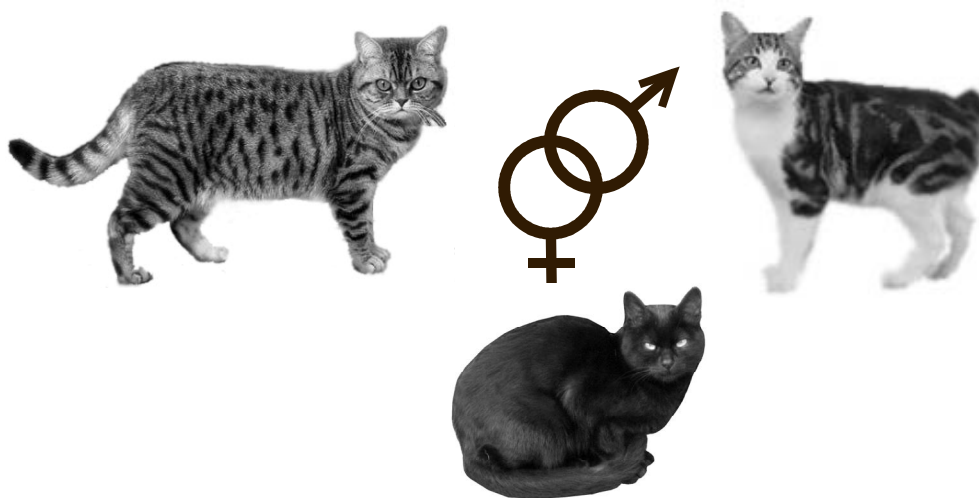




Г.Г. Гончаренко, С.А. Зятыков

Г Е Н Е Т И К А

АНАЛИЗ НАСЛЕДСТВЕННЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ НА ГЕНАХ МЕХА КОШЕК *Felis catus*



Гомель 2007

Министерство образования республики Беларусь

**Учреждение образования
«Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»**

Г.Г. ГОНЧАРЕНКО, С.А. ЗЯТЬКОВ

Г Е Н Е Т И К А
АНАЛИЗ НАСЛЕДСТВЕННЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ
НА ГЕНАХ МЕХА КОШЕК *Felis catus*

ПРАКТИЧЕСКОЕ ПОСОБИЕ

**для студентов специальности 1-31 01 01-02 «Биология
(научно-педагогическая деятельность)»**

Гомель 2007

**УДК 575.1 : 599.742.73 (075.8)
ББК 28.041 : 28.693.369.39 - 4 л73**

Рецензенты:

В.Г. Митрофанов, д. б. н., проф., ИБР им. Н.К.Кольцова РАН, Москва

Б.Н. Кузин, д. б. н., проф., ИБР им. Н.К.Кольцова РАН, Москва

А.В. Крук, к. б. н., доцент, ГГУ им. Ф. Скорины, Гомель

Рекомендовано к изданию научно-методическим советом учреждения образования «Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины»

Гончаренко Г.Г.

Г 657 **Генетика.** Анализ наследственных закономерностей на генах меха кошек: практическое пособие для студ. биологических спец. вузов / Г.Г. Гончаренко, С.А. Зятьков; Министерство образования РБ, Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины. – Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, 2007. – 108 с.

Практическое пособие ставит своей целью повышение уровня усвоения учебного материала в рамках курса «Генетика» по разделам «Наследование признаков при моно-, ди- и полигибридном скрещиваниях», «Хромосомная теория наследственности» и «Генетика популяций» на модельном объекте *Felis catus*. Для оценки степени усвоения знаний по данным разделам в пособие включены более 100 контрольных вопросов, оригинальных задач и практических заданий, выстроенных по рейтинговой системе. Пособие может быть использовано как на лабораторных и практических занятиях, так и для самостоятельной подготовки студентов.

Адресовано студентам биологического факультета.

УДК 575.1 : 599.742.73 (075.8)

ББК 28.041 : 28.693.369.39 - 4 л73

© Гончаренко Г.Г., Зятьков С.А., 2007

© УО «ГГУ им. Ф. Скорины», 2007

Посвящается

В.П.Т. Глазам и Олегу с Таней

ПРЕДИСЛОВИЕ

Генетика является одной из наиболее строгих и аналитических областей среди биологических дисциплин. В ходе изучения основных ее закономерностей обычно используют опыты на довольно простых лабораторных объектах, таких как **зеленый горошек** (*Pisum sativum* L.), который еще Мендель использовал в своих экспериментах, **винная мушка дрозофила** (*Drosophila melanogaster* L.), с которой Морган с учениками сделал множество основополагающих генетических открытий, и только иногда берут более сложный объект, такой как **мышь** (*Mus musculus* L.).

В последние годы в ряде университетов, как модель для иллюстрации **основных генетических законов** (например, полного и неполного доминирования, эпистаза, сцепленного с полом наследования) **стали с успехом** использовать домашнюю кошку (*Felis catus* L.). Хорошо различающиеся **окрасы** меха у домашних кошек оказались для студентов наиболее удобными дискретными менделеевскими признаками, позволяющими легко усваивать **генетические закономерности**.

Более того, кошки оказались также очень удобным объектом для популяционно-генетических и геногеографических исследований. Это связано, во-первых, с тем, что в кошачьих популяциях высока частота **легко идентифицируемых по внешнему виду животных** мутантных генов окраса и формы меха, чего никогда не наблюдается в популяциях диких животных. А во-вторых, кошачьи популяции, несмотря на совместное проживание с человеком, **сохраняют все характеристики истинно природных популяций**, и поэтому многие задачи популяционной генетики – роль генетического дрейфа, искусственного и естественного отбора, мутационного процесса и миграций в изменении генных частот во времени и пространстве – могут быть успешно проиллюстрированы на *Felis catus*.

Несмотря на то, что кошки оказались очень удобной моделью для изучения студентами как общих генетических, так и популяционных закономерностей описание генетики их окрасов и структуры меха в отечественной учебной литературе практически отсутствует.

В связи со всем вышеизложенным, настоящая работа направлена на заполнение пробелов, возникающих у студентов в процессе занятий, и будет способствовать возникновению заинтересованности к изучению генетики, а также позволит углубить знания в области общей и популяционной генетики.

В практическом пособии приводятся основные теоретические сведения по разделам «Наследование признаков при моно-, ди- и полигибридном скрещиваниях», «Хромосомная теория наследственности» и «Генетика популяций» на модельном объекте *Felis catus*. Применение данного пособия существенно облегчит студентам усвоение материала по приведенным выше разделам.

При подготовке практического пособия частично использовался

материал из следующих источников: Robinson, R. Genetics for Cat Breeders / R. Robinson – London: Pergamon Press, 1979. – 202 p.; Шустрова, И. Кошки. Генетика и племенное разведение / И. Шустрова. – М.: Эолант, 1997. – 122 с