуле:

$$P = \frac{n}{N}$$

Общее число животных = 540 + 296 + 805 = 1641

n_1 – число гомозигот $Cp^A/\ Cp^A$ = 540

n_2 – число гомозигот $Cp^B/\ Cp^B$ = 296

n_1 – число гетерозигот $Cp^A/\ Cp^B$ = 805

Частота $Cp^A/\ Cp^A = \frac{540}{1641}$ = 0,329 или 32,9 %

Частота $Cp^B/\ Cp^B = \frac{296}{1641}$ = 0,181 или 18,1 %

Частота $Cp^A/\ Cp^B = \frac{805}{1641}$ = 0,490 или 49,0 %

Зная частоты генотипов в популяции, можно установить частоты генов:

$$P_A = \frac{2 \cdot n_1 + n_3}{2N}; \qquad P_A = \frac{2 \cdot n_2 + n_3}{2N} \qquad (6)$$

где P_A – частота аллеля *A*;

P_B – астота аллеля *B*.

$$P_A = \frac{2 \cdot 540 + 805}{2 \cdot 1641} = \frac{1885}{3282} = 0{,}574;$$

$$P_B = \frac{2 \cdot 296 + 805}{2 \cdot 1641} = \frac{1397}{3282} = 0{,}426.$$

Сумма частот аллелей А и В должна равняться 1, $P_A + P_B = 1$ или 0,574 + 0,426 = 1.

Пример 3. При исследовании голштинизированного скота черно-пестрой породы в стаде выявлено следующее соотношение генотипов по локусу трансферрина: $Tf^A/\ Tf^A$ – 84 головы, $Tf^D/\ Tf^D$ – 158 голов, $Tf^E/\ Tf^E$ – 6 голов, $Tf^A/\ Tf^D$ – 219 голов, $Tf^A/\ Tf^E$ – 14 голов, $Tf^D/\ Tf^E$ – 34 головы. Определите частоту генов *A, D* и *E*, контролирующих локус трансферрина.

Частоты каждого генотипа при трехаллельной системе локуса равны:

$$N = 84 + 158 + 6 + 219 + 14 + 34 = 515$$

$P_{AA} = \frac{84}{515} = 0{,}163$ или 16,3 % $\qquad P_{DD} = \frac{158}{515} = 0{,}307$ или 30,7 %

$P_{EE} = \frac{6}{515} = 0{,}011$ или 1,1 % $\qquad P_{AD} = \frac{219}{515} = 0{,}425$ или 42,5 %

$P_{AE} = \frac{14}{515} = 0{,}028$ или 2,8 % $\qquad P_{DE} = \frac{34}{515} = 0{,}066$ или 6,6 %

Проверка: 0,163 + 0,307 + 0,011 + 0,425 + 0,028 + 0,066 = 1
или 16,3 + 30,7 + 1,1 + 42,5 + 2,8 + 6,6 = 100 %

Вычисляем частоты аллелей:

$$P_A = \frac{2 \cdot n_1 + n_4 + n_5}{2N};$$

$$P_D = \frac{2 \cdot n_2 + n_4 + n_6}{2N},$$

$$P_E = \frac{2 \cdot n_3 + n_5 + n_6}{2N}; \qquad (7)$$

где n_1, n_2, n_3 – число гомозиготных особей *AA*, *DD*, *EE*;
n_4, n_5, n_6 – число гетерозиготных особей *AD*, *AE*, *DE*.

Определение частот аллелей локуса трансферрина:

$$P_A = \frac{2 \cdot 84 + 219 + 14}{2 \cdot 515} = \frac{401}{1030} = 0{,}389$$

$$P_D = \frac{2 \cdot 158 + 219 + 34}{2 \cdot 515} = \frac{569}{1030} = 0{,}553$$

$$P_E = \frac{2 \cdot 6 + 14 + 34}{2 \cdot 515} = \frac{60}{1030} = 0{,}058$$

Сумма частот трех аллелей равна 1, т.е. $p + q + z = 1$
0,389 + 0,553 + 0,058 = 1

Пример 4. Частоты аллелей составляют $pA_1 = 0{,}6$; $qA_2 = 0{,}25$; $zA_3 = 0{,}15$. Найти ожидаемые частоты генотипа.

Ожидаемые частоты генотипа при равновесном состоянии популяции можно найти формуле Бернштейна:

$$p^2 + q^2 + z^2 + 2pq + 2pz + 2zq = 1 \qquad (8)$$

где p, q, z – частоты аллелей изучаемого локуса.

Ожидаемые частоты генотипа составят:

$p^2 = A_1A_1 = 0{,}6^2 = 0{,}36$;

$q^2 = A_2A_2 = 0{,}25^2 = 0{,}0625$;

$z^2 = A_3A_3 = 0{,}15^2 = 0{,}0225$;

$2 \times pq = 2 \times A_1A_2 = 2 \times 0{,}6 \times 0{,}25 = 0{,}3$;

$2 \times pz = 2 \times A_1A_3 = 2 \times 0{,}6 \times 0{,}15 = 0{,}18$;

$2 \times pz = 2 \times A_2A_3 = 2 \times 0{,}25 \times 0{,}15 = 0{,}075$;

Проверка: 0,36 + 0,0625 + 0,0225 + 0,3 + 0,18 + 0,075 = 1

Контрольные задания

Задание 1. У кур курчавое оперение неполно доминирует над гладким. Гетерозиготные куры имеют волнистое оперение. В популяции кур имеется 288 цыплят, из которых 60 имели курчавое оперение, 170 – волнистое и 58 – гладкое. Определите частоты курчавых, волнистых и с гладким оперением кур.

Задание 2. У коров красная масть не полно доминирует над белой. Гетерозиготные животные имеют чалую масть (бело-красную). В популяции стада хозяйства были шесть красных животных, 18 – чалых и восемь белых. Определите частоты животных с красной, чалой и белой окраской шерсти.

Задание 3. При исследовании голштинизированного скота черно-пестрой породы в стаде выявлено следующее соотношение генотипов по локусу карбоангидразы (*Ca*) (фермент, содержащийся в эритроцитах и выполняющий важные функции клеточного и тканевого дыхания): $Ca^{F/F}$ = 125 голов, $Ca^{S/S}$ = 165 голов, $Ca^{F/S}$ = 18 голов. Определите частоту генов *F* и *S*, контролирующих локус карбоангидразы.

Задание 4. У овец романовской породы выявлены следующие типы амилазы (ферменты пищеварения, которые расщепляют сложные углеводы (крахмал, гликоген, некоторые сахариды) до простых моносахаридов, которые легко усваиваются в кишечнике) – $Am^{A/A}$ = 4, $Am^{A/B}$= 19, $Am^{A/C}$ = 11, $Am^{B/B}$ = 34, $Am^{B/C}$ = 82, $Am^{C/C}$ = 37 голов. Определить частоты аллелей *A*, *B*, *C*.

Задание 5. Частоты аллелей в популяции составляют pA_1 = 0,35; qA_2 = 0,15; zA_3 = 0,50. Найти ожидаемые частоты генотипа при равновесном состоянии популяции по формуле Бернштейна.

17 РАВНОВЕСНАЯ И ДИНАМИЧЕСКАЯ ПОПУЛЯЦИЯ

Цель занятия. Научиться определять частоты генотипов, фенотипов и аллелей в равновесной популяции, а также в динамической популяции при отборе особей против доминантных или рецессивных генов, пользуясь формулой Харди-Вайнберга.

Основные условия идеальной популяции таковы: популяция должна быть бесконечно большой, панмиктической, т.е. без ограничений в скрещиваниях, без давления отбора и мутаций, без миграции генов, с одинаковой жизнеспособностью всех типов гамет и генотипов.

Панмиктической (теоретической) 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 находится в состоянии *равновесия*.

Генетическое равновесие популяции выражается формулой Харди-Вайнберга. Если в панмиктической популяции ген *A* встречается с частотой *p*, а его аллель *a* – с частотой *q* при $p + q = 1$, то в первом поколении устанавливается равновесие генотипов *AA*, *Aa* и *aa*, которое сохраняется и в последующих поколениях.

$$P^2AA + 2pqAa + q^2aa = 1 \qquad (9)$$

где p^2 – частота доминантных гомозигот;

q^2 – частота рецессивных гомозигот;

$2pq$ – частота гетерозигот.

Пример 1. У крупного рогатого скота черная масть доминирует над красной. Доминирование полное. В стаде хозяйства находится 84 черных и 16 красных коров. Определить частоты генов *A* (черная масть) и *a* (красная масть) и частоты всех генотипов, пользуясь формулой Харди-Вайнберга.

Вначале решения данного примера необходимо отметить, что при полном доминировании гомозигот *AA* невозможно отличить от гетерозигот *Aa*, поэтому из 84 черных коров неизвестно количество гомо- и гетерозигот.

Оценку частот генов начинают с определения частоты рецессивов. Так, согласно формуле Харди-Вайнберга, частота генотипа *aa* равна:

$$q^2aa = \frac{16}{16+84} = 0{,}16$$

Отсюда определяем частоту аллеля *a* (*qa*):

$$qa = \sqrt{q^2 \text{аа}} = \sqrt{0{,}16} = 0{,}4$$

Так как $pA + qa = 1$, то $pA = 1 - qa = 1 - 0{,}4 = 0{,}6$

Зная частоты аллелей, можно определить частоты генотипов.

Частота гомозиготных черных коров равна $p^2AA = 0{,}6^2 = 0{,}36$ или 36 %;

Частота гетерозиготных черных – $2pqAa = 2 \times 0{,}6 \times 0{,}4 = 0{,}48$ или 48 %;

Частота генотипа *аа* равна (рассчитанная выше) равна 0,16.

Таким образом, частота аллеля *А* или $pA = 0{,}6$;

частота аллеля *а* или $qa = 0{,}4$;

частота генотипов: $0{,}36AA + 0{,}48Aa + 0{,}16aa$.

Важным моментом в популяционных задачах является определение генетической структуры под влиянием разных факторов. На изменение генетической структуры популяции оказывают влияние отбор, скрещивание, мутации, генетико-автоматические процессы.

Эффективность отбора зависит от типа действия генов. При полной пенетрантности доминантного гена от него можно избавиться практически за одно поколение, выбраковав все доминантные фенотипы, т.е. генотипы *АА* и *Аа*. При этом этот отбор идет как против гомозигот, так и гетерозигот. Все остальные животные однородны по желательному фенотипу и по генотипу – *аа*.

Отбор против рецессивного гена требует много поколений. Убрать из популяции рецессивный ген можно, выбраковывая гомозиготы *аа*. Но в популяции будет сохраняться рецессивный ген за счет гетерозигот *Аа*, т.к. этих животных по фенотипу невозможно отличить от гомозигот *АА*.

Пример 2. Имеется стадо животных следующей генетической структуры популяции: 0,36 *АА* + 0,48 *Аа* + 0,16 *аа*. К чему приведет отбор против рецессивного гена?

В данной популяции частота рецессивного гена равна 0,4, доминантного – 0,6.

Частоту рецессивного аллеля *а* (qa):

$$qa = \sqrt{q^2 \text{аа}} = \sqrt{0{,}16} = 0{,}4$$

Частоту доминантного аллеля *А* (pA): Так как $pA + qa = 1$, то $pA = 1 - qa = 1 - 0{,}4 = 0{,}6$

После выбраковки рецессивов в исходной популяции необходимо пересчитать соотношение в популяции доминантных гомо- и гетерозигот:

$$0{,}36\ AA + 0{,}48\ Aa$$

$$AA - \frac{0{,}36}{0{,}36+0{,}48} = \frac{0{,}36}{0{,}84} = 0{,}43 \qquad \text{и} \qquad Aa - \frac{0{,}48}{0{,}36+0{,}48} = \frac{0{,}48}{0{,}84} = 0{,}57$$

Таким образом, структура исходной популяции после выбраковки рецессивов будет: 0,43 *AA* + 0,57 *Aa*

Чтобы получить генетическую структуру популяции следующего поколения, необходимо определить частоты гамет с аллелями *A* и *a*. Генотип *AA* продуцирует гаметы одного типа *A*, и их частота будет равна частоте генотипа *AA* – 0,43. Генотип *Aa* продуцирует два типа гамет, половину гамет *A* и половину *a*. Исходя из этого, частота гамет с аллелями *A* будет равна:

$$pA = 0{,}43 + ½ \times 0{,}57 = 0{,}715;$$

частота рецессивного аллеля – $qa = ½ \times 0{,}57 = 0{,}285$.

Зная частоту аллелей *A* и *a*, можно определить структуру популяции в первом поколении:

F_1

Типы гамет		Самцов	
		0,715 *A*	0,285 *a*
Самок	0,715 *A*	0,511 *AA*	0,204 *Aa*
	0,285 *a*	0,204 *Aa*	0,081 *aa*

т.е. F_1 0,511 *AA* + 0,408 *Aa* + 0,081 *aa*

Далее выбракуем снова рецессивов и повторим расчеты:

$$AA - \frac{0{,}511}{0{,}511+0{,}408} = \frac{0{,}511}{0{,}919} = 0{,}556 \qquad \text{и} \qquad Aa - \frac{0{,}408}{0{,}511+0{,}408} = \frac{0{,}408}{0{,}919} = 0{,}444$$

После выбраковки рецессивов получим следующую структуру популяции в первом поколении:

$$F_1 \quad 0{,}556\ AA + 0{,}444\ Aa$$

Определим частоты генотипов в данной популяции:

$$pA = 0{,}556 + ½ \times 0{,}444 = 0{,}778;$$
$$qa = ½ \times 0{,}444 = 0{,}222.$$

Определим структуру популяции во втором поколении: F_2

Типы гамет		Самцов	
		0,778 *A*	0,222 *a*
Самок	0,778 *A*	0,605 *AA*	0,173 *Aa*
	0,222 *a*	0,173 *Aa*	0,049 *aa*

т.е. F_2 0,605 *AA* + 0,346 *Aa* + 0,049 *aa*

Таким образом, мы видим, что отбор рецессивного гена затруднен тем, что он скрывается у гетерозигот. Полностью рецессивный ген может быть исключен из популяции только в результате выбраковки и гетерозигот, которые могут быть определены при индивидуальном анализе в анализирующем скрещивании.

Контрольные задания

Задание 1. В популяции животных на 20000 особей встречается один альбинос. Необходимо вычислить частоту доминантного и рецессивного аллелей и определить генетическую структуру популяции.

Задание 2. У каракульских овец доминантный ген (ширази) обусловливающий серую окраску меха, в гомозиготном состоянии летален. Рецессивный аллель (араби) обуславливает черную окраску меха. При обследовании отары каракульских овец установлено, что 368 животных имеют черную, а 742 – серую окраску меха. Определить частоты рецессивных и доминантных аллелей.

Задание 3. У крупного рогатого скота породы шортгорн красная масть неполно доминирует над белой, гетерозиготные животные – чалые. В популяции этой породы было зарегистрировано 3780 чалых, 4169 красных и 756 белых животных. Определить частоты рецессивных и доминантных аллелей.

Задание 4. У кур черное оперение не полно доминирует над белым. Гетерозиготные особи имеют голубое оперение. Из 2400 кур птицефермы 384 имели черное оперение, 1152 – голубое, остальные – белое. Установите частоту гена, обуславливающего белое оперение.

Задание 5. В свободно размножающейся популяции доля особей *AA* равна 0,81. Какая часть должна быть гетерозиготной?

Задание 6. У кроликов окраска волосяного покрова «шиншилла» (c^{ch}) доминирует над альбинизмом (c^{a}). Гетерозиготы $c^{ch}c^{a}$ имеют светло-белую окраску. На кролиководческой ферме среди молодняка кроликов шиншилла произошло выщепление альбиносов. Из 5400 крольчат 17 оказались альбиносами. Определить частоты рецессивных и доминантных аллелей.

Задание 7. Какова концентрация доминантного гена *R*, если гомозиготы по рецессивному гену *r* составляют такой процент от всех популяций: 49, 36, 25, 4? Определите генетическую структуру этих популяций.

Задание 8. У крупного рогатого скота шортгорнской породы было установлено следующее расщепление по масти: 4169 красных, 3780 чалых и 756 белых особей. Красная масть обусловлена геном *R*, белая – геном *r*. У гетерозигот формируется чалая масть. Определите частоту фенотипов, концентрацию генов *R* и *r* и структуру популяции по генотипам.

Задание 9. У крупного рогатого скота наблюдается обусловленное рецессивным геном наследственное заболевание бесшерстность, при котором телята рождаются почти голыми и погибают после рождения. В стаде шведского черно-пестрого скота среди 330 новорожденных телят 42 оказались бесшерстными.

Какова частота этого заболевания?

Какова частота рецессивного аллеля?

Какова частота доминантного аллеля?

Какова частота гомо- и гетерозигот?

Какова вероятность появления бесшерстных телят в следующем поколении при условии случайного спаривания фенотипически здоровых животных?

Задание 10. У мериносов было обнаружено появление телят с наследственной формой нарушения функции щитовидной железы (зоб). Зобатые ягнята очень чувствительны к холоду. Значительная часть из них гибнет в течение первого года жизни.

В отаре мериносовых овец среди 936 ягнят 50 были зобатые.

1. Какова частота этого заболевания?

2. Какова частота рецессивного аллеля?

3. Какова частота доминантного аллеля?

4. Сколько животных являются гетерозиготными?

5. Какой будет структура популяции в следующем поколении при условии случайного спаривания фенотипически здоровых животных?

Задание 11. У лошадей верховых пород наблюдается обусловленное рецессивным геном наследственное заболевание геморрагический диатез (носовое кровотечение). При сильном кровотечении кровь при вдохе может попасть в легкие и вызвать немедленную смерть.

На конезаводе при обследовании 146 лошадей были обнаружены трое животных с геморрагическим диатезом.

1. Какова частота этого заболевания?

2. Какова частота рецессивного аллеля?

3. Какова частота доминантного аллеля?

4. Сколько животных являются гетерозиготными?

5. Какой будет структура популяции в следующем поколении при условии случайного спаривания фенотипически здоровых животных?

Задание 12. В одном из чистопородных стад суффольков наблюдалось рождение ягнят с атаксией (резким нарушением координации движения), обусловленное аутосомным рецессивным геном.

В отаре суффольков среди 452 новорожденных было семь ягнят с атаксией.

1. Какова частота этого заболевания?

2. Какова частота рецессивного аллеля?

3. Какова частота гомо- и гетерозигот?

4. Какова вероятность появления ягнят с атаксией в следующем поколении при условии случайного спаривания фенотипически здоровых животных?

Задание 13. В хозяйстве, разводящем свиней йоркширской породы среди 600 потомков, из которых 325 хрячков, выявили 10 крипторхов (аномалия внутриутробного развития плода, при которой одно или два яичка не опускаются до своего нормального положения в мошонку).

1. Какова частота этого заболевания?

2. Какова частота рецессивного аллеля?

3. Какова частота гомо- и гетерозигот?

4. Какова вероятность появления хрячков-крипторхов в следующем поколении при условии случайного спаривания фенотипически здоровых животных?

18 ГРУППИРОВКА ДАННЫХ И ПОСТРОЕНИЕ ВАРИАЦИОННОГО РЯДА

Цель занятия. Ознакомление с различными типами распределения признаков и приобретение навыка графического из изображения. На основе вариационных кривых уметь распознавать характер распределения признаков.

Систематизация первичных данных для извлечения заключенной в них информации называют *группировкой*.

Группировка данных может быть выражена в виде *генеральной* или *выборочной* совокупности.

Генеральная совокупность – это большой массив животных, интересующих исследователей (например, животные черно-пестрой породы). Изучение всех членов генеральной совокупности, т.е. метод сплошного обследования требует много времени. Поэтому, для изучения генеральной совокупности составляют *выборку*.

Выборочная совокупность или выборка – часть генеральной совокупности, которая отражает ее свойства и отобрана в случайном порядке.

Объем генеральной совокупности в биометрии принято обозначать буквой N, а выборочной – n. Чем больше объем выборки, тем выше ее репрезентативность. *Репрезентативность* – это свойство выборки (выборочной совокупности) отражать характеристики генеральной совокупности.

Выборка считается малой, если в нее включено 30 или менее членов – $n < 30$, и большой – при $n > 30$. Это важно учитывать, так как техника расчетов основных биометрических показателей для большой и малой выборок различна.

К числу важных показателей, которые используются в генетике и зоотехнии относятся следующие:

I Средние величины – средняя арифметическая, средняя взвешенная, средняя геометрическая, средняя гармоническая, мода, медиана;

II Показатели разнообразия признака: лимиты, среднее квадратическое отклонение, коэффициент вариации, нормированное отклонение;

III Показатели связи между признаками: коэффициент фенотипической и генетической корреляции, регрессии и до.;

IV Показатели соответствия выборочных данных параметрам генеральной совокупности, т.е. репрезентативности.

В группе особей, взятых для изучения, различные вариации признаков встречаются неодинаковое число раз. Частота проявления определенных значений признака в совокупности называется *распределением*.

Распределение признака можно изобразить в виде вариационного ряда, вариационной кривой или в виде гистограммы.

Пример 1. При изучении генеральной совокупности по молочной продуктивности коров-первотелок голштинской породы составлена следующая выборка, численность 100 голов (объем выборки n = 100).

Таблица 27 – Удой коров-первотелок за 305 дней лактации

5830	5806	4196	4635	7783	5916	6042	7666	4675	5713
5024	7075	4337	4472	6166	5428	6345	9894	5321	5290
8140	4914	5312	5977	2786	3387	4859	6053	9340	8204
3000	6323	5929	6079	4839	5613	5415	4843	6196	7283
7839	6684	4242	5594	5646	5400	6083	5485	6212	5043
4113	4731	5862	3307	6391	4036	4905	6753	6137	5691
5614	7235	4203	6208	3764	5046	3907	4166	5078	8212
4282	4875	8021	4836	5346	6124	5955	3977	5310	6733
5806	7848	4890	5870	5784	4690	4813	3311	5019	5772
7128	6705	5004	5141	7159	5196	6076	10211	4636	9401

Для построения вариационного прежде всего следует найти лимиты – минимальное и максимальное значения вариант.

Минимальная варианта – X_{min} = 2786 кг

Максимальная варианта – X_{max} = 10211 кг

Для составления вариационного ряда нужно найти величину классового промежутка K, которая определяется по формуле:

$$К = \frac{X_{max} - X_{min}}{\text{число классов}} \qquad (10)$$

Рекомендуемое число классов вариационного ряда в зависимости от объема выборки представлено в таблице 28.

Таблица 28 – Рекомендуемое число классов вариационного ряда в зависимости от объема выборки

Объем выборки (от-до)	Число классов
25-40	5-6
40-60	6-8
60-100	7-10
100-200	8-12
более 200	10-15

$$К = \frac{X_{max} - X_{min}}{\text{число классов}} = \frac{10211-2786}{7} = 1060 \approx 1100$$

Установив границы классов, приступаем к разноске вариант по классам и оформляем все в виде таблицы 29.

Таблица 29 – Разноска по классам данных удоя 100 коров

Границы классов	Частота
2700-3799	6
3800-4899	23
4900-5999	36
6000-7099	20
7100-8199	10
8200-9299	3
9300-10399	2
∑	**100**

Вариационный ряд можно изобразить графически: по горизонтальной оси указывают границы классов, по вертикальной – частоты.

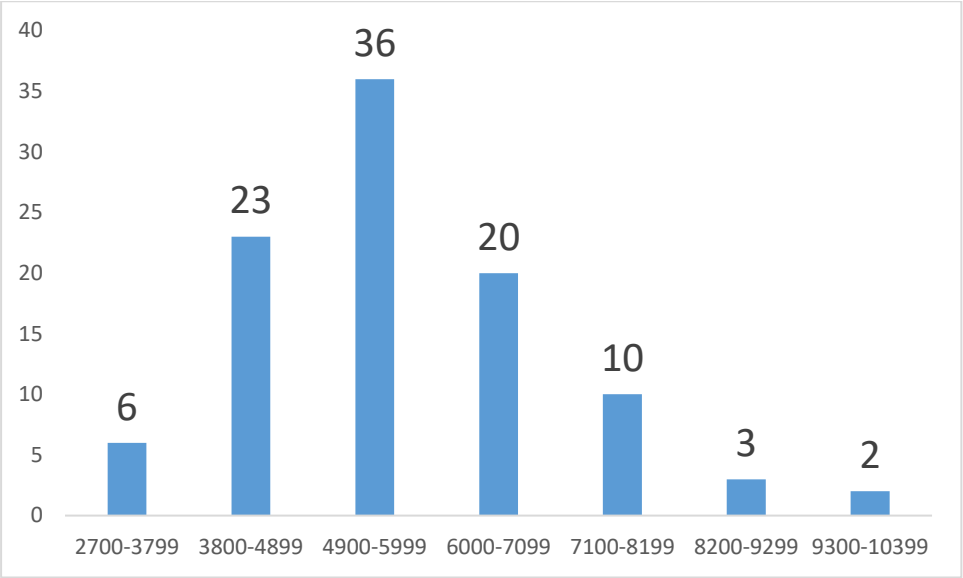


Рисунок 25 – Графическое изображение вариационного ряда по удою коров за 305 дней лактации (гистограмма)

Согласно гистограмме, можно сделать заключение о том, что наибольшее количество коров – 36 голов – с продуктивностью с диапазоном 4900-5999 кг молока; 23 головы – с продуктивностью 3800-4899 кг; 20 голов – с продуктивностью 6000-7099 кг молока.

Также можно построить *вариационную кривую* или линейную кривую.

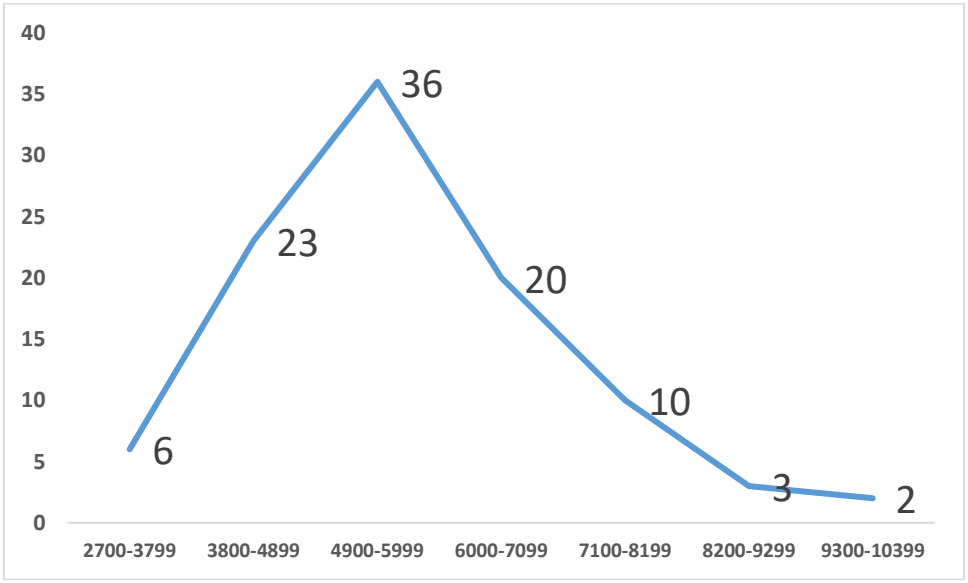


Рисунок 26 – Графическое изображение вариационного ряда по удою коров за 305 дней лактации (линейная кривая)

При нормальном распределении кривая симметрична к перпендикуляру. (рисунок 27)

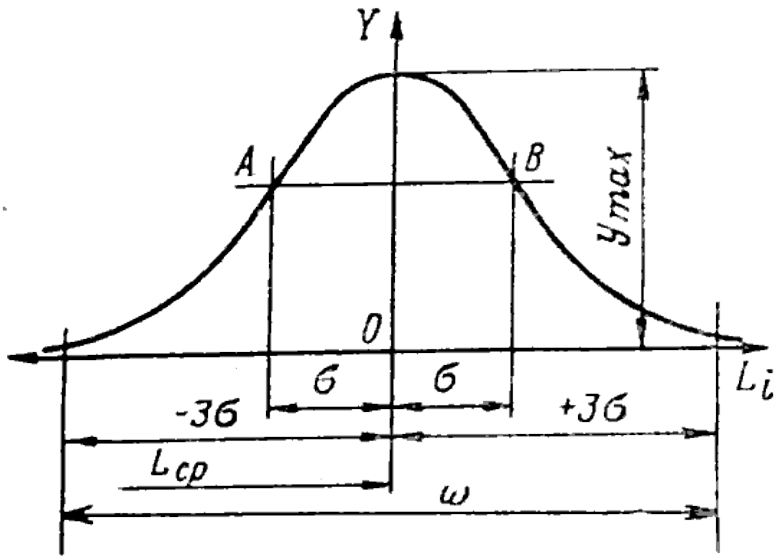


Рисунок 27 – Кривая нормального распределения

Нормальная кривая в зависимости от разнообразия признака может иметь три формы – высокую, плоскую и низкую (рисунок 28).

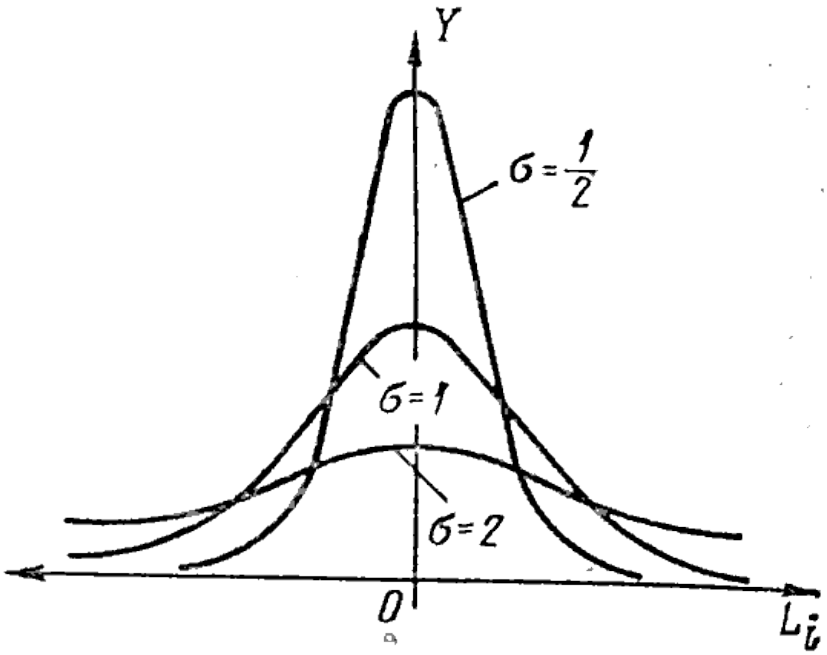


Рисунок 28 – Типы нормальных кривых в зависимости от разнообразия признаков

Контрольные задания

Задание 1. Построить вариационный ряд, изобразить его графически, определить тип и характер кривой, используя следующий массив значений яйценоскости кур, шт.:

248	207	180	166	213	158	204	193	164	197
149	290	208	155	219	189	199	152	205	132
295	126	194	238	191	200	218	282	138	200
230	173	140	256	190	183	245	224	260	150
200	185	243	210	178	210	184	191	270	184

Задание 2. Построить вариационный ряд, изобразить его графически, определить тип и характер кривой, используя следующий массив значений живой массы коров голштинской породы, кг:

529	497	530	545	436	515	481	500	520	527
562	518	552	479	487	505	501	493	507	515
523	557	545	509	515	504	535	535	559	524
469	493	527	490	541	485	511	521	527	480
543	510	547	538	475	583	497	520	505	531
518	472	520	531	512	518	515	541	510	462

Задание 3. Построить вариационный ряд, изобразить его графически, определить тип и характер кривой, используя следующий массив значений по содержанию жира в молоке у коров черно-пестрой породы, %:

3,96	3,96	3,77	3,78	3,63	3,65	3,66	3,57	3,58	3,72
3,62	3,97	3,78	3,78	3,54	3,66	3,66	3,66	3,56	3,78
3,72	3,95	3,81	3,79	3,52	3,75	3,78	3,68	3,87	3,66
3,74	3,75	3,82	3,56	3,67	3,74	3,78	3,78	3,91	3,54
3,76	3,77	3,72	3,62	3,78	3,76	3,57	3,74	3,96	3,67

19 ВЫЧИСЛЕНИЕ СРЕДНИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ РАЗНООБРАЗИЯ

Цель занятия. Научиться вычислять средние показатели разнообразия признаков с помощью простой и взвешенной средней арифметической в зависимости от поставленных задач и числа животных в выборке.

Простая средняя арифметическая (M). Наиболее распространенный и широко применяемый генетико-статистический показатель среднего значения варьирующего признака при количественном его выражении.

Формула для определения средней арифметической следующая:

$$M = \frac{V_1+V_2+\ldots+V_n}{n}, \qquad (11)$$

где V – величина варьирующего признака у каждой особи данной совокупности;

n – число особей, входящие в данную совокупность.

Пример 1. Найти среднюю живую массу телят при рождении. Теленок № 1 – живой массой 25 кг; теленок № 2 – живой массой 27 кг; теленок № 3 – живой массой 29 кг; теленок № 4 – живой массой 30 кг.

$$M = \frac{25+27+29+30}{4} = 28 \text{ кг}$$

Таким образом, средняя живая масса телят при рождении в данной выборки составляет 28 кг.

Взвешенная средняя арифметическая ($M_{взв.}$). Иногда в результатах исследований одно и тоже значение встречается в выборке несколько раз, поэтому в расчетах можно применить следующую формулу:

$$M_{взв.} = \frac{V_1*p_1+V_2*p_2+\ldots+V_n*p_n}{p_1+p_2+\ldots+p_n}, \qquad (12)$$

где p – объем выборки.

Пример 2. Найти среднюю массу яиц кур-несушек. Объем выборки 70 голов. Из данной совокупности 30 кур-несушек имели массу

яйца – 50 г; 25 кур-несушек имели массу яйца – 55 г; 15 кур-несушек имели массу яйца – 60 г.

$$M_{взв.} = \frac{30 \times 50 + 25 \times 55 + 15 \times 60}{70} = 54 \text{ г}$$

Таким образом, средняя масса яиц кур-несушек составляет 54 г.

Контрольные задания

Задание 1. Вычислить среднюю живую массу ягнят при рождении, кг: 3,0; 4,5; 3,5; 4,6; 5,0; 3,0; 6,5.

Задание 2. Вычислить среднюю молочную продуктивность коров, кг: 5899; 5622; 6178; 6577; 6166; 5486; 5286; 5678; 5503.

Задание 3. Вычислить среднюю арифметическую (взвешенную) Среднего содержания жира в молоке коров. Из данной совокупности 45 голов имели процентное содержание жира в молоке 3,6 %; 15 голов – 3,7 %; 15 голов – 3,8 %; 10 голов – 3,9 %; 15 голов – 4,0 %.

Задание 4. Средняя тонина шерсти (мк) в хозяйствах составила:

Хозяйство	№ 1	№ 2	№ 3
Число животных	2145	2578	1063
Тонина шерсти, мк	20	19	25

Вычислить среднюю арифметическую (взвешенную) тонины шерсти.

20 ПОКАЗАТЕЛИ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ

Цель занятия. Освоение методов вычисления показателей разнообразия и изменчивости признаков в селекции.

Лимиты *(Lim).* Самый простой способ определения изменчивости состоит в сопоставлении максимального и минимального значения варьирующего признака в данной совокупности. Минимальное значение обозначается X_{min}, максимальное – X_{max}. Чем больше разница между этими значениями, тем больше вариабельность признака.

Лимит находится по следующей формуле:

$$Lim = X_{max} - X_{min} \qquad (13)$$

Пример 1. В группе коров голштинской породы по показателю жирномолочности X_{max} = 4,5 %, а X_{min} = 3,5 %, то изменчивость выражена разностью $Lim = 4,0 - 3,5 = 1,0$ %.

В группе коров черно-пестрой породы по показателю жирномолочности X_{max} = 4,8 %, а X_{min} = 3,2 %, то изменчивость выражена разностью $Lim = 4,8 - 3,2 = 1,6$ %.

В результате, изменчивость жирномолочности у коров черно-пестрой породы больше (1,6 %), чем у коров голштинской породы (1,0 %).

Дисперсия (варианса) *(σ^2).* Дисперсия указывает на степень разнообразия показателя *X* у членов совокупности.

Дисперсия, измеряющая изменчивость признака, выражает ее через средний квадрат отклонения каждого члена совокупности от средней арифметической данного признака и рассчитывается по следующей формуле:

$$\sigma^2 = \Sigma (X - M)^2 / n, \qquad (14)$$

Пример 2. При изучении многоплодия у свиноматок крупной белой породы в хозяйстве были получены следующие результаты (таблица 30).

Таблица 30 – Показатели многоплодия у свиноматок, гол.

№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5
8	9	10	7	6

Из данных, характеризующих многоплодия у свиноматок можно составить простой вариационный ряд, который даст следующее значение вариантов и их отклонений от средней арифметической (таблица 31).

Таблица 31 – Составление вариационного ряда

Показатель	Свиноматка					Решение
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	
Варианты ряда, *X*, см	6	9	10	7	8	M = Σ *V/n* = 40/5 = 8 см
X – M	6 – 8= –2	9 – 8 = 1	10 – 8 = 2	7 – 8 = –1	8 – 8 = 0	Σ *(V – M)* = *0*
$(X – M)^2$	4	1	4	1	0	Σ $(V – M)^2$ = 10

Мы получили величину дисперсии, выражающую изменчивость признака в данной совокупности $(X – M)^2 = 10$.

Далее делим полученное значение на число наблюдений (*n*), то получим величину дисперсии, выражающею изменчивость признака в данной совокупности: $\sigma^2 = \Sigma (X – M)^2 / n = 10 / 5 = 2$. Таким образом, средний уровень размаха признака от средней арифметической равно 2.

Среднее квадратическое отклонение (σ) – статистическая величина для измерения изменчивости количественных и качественных членов совокупности.

Среднее квадратическое отклонение для большой выборки (n > 30) рассчитывается по формуле:

$$\sigma = \sqrt{\frac{\Sigma(X-M)^2}{n}} \qquad (15)$$

Среднее квадратическое отклонение для малой выборки (n < 30) рассчитывается по формуле:

$$\sigma = \sqrt{\frac{\Sigma(X-M)^2}{n-1}} \qquad (16)$$

Среднее квадратическое отклонение показывает, насколько в среднем каждый вариант отклоняется от средней арифметической, вычисленной для данной совокупности. Чем больше значение среднего квадратического отклонения, тем больше изменчивость данного признака в совокупности.

Среднее квадратическое отклонение выражают в виде следующей записи: $M \pm 3\sigma$.

Пример 3. В стаде коров голштинской породы средняя молочная продуктивность была на уровне 8000 кг молока за лактацию, а изменчивость удоя выражается σ = 700 кг

Исходя их данных, видно, что наибольший удой в данном стаде $M + 3\sigma = 8000 + 3 \times 700 = 10100$ кг;
наименьшая $M - 3\sigma = 8000 - 3 \times 700 = 5900$ кг.

Следовательно, весь размах изменчивости удоя в стаде выразится $X_{min} = 5900$ кг и $X_{max} = 10100$ кг.

По размаху изменчивости можно рассчитать приближенное значение среднего квадратического отклонения. Зная, что в пределах лимита содержится шесть сигм, можно вычислить значение одной сигмы.

σ = лимит / 6 = (10100-5900) / 6 = 700 кг.

Пример 4. Определить изменчивость живой массы поросят, если в группе было 10 голов со следующими значениями: 10; 9; 9; 13; 8; 11; 11; 12; 8; 10 кг.

Обработка данных этой выборки приводится в таблице 32.

Таблица 32 – Вычисление σ для малой выборки

№	Настиг шерсти, X	X^2	$M = \frac{\Sigma V}{n} = \frac{101}{10} = 10{,}1$ кг $\sigma = \sqrt{\frac{\alpha}{n-1}}$; $\alpha = \Sigma VX^2 - \frac{(\Sigma X)^2}{n} = 1045 - \frac{101^2}{10} = 24{,}9$ $\sigma = \sqrt{\frac{24{,}9}{10-1}} = \sqrt{2{,}77} = 1{,}67$ кг
1	10	100	
2	9	81	
3	9	81	
4	13	169	
5	8	64	
6	11	121	
7	11	121	
8	12	144	
9	8	64	
10	10	100	
n = 10	ΣX=101	ΣX^2=1045	

Обработка выборки заключается в составлении столбцов со значениями X и X^2 и последующим суммированием по каждому столбцу.

По результатам расчета примера видно, что сигма $\sigma = 1{,}67$ кг, а значение средней арифметической по живой массе 10,1 кг.

Коэффициент изменчивости (C_V). Коэффициент изменчивости (вариации) показывает изменчивость признака в совокупности и выражается в процентах.

Коэффициент изменчивости рассчитывается по следующей формуле:

$$C_V = \frac{\sigma}{\text{M}} \times 100\ \% \qquad (17)$$

Из формулы видно, что коэффициент вариации получается путем процентного выражения среднего квадратического отклонения σ от своей средней арифметической.

Пример 5. Средняя живая масса коров равна 500 кг, а изменчивость, выраженная через σ, равна 46 кг. Отсюда, коэффициент вариации удоя в стаде будет равен:

$$C_V = \frac{46}{500} \times 100 = 9{,}2\ \%$$

Чем больше значение коэффициента вариации, тем больше изменчивость признака у членов совокупности.

Контрольные задания

Задание 1. При обследовании крупного рогатого скота голштинской породы на лейкоз количество лейкоцитов в 1 мм^3 крови было 2500-8000; группе коров черно-пестрой породы 4000-10000. Определить лимит в двух группах и какова будет изменчивость признака.

Задание 2. Живая масса телят при рождении: 20, 45, 48, 26, 50, 23, 38, 46. Рассчитайте дисперсию и средний уровень размаха признака от средней арифметической.

Задание 3. Получены следующие показатели содержания лизина в молоке коров, мг%: 2,45; 2,60; 1,90; 2,50; 2,42; 2,96; 2,39; 2,42; 2,72; 2,54. Рассчитайте среднее квадратическое отклонение.

Задание 4. При оценке яйценоскости кур получены следующие результаты: 225, 193, 271, 208, 212, 191, 170, 189, 163. Рассчитайте среднее квадратическое отклонение.

Задание 5. Средняя живая масса коров в стаде 601 кг, а изменчивость по живой массе 9,2 кг. Рассчитайте весь размах изменчивости.

Задание 6. Средний настриг шерсти овец породы советский меринос составил 5,39 кг, а изменчивость – 0,19 кг. Какой будет размах изменчивости?

Задание 7. Рассчитайте коэффициент вариации по удою коров, если средний удой по стаду составил 9600 кг молока, а изменчивость – 55 кг.

Задание 8. Рассчитайте коэффициент вариации по среднесуточному приросту живой массы свиней, если среднесуточный прирост живой массы по стаду составил 120 кг, а изменчивость 6,2 кг.

21 ПОКАЗАТЕЛИ СВЯЗИ МЕЖДУ ПРИЗНАКАМИ

Коэффициент корреляции (r) – наиболее распространенный коэффициент связи, который позволяет определить величину и направление связи.

Коэффициент корреляции выражается десятичной дробью и может принимать значения от 0 до ± 1. Знаки + и – указывают на направление связи. Чем больше значение r к 1, тем больше связь между данными признаками. Если $r_{xy} > 0{,}70$, то связь сильная; $0{,}50 < r_{xy} < 0{,}69$ – средняя; $0{,}30 < r_{xy} < 0{,}49$ – умеренная; $0{,}20 < |r_{xy}| < 0{,}29$ – слабая, $r_{xy} < 0{,}19$ – очень слабая. Если $r = 0$, то это указывает на отсутствие связи.

Коэффициент корреляции для малых выборок рассчитывается по следующей формуле:

$$r = \frac{\Sigma_{xy} - \frac{\Sigma x \cdot \Sigma y}{n}}{\sqrt{\alpha_x \cdot \alpha_y}}, \qquad (18)$$

где $\alpha_x = \Sigma x^2 - \frac{(\Sigma x)^2}{n}$ (19) и $\alpha_y = \Sigma y^2 - \frac{(\Sigma y)^2}{n}$ (20)

x – варианты первого признака;
y – варианты второго признака;
n – число наблюдений.

Пример 1. Определить величину и направление связи между живой массой овец (x) и настригом шерсти (y) (n = 10).

Представим в виде вариационного ряда данные показатели, записывая парно эти данные (живой масса овец – и их настриг шерсти), и произведем вычисления показателей, входящих в формулу для вычисления коэффициента корреляции: xy, x^2, y^2 (таблица 33).

Подставим полученные суммы Σx, Σx^2, Σy, Σy^2, Σxy в формулу (18), а также по формулам (19) и (20) вычислим значения α_x и α_y:

$$\alpha_x = \Sigma x^2 - \frac{(\Sigma x)^2}{n} = \quad 43{,}84 - \frac{20{,}8^2}{10} = 0{,}576$$

$$\alpha_y = \Sigma y^2 - \frac{(\Sigma y)^2}{n} = 464670 - \frac{2138^2}{10} = 7565{,}6$$

Таблица 33 – Порядок расчета коэффициента корреляции

№ п/п	Живая масса овец, кг, *x*	Настриг шерсти, кг, *y*	*xy*	x^2	y^2
1	2,1	225	472,5	4,41	50625
2	2	193	386	4,00	37249
3	2,4	271	650,4	5,76	73441
4	2,2	208	457,6	4,84	43264
5	2,2	201	442,2	4,84	40401
6	1,7	212	360,4	2,89	44944
7	2	189	378	4,00	35721
8	1,8	200	360	3,24	40000
9	2,5	256	640	6,25	65536
10	1,9	183	347,7	3,61	33489
	$\Sigma x = 20,8$	$\Sigma y = 2138$	$\Sigma xy = 4494,8$	$\Sigma x^2 = 43,84$	$\Sigma y^2 = 464670$

Вычислим коэффициент корреляции:

$$r = \frac{\Sigma_{xy} - \frac{\Sigma x \cdot \Sigma y}{n}}{\sqrt{\alpha_x \cdot \alpha_y}} = \frac{4494,8 - \frac{20,8 \cdot 2138}{10}}{\sqrt{0,576 \cdot 7565,6}} = \frac{4494,8 - 4447,04}{\sqrt{4357,7856}} = \frac{47,76}{66,01} = +0,72$$

Таким образом, связь между живой массой овец и настригом шерсти значительная и положительная, т.е. чем больше живая масса овец, тем больше настриг шерсти.

Контрольные задания

Задание 1. Определить генетическую корреляцию между содержанием белка и жира в молоке 10 коров и их 10 дочерей по следующим данным:

Таблица 34 – Данные содержания белка и жира матерей и их дочерей, %

Содержание белка		Содержание жира	
дочери	матери	дочери	матери
3,1	3,0	4,0	3,9
3,3	3,1	4,2	4,0
3,2	3,2	4,1	4,0
3,0	3,1	4,0	3,8
3,4	3,3	4,3	4,2
3,1	3,2	4,2	4,0

Задание 2. Вычислить коэффициент корреляции между живой массой матерей и живой массы телят при рождении по следующим данным:

Живая масса матерей	Живая масса телят	Живая масса матерей	Живая масса телят	Живая масса матерей	Живая масса телят
380	20	395	28	415	29
479	45	493	50	438	33
500	48	480	49	450	42
405	26	475	44	395	30
463	48	390	23	423	23
412	28	453	35	485	48

Задание 3. Вычислить коэффициент корреляции между удоем и содержанием жира и белка в молоке коров по следующим данным:

Удой за всю лактацию, кг – 1 л.	Жир за всю лактацию, % – 1 л.	Белок за всю лактацию, % – 1 л.
14438	3,59	3,02
11488	3,67	3,04
11395	3,84	3,12
11314	3,8	3,10
10657	3,6	3,00
10055	3,85	3,12
9805	4,11	3,12
9270	3,92	3,10
9158	3,94	3,09
8998	3,82	3,14
8824	3,88	3,12
8715	2,88	2,34
8571	3,75	3,11
8270	3,83	3,08
8212	2,93	2,45
8033	3,08	2,50
8005	3,97	3,10
7957	3,9	3,14
7950	3,6	3,00

Задание 4. Вычислить коэффициент корреляции между живой массой кур и яйценоскостью по следующим данным:

Живая масса кур, кг	Яйценос-кость, шт.	Живая масса кур, кг	Яйценос-кость, шт.	Живая масса кур, кг	Яйценос-кость, шт.
2,1	225	2,0	189	2,0	213
2,0	193	1,8	200	1,9	190
2,4	271	2,5	256	2,0	200
2,2	208	1,9	183	2,2	203
1,7	201	2,3	207	2,1	221

22 ОПРЕДЕЛЕНИЕ КРИТЕРИЯ ДОСТОВЕРНОСТИ И СООТВЕТСТВИЯ

Цель занятия. Освоение метода t-критерий Стьюдента и использование его при решении генетико-селекционных задач

Критерий Стьюдента (t-критерий – статистический инструмент, который позволяет оценить значимость различий между средними значениями двух выборок или между выборочным средним и теоретическим значением.

Достоверное значение определяется по специальной таблице Стьюдента, в которой приведены значения *v* и *t* при разных уровнях вероятности *P* (таблица 35).

Таблица 35 – Критические значения t-критерия Стьюдента, P

Числа степеней свободы (*v*)	Уровни значимости, %			Числа степеней свободы (*v*)	Уровни значимости, %		
	0,95	*0,99*	*0,999*		*0,95*	*0,99*	*0,999*
	значения *t*				значения *t*		
1	12,71	63,66	63,7	18	2,10	2,88	3,92
2	4,30	9,92	31,60	19	2,09	2,86	3,88
3	3,18	5,84	12,92	20	2,09	2,85	3,85
4	2,78	4,60	8,61	21	2,08	2,83	3,82
5	2,57	4,03	6,87	22	2,07	2,82	3,79
6	2,45	3,71	5,96	23	2,07	2,81	3,77
7	2,37	3,50	5,41	24	2,06	2,80	3,75
8	2,31	3,36	5,04	25	2,06	2,79	3,73
9	2,26	3,25	4,78	26	2,06	2,78	3,71
10	2,23	3,17	4,59	27	2,05	2,77	3,69
11	2,20	3,11	4,44	28	2,05	2,76	3,67
12	2,18	3,05	4,32	29	2,05	2,76	3,66
13	2,16	3,01	4,22	30	2,04	2,75	3,65
14	2,14	2,98	4,14	40	2,02	2,70	3,55
15	2,13	2,95	4,07	60	2,00	2,66	3,46
16	2,12	2,92	4,02	120	1,98	2,62	3,37
17	2,11	2,90	3,97	∞	1,96	2,58	3,29

Для сравнения средних арифметических ***двух независимых совокупностей*** критерий *t* вычисляют по формуле:

$$t = \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_{M_1}^2 + m_{M_2}^2}}, \qquad (22)$$

где M_1 – средняя арифметическая одной группы;

M_2 – средняя арифметическая другой группы;

$m_{M_1}^2$ – ошибка выборочности одной группы;

$m_{M_2}^2$ – ошибка выборочности другой группы

Вычисленное значение критерия t сравнивают с табличным (критическим, стандартным) значением.

Нулевая гипотеза, т.е. гипотеза о случайном характере различий M_1 и M_2, принимается, если $t_{выч.} < t_{табл.}$ при числе степеней свободы $\nu = n_1 + n_2 - 2$ и выбранном уровне значимости (0,95; 0,99; 0,999). Тем самым признается принадлежность двух выборок одной генеральной совокупности.

Нулевая гипотеза отвергается, если $t_{выч.} \geq t_{табл}$. Тем самым признается принадлежность двух выборок разным генеральным совокупностям. Иными словами, разность между M_1 и M_2 признается неслучайной – достоверной, убедительной.

Пример 1. При изучении влияния кормовой добавки «Гумосил» на молочную продуктивность коров опытным животным (II группа, n = 8) добавляли в корм 0,2 мл на 1 кг живой массы кормовой добавки «Гумосил». Контрольная группа (I группа, n = 9) такой добавки не получала. Были получены следующие результаты молочной продуктивности коров: I группа $M \pm m$ = 6525 ± 18 кг; II группа $M \pm m$ = 6943 ± 20 кг. Рассчитать критерий достоверности по Стьюденту.

Подставим полученные данные в формулу 22:

$$t_{\text{выч.}} = \frac{6943 - 6525}{\sqrt{20^2 + 18^2}} = \frac{418}{26{,}9} = 15{,}5$$

Вначале находим числе степеней свободы:

$\nu = n_1 + n_2 - 2 = 8 + 9 - 2 = 15$.

Далее входим в таблицу 34 и находим:

$t_{табл.} = 2{,}13$ при P = 0,95

$t_{табл.} = 2{,}95$ при P = 0,99

$t_{табл.} = 4{,}07$ при P = 0,999

Отсюда делаем вывод, что $t_{выч.} > t_{табл.}$ для всех трех уровней значимости. Следовательно, нулевая гипотеза должна быть опровергнута на самом строгом уровне значимости P ≥ 0,999. Это означает, что с ве-

роятностью P ≥ 0,999 мы можем утверждать эффективность применения кормовой добавки «Гумосил» в концентрации 0,2 мл на 1 кг живой массы в качестве кормовой добавки при кормлении коров.

Контрольные задания

Задание 1. При изучении влияния способа содержания коров-первотелок на их молочную продуктивность были получены следующие результаты по удою за 305 дней лактации: I группа (n=100), беспривязный способ содержания $M \pm m = 7398 \pm 54$ кг; II группа (n=100), привязный способ содержания $M \pm m = 6351 \pm 88$ кг. Рассчитать критерий достоверности по Стьюденту.

Задание 2. Достоверны ли различия по живой массе у овец трех типов конституции по следующим данным:

Тип конституции	Грубая (n=5)	Крепкая (n=7)	Нежная (n=4)
Живая масса	82,4±1,1	78,9±0,84	69,9±0,88

Задание 3. Достоверны ли различия по живой массе у коров черно-пестрой породы разного типа конституции (таблица 35).

Таблица 36 – Показатели продуктивности у коров двух типов конституции

Показатели	Тип	
	Широкотелый (n=15)	Узкотелый (n=15)
Живая масса, кг	500 ± 10,6	485 ± 12,5
Наивысший удой за лактацию, кг	8456 ± 52	7668 ± 46
Содержание жира в молоке, %	3,86 ± 0,03	3,78 ± 0,02

Приложение

СПИСОК НАИБОЛЕЕ УПОТРЕБИТЕЛЬНЫХ МУТАНТОВ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

По степени изученности, четкости проявления и легкости классификации мутанты дрозофилы расклассифицированы Бриджесом на следующие пять категории (обозначены взятыми в скобки арабскими цифрами 1-5 в конце характеристики каждого мутанта).

1. Мутанты, наиболее изученные и интенсивно используемые в исследованиях, с четкой классификацией, хорошей жизнеспособностью и точной локализацией.
2. Мутанты, аналогичные мутантам первой категории, но используются менее интенсивно. Локализованы недостаточно точно.
3. Немногочисленные мутанты с четким проявлением признаков, но локализованы недостаточно точно.
4. Мутанты, менее удобные, но интенсивно используемые в специальных исследованиях. Локализованы не вполне точно.
5. Мутанты, обнаруживающие трансгрессию с диким типом. Локализованы недостаточно точно.

Буква А при категории обозначает ненормальный перекрест, обязанный данной аберрации.

* * *

abdoment rotatum, *ar*, IV 0,0+. Закрученное брюшко по часовой стрелке (ср. rotated) (2).

Abnormal abdomen A, I, 4,5. Анормальное брюшко. Во влажных культурах проявляется сильнее. Гомозиготы жизнеспособны (2).

abrupt, *ab*, II, 44,0. Оборванная V продольная жилка (2).

Abruptex, *Ax*, I, 3,1 ±. Укороченные жилки, крылья дугообразные. Гомозиготы жизнеспособны (2).

anarista, *aa*, III, 0,0 ±. Безусый. Аристы уменьшены, не ветвящиеся (4).

approximated, *app*, III, 37,5. Сближенные поперечные жилки, лапки 4-члениковые (1).

arc, *a*, II, 99,2. Дугообразные, широкие крылья, загнуты книзу; поперечные жилки сближены (2).

apterous, ap, II, 55,4. Бескрылый. Жужжальцы отсутствуют. Стерильны (4).

arch, arch, II, 60,5. Арковидный. Крылья загнуты вниз по обеим осям (2).

aristaless, al, II, 0,0. Безусый. Аристы редуцированы, ску-теллярные щетинки расходятся в стороны (1).

arislapedia, arp, III, 58,5. Усоногий. Аристы видоизменены в ножки. Аллеломорф spineless (см. ss) (1).

Bag, Bg, I, 51,6. Мешковидный. Крылья короткие, притуплены, пузырьчатые. Самцы летальны (2).

balloon, ba, II, 107,4. Баллонобразный. Крылья надуты, добавочные жилки. Оптимум ниже 20^0 (4).

band, bn, III, 72,0. Полосковидный. Темная полоска на груди (2).

Bar, B, I, 57,0. Полосковидные глаза. Гомозиготы жизнеспособны. Дупликация (1).

Beaded, Bd, III, 93,8. Вырезанный. Краевая жилка крыла неоднократно прервана. Гомозиготы летальны (2).

Beadex, Bx, I, 59,4. Зазубренный. Крылья зазубрены. Гомозиготы жизнеспособны (1).

*benign tumo*r, be-3, III, 25,0 ±. Доброкачественные опухоли. Нелетальные меланотические опухоли (5).

bent, bt, IV, 0,0. Изогнутый. Крылья изогнуты вниз, ножки узловатые. Оптимум 29^0 (2).

bifid, bi, I, 6,9. Жилки слиты у основания крыла (1).

bithorax, bx. III, 58,8. Удвоение груди. Метаторакс сходен с мезотораксом. Жужжальцы крылообразные (2).

black, b, II, 48,5. Черный. Тело, ножки, жилки очень темные (1).

blistered, bs, II, 107,3. Пузыреобразный. Крылья уменьшены, пузырчатые, добавочные жилки. Оптимум ниже 20^0 (2).

bobbed, bb, I, 66,0. Подстриженный. Щетинки уменьшены, склериты неправильны (1).

bordeaux, bo, I, 12,5. Бордовый цвет глаз. Трансгрессия с диким типом (5).

bright, bri, II, 54,3 ±. Ярко-красный цвет глаз (4).

Bristle, Bl, II, 54,8. Щетинки укорочены. Гомозиготы полулетальны (1).

broad, br, I, 0,6. Ширококрылый. Крылья широкие укорочены (2).

brown, bw, II, 104,5. Коричневоглазый. Цвет глаз от коричневатого до гранатового (1).

cardinal, cd, III, 75,7. Ярко-красный. Глаза шарлаховые, глазки бесцветные (2).

carmine, cm, I, 18,9. Карминный. Темно-рубиновый цвет глаз (1).

carnation, car, I, 62,5. Алоглазый. Темно-рубиновый цвет глаз (1).

Cataract, Cat, IV, ? Грубые глаза. Гомозиготы летальны (3).

chubby, ch, II, 72,5. Укороченный, Личинки, куколки, взрослые укорочены (4).

cinnabar, cn, II, 57,5. Киноварноглазый. Цвет глаз яркий, шарлаховый, глазки бесцветны (1).

claret, ca, III, 100,7. Рубиновоглазый. Цвет глаз похож на цвет вина claret (1).

club, cb, I, 16,0 ±. Скомканнокрылый. Крылья взрослых мух похожи на крылья куколки (2).

crinkled, ck, II, 53,0 +. Складчатокрылый. Крылья складчатые, морщинистые. Жизнеспособность низкая (5).

crossveinless, cv, I, 13,7. Отсутствует или недоразвита поперечная жилка крыла (1).

crumpled, cmp, III, 93,0+. Морщинистокрылый. Крылья уменьшены, смяты (4).

cubitus interruptus, ci, IV, 0,0 + + . Кубитальная. (VI продольная) жилка крыла прервана. Оптимум 19^0. (1).

curled, cu, III, 50,0. Загнутые крылья. Тело темное, задние скутеллярные щетинки перекрещиваются (1).

curlex, cx, I, 13,6. Крылья загнуты вверх (2).

curved, c, II, 75,5. Крылья тонкие, растопырены, приподняты и закручены (1).

Curly, Cy, II, 8,5 ±. Крылья загнуты вверх. Гомозиготы летальны. Инверсии (3А).

cut, ct, I, 20,0. Обрезанный край крыла (1).

dachs, d, II, 31,0. Таксоногий. Лапки 4-члениковые, жилкование неправильное (2).

dachsous, ds, II, 0,3. Таксообразный. Крылья укорочены, поперечные жилки сближены (2).

dark, eye, dke, II, 73,0 ±. Темноглазый. Цвет глаз мягкий, темный, блеклый (3).

Deformed, Dfd, III, 47,5. Деформированные глаза. Глаза уменьшены. Гомозиготы летальны. Оптимум 19^0 (2).

Delta, Dl, III, 66,2. Дельтовидный. Жилки на концах утолщены. Гомозиготы летальны (1).

deltex, dx, I, 17,0. Дельтовидный. Жилки утолщены, дельтовидны. Гомозиготы жизнеспособны (2).

detached, det. II, 72,5 ±. Поперечные жилки прерваны (5).

Dichaete, D, III, 40,4 +. Двущетинковый.

divergent, dv. III, 20,0. Растопыренные крылья. Крылья растопырены. Гомозиготы летальны. Инверсия (3A). Плодовитость очень понижена (2).

dumpy, dp, II, 13,0. Короткокрылый. На груди воронкообразные углубления (1).

dusky, dy, I, 36,2. Законченный. Крылья уменьшены, темные (1).

dwarf, dw, III, 50,0. Карликовый. Размеры тела уменьшены (5).

dwarfex, dwx, I, 33,2. Карликовый. Размеры тела карликовые, крылья грубые (4).

ebony, e, III, 70,7. Черный цвет тела (1).

echinoid, ed, II, 11,0. Ежеобразвый. Глаза увеличены, грубые (1).

echinus, ec, I, 5,5. Ежеобразный. Глаза и фасетки сильно увеличены (1).

expanded, ex, II, 0,1. Растопыренные крылья. Глаза грубые (2).

eyeless, ey, IV, 0,2. Безглазый. Глаза редуцированы частично или полностью (1).

facet, fa, I, 3,0. Нарушены форма и расположение фасеток. Глаза грубые, крылья зазубрены (2).

fat, ft, II, 12,0. Тучный. Тело укорочено, толстое, поперечные жилки сближены (1).

forked, f, I, 56,7. Вильчатые щетинки и волоски утолщены (1).

four-jointed, fj, II, 81,0. Лапки 4-члениковые, крылья укорочены (1).

fringed, fr, II, 80,0. Бахромчатый край крыла (2).

frizzled, fz, III, 44 ±. Грудные волоски и щетинки направлены к средней линии тела (3).

furrowed, fw, I, 38,3. Бороздчатые глаза (2).

fused, fu, I, 59,5. Слитные жилки в основании крыла. Самки стерильны (2).

gap, gp, II, 74 ±. Прервана IV продольная жилка крыла. Трансгрессия с диким типом (5).

garnet, g, I, 44,4. Гранатовоглазый (1).

giant, gt, I, 0,9 +, Гигантские личинки, куколки и мухи (4).

giant-4, *gt-4,* II, 24,0. Гигантские мухи (5).

glass, gl, III, 63,1. Стекловидный. Цвет глаз ослаблен, фасетки слиты в ровную блестящую поверхность (1).

grooveless, gvl, IV, 0,0 ±. Скутеллярной бороздки нет (1).

Gull, G, II, 12,0. Чайка. Крылья большие, растопырены. Гомозиготы летальны. Нехватка (2A).

Hairless, H, III, 69,5. Бесщетинковый. Некоторые щетинки и волоски отсутствуют. Гомозиготы летальны (1).

hairy, h, III, 26,5. Волосатый. Добавочные волоски на скутеллюме, жилках, плевре и голове (1).

Hairy-wing, Hw, I, 0,0 +. Волосатые крылья. Добавочные щетинки и волоски. Гомозиготы жизнеспособны (1).

heavy vein, hv, II, 104,0. Утолщенные жилки, задняя поперечная скошена. Оптимум 19^0 (2).

hook, hk, II, 53,9. Крючковатые, изогнутые или обрубленные щетинки (2).

humpy, hy, II, 93,3. Горбатый. Крылья короткие, грудь горбатая с углублениями и розетками (2).

Jammed, J, II, 41,0. Скомканнокрылый. Крыло низведено до узкой полоски. Гомозиготы жизнеспособны. Оптимум 28° (2).

jaunty, j, II, 48,7. Загнутые кверху крылья. Оптимум 25° (2).

kidney, k, III, 64,0 ±. Почковидные глаза (4).

kurz, kz, I, 0,7±. Короткие, тонкие щетинки (2).

lethal (*l*) 7, *l(1)7,* I, 0,3. Летальный. Убивает личинок (2).

lethal (2) brown, l(2) *bw,* II, 104,0 ±. Летальный. Вероятно, нехватка (4A).

light, lt, II, 55,0. Светлоглазый. Желтовато-розовый цвет глаз (1).

Lobe, L, II, 72,0. Лопастной. Глаза уменьшены, с вырезкой на переднем крае. Гомозиготы жизнеспособны (1).

lozenge, lz, I, 27,7. Ромбовидный. Глаза сужены, яйцевидные. Самцы стерильны (1).

Lyra, Ly, III, 40,5. Лирообразный. Крылья срезаны с боков, узкие. Гомозиготы летальны. Нехватка (1).

mahogany, mah, III, 88,0 ±. Цвет глаз красного дерева. С возрастом темнеет (5).

Malformed, Mal, IV, ?. Разнообразные дефекты глаз и виде зарубок, ямок, островков и т.д. (5).

maroon, ma, III, 49,7. Каштановый. Блеклый, каштаново-рубиновый цвет глаз (4).

microchaete, mc, I, 54,0. Уменьшены число и размеры волосков и щетинок (1).

miniature, m, I, 36,1. Миниатюрный. Крылья сильно уменьшены, темные (1).

Minute (1) n, M (1) n, I, 62,7. Тонкие щетинки. Резкий Minute (2).

Minute (2) e, M (2) e, II, 46,0 +. Тонкие щетинки. Умеренный Minute. Самки большей частью стерильны (5A).

Minute (3) g, M (3) g, III, 106,2. Тонкие щетинки. Слабый Minute (4).

Minute (3) h, M (3) h, III, 40,2. Тонкие щетинки. Умеренный Minute. Аллеломорф *M (3) 33j* (4).

Minute (3)l, M (3)l, III, 101,0. Тонкие щетинки. Умеренный Minute (2).

Minute-4, M-4, IV, 0,0 + +. Тонкие щетинки. Умеренный Minute. Нехватка (3A).

morula, mr, II, 106,7 +. Морула. Глаза грубые, напоминающие ягоду шелковицы, морулу; щетинки укорочены. Самки стерильны. Оптимум 25° (2).

narrow, nw, II, 83,0 ±. Суженные крылья. Плодовитость понижена (3).

net, net, II, 0,3 ± . Сетчатый. Жилки крыла образуют обильные сплетения (2).

Notch, N, I, 3,1 ±. Зазубренные крылья. Расположены в области III в IV продольных жилок. Гомозиготы летальны. Известно много аллеломорфов (2).

ocelliless, oc, I, 23,1. Глазки отсутствуют, щетинки неправильны. Самки стерильны (2).

pale-ocelli, po, II, 65,0. Палевые глазки, почти бесцветные (2).

pentagon, ptg, I, 23,2. Пятиугольный. Темный трезубец и пятиугольное пятно кпереди от скутеллюма (2).

pink, p. III, 48,0. Розовоглазый. Блеклый, рубиновый цвет глаз (1).

plexus, px, II, 100,5. Сплетения и добавочные жилки (1).

Pointed-wing, Pt, III, 94,1, Заостренные концы крыльев. Гомозиготы летальны (4).

polychaetoid, pyd, III, 39,0 ±. Многощетинковый. Добавочные щетинки. Оптимум 19° (3).

polychaetous, pys, II, 52,0 ±. Многощетинковый. Добавочные и удвоенные жилки. Оптимум выше 28° (3).

proboscipedia, pb, III, 47,7 ±. Ротовые части видоизменены в ножки. Взрослые мухи нежизнеспособны. Самки стерильны (2).

prune, pn, I, 0,8. Чернослив овый. Темный, коричнево-красный цвет глаз (1).

purple, pr, II, 54,5. Пурпурный цвет глаз (1).

purpleoid, pd, II, 106,4. Пурпуровидный цвет глаз (2).

radius incompletus, ri, III, 47,0. Продольная жилка прервана (1).

raspberry, ras, I, 32,8. Малиновый цвет глаз (1).

roof, rf, II, 81,0 ±. Крышеобразный. Крылья свисают на стороны (5).

rose, rs, III, 35,0 ±. Розовоглазый. Розовый, просвечивающий цвет глаз (3).

rotated, rt, III, 37,0 ±. Брюшко закручено против часовой стрелки (ср. Abdomen rotatura) (2).

rotund, rn, II, 54,5 ±. Округлые крылья; лапки 3-члениковые. Стерильны (5).

rough, ro, III, 91,1. Грубоглазый. Грубые глаза уменьшены (1).

roughish, rh, II, 54,7 ±. Грубоглазый. Глаза умеренно грубые (2).

roughoid, ru, III, 0,0. Грубоглазый. Глаза уменьшены, грубые; фасетки беспорядочны (1).

ruby, rb, I, 7,5. Рубиновоглазый. Рубиновый цвет глаз (1).

rudimentary, r; I, 54,5. Рудиметарнокрылый. Концы крыльев косо срезаны. Плодовитость самок понижена (2).

sable, s, I, 43,0. Соболиный. Тело темное (1).

safranin, sf. II, 71,5 ±. Сафраниновый. Темный, шоколадный цвет глаз (4).

scalloped, sd, I, 51,5. Зазубренные края крыльев (1).

scarlet, st, III, 44,0. Шарлаховый, багряно-красный цвет глаз, глазки бесцветные (1).

scute, sc, I, 0,0 ±. Бесщетинковый. Скутеллярные и другие щетинки уменьшены в числе (1).

sepia, se, III, 26,0. Сепия. Коричневато-красный цвет глаз, темнеющий с возрастом (1).

sepiaoid, sed, III, 64,5 ±. Сепиевидный. Шоколадный цвет глаз (3).

shaven, sv, IV, 0,1 +. Стриженный. Брюшные щетинки реже нормы (1).

short-wing, sw, I, 64,0. Короткокрылый. Крылья укорочены; глаза уменьшены, грубые. Оптимум 28^0 (2).

singed, sn, I, 21,0. Опаленный. Щетинки и волоски изогнуты (1).

small-bristle, sbr, I, 33,4. Уменьшенные щетинки, некоторые отсутствуют (2).

small-eye, sy, I, 59,2 ± . Малоглазый. Глаза уменьшены, округлые (2).

small-wing, sl, I, 53,5. Малокрылый. Крылья короткие, продолговатые, глаза увеличены (2).

smooth, sm, II, 91,5. Гладкий. Брюшко без волосков. Стерильны (4).

sparkling, spa, IV, ? Глаза грубые, выпуклые. Оптимум 19° (5).

speck, sp, II, 107,0. Пятнистый. Черное пятнышко в основании крыла (1).

spineless, ss, III, 58,5. Бесщетинковый. Щетинки очень малы. Аллеломорф aristapedia (1).

split, spl, I, 2,9 ± . Расщепленный. Глаза грубые, уменьшены, щетинки расщеплены (1).

Star, S, II, 1,3. Звездчатый. Глаза уменьшены, грубые. Гомозиготы летальны (1).

staroid, std, II, 56,5 ±. Звездчатообразный. Глаза уменьшены, очень грубые. Самки стерильны (4).

Sternopleural, Sp, II, 22,0. Добавочные стерноплевральные щетинки. Гомозиготы летальны. Оптимум 29° (2).

straw, stw, II, 35,1. Соломенный. Тело, крылья, щетинки желтые (1).

Streak, Sk, II, 16,0. Полосатый. Центральная полоска на груди. Гомозиготы летальны (4).

stripe, sr, III, 62,0. Полосатый. Темная полоска по средней линии груди (1).

Stubble, Sb, III, 58,2. Остриженный. Щетинки короткие, толстые. Гомозиготы летальны (1).

tan, t, I, 27,5. Смуглый. Тело и антенны желтоватые (2).

telegraph, tg, II, 0,0 ±. Телеграф. II продольная жилка прервана (4).

tetraptera, *ttr*, III, 51,3. Жужжальцеобразные крылья (4).

thick, tk, II, 55,3. Утолщенные ножки, глазки увеличены, крылья короткие (2).

thread, th, III, 43,2. Нитевидный. Аристы нитевидные, неветвящиеся (1).

tilt, tt, III. 40,0. Наклоненные крылья, растопырены и искривлены, III продольная жилка прервана (2).

tiny, ty, I,44,5. Щетинки и тело уменьшены. Самки стерильны (2).

Truncate, T, II, 13,0. Обрезанные крылья. Аллеломорф dumpy. Гомозиготы летальны (1).

uneven, un, I, 54,4. Неровная поверхность глаз. Глаза грубые, уменьшены (1).

upward, upw, II, 62,0 ± . Приподнятые крылья (5).

veinlet, ve, III, 0,2. Укороченные продольные жилки (1).

vermilion, v, I, 33,0. Киноварный цвет глаз, глазки бесцветны (1).

vestigial, vg, II, 67,0. Зачаточнокрылый. Крылья и жужжальца зачаточные (1).

wavy, wy, I, 41,9. Волнистый. Крылья волнообразно искревлены и загнуты. (2).

*warped, w*p, III, 47,5 ±. Искривленные крылья, растопырены, приподняты, бесцветны (2).

white, w, I, 1,5. Белоглазый. Глаза белые, глазки, мальпигиевы сосуды и семенники бесцветны (1).

white ocelli, wo, III, 76,2. Бесцветные глазки (2).

Wrinkled, W, III, 46,0. Морщинистый. Крылья не вполне расправлены (1).

yellow, y, I, 0,0. Желтый цвет тела; ротовой аппарат личинки коричневый (1).

ЛИТЕРАТУРА

1. Биганова, С.Г. Биометрия: учебное пособие для вузов / С.Г. Биганова. – Санкт-Петербург: Лань, 2024. – 132 с. – ISBN 978-5-507-49733-1. – Текст: электронный // Лань: электронно-библиотечная система. – URL: https://e.lanbook.com/book/427973.
2. Биометрия в зоотехнии: учебно-методическое пособие / составитель И.В. Мусаева. – Махачкала: ДагГАУ имени М.М. Джамбулатова, 2021. – 88 с. – Текст: электронный // Лань: электронно-библиотечная система. – URL: https://e.lanbook.com/book/333878.
3. Генетика: Учебник / Е.К. Меркурьева, З.В. Абрамова, А.В. Бакай, И.И. Кочиш – Москва: Агропромиздат, 1991. – 444.
4. Генетика и биометрия: учебное пособие / составители С.Г. Белокуров, Д. С. Казаков. – пос. Караваево: КГСХА, 2021 – Часть 1 – 2021. – 80 с. – Текст: электронный // Лань: электронно-библиотечная система. – URL: https://e.lanbook.com/book/252149.
5. Дохтукаева, А.М. Генетика микроорганизмов: учебное пособие / А.М. Дохтукаева, Ч.Г. Гидалишова. – Грозный: ЧГУ им. А.А. Кадырова, 2025. – 52 с. – Текст: электронный // Лань: электронно-библиотечная система. – URL: https://e.lanbook.com/book/461537.
6. Крюков, А.М. Биометрия / А.М. Крюков, Т.В. Шишкина. – Пенза: РИО ПГСХА, 2014.
7. Крюков, А.М. Вариационная статистика в животноводстве: Учебное пособие для студентов сельскохозяйственных вузов. Пенза: РИО ПГСХА, 2000. – 193 с.
8. Кудрин, А.Г. Генетика и биометрия: учеб.-метод. пособие / А.Г. Кудрин. – Воронеж: Мичуринский ГАУ, 2008. – 125 с.
9. Ларцева, С.Х., Муксинов М.К. Практикум по генетике. – Москва: Агропромиздат, 1985. – 288 с., ил.
10. Марченко, Г.Г. Генетика и разведение сельскохозяйственных животных. Технология животноводства: учеб. пособие / Г.Г. Марченко. – Саратов, 2006. – 356 с.
11. Медведев, Н.Н. Практическая генетика. Издание второе, испр. и доп., 1968.
12. Меркурьева, Е.К. Биометрия в животноводстве. – Москва, изд-во «Колос». – 1964. – 311 с.
13. Общая генетика: учебное пособие для вузов / Е.А. Вертикова, В.В. Пыльнев, М.И. Попченко, Я.Ю. Голиванов: под редакцией Е.А. Вертикова. – 2-е изд., стер. – Санкт-Петербург: Лань, 2025. – 112 с. –

ISBN 978-5-507-50661-3. – Текст: электронный // Лань: электронно-библиотечная система. – URL: https://e.lanbook.com/book/454442.
14. Петухов, В.Л. Генетика / В.Л. Петухов, О.С. Короткевич, С.Ж. Стамбеков, А.И. Жигачев: учебник. – Новосибирск: СемГПИ, 2007.
15. Яковенко, А.М. Практикум по генетике: учебное пособие / А.М. Яковенко, Т.И. Антоненко. – Ставрополь: СТГАУ, 2007. – 204 с.

Учебное Издание

Шишкина Татьяна Викторовна

Гусева Татьяна Александровна

ГЕНЕТИКА ЖИВОТНЫХ С ОСНОВАМИ БИОМЕТРИИ

Практикум

Компьютерная верстка – Т.В. Шишкиной
Корректор – Л.Н. Каменская

Дата подписания к использованию 09.03.2026 Уч. Изд. л. 4,3
№ 1 в реестре электронных ресурсов ПГАУ.
Объем издания 3,32 Мб

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Пензенский государственный аграрный университет» 440014, г. Пенза, ул. Ботаническая, 30, www.pgau.ru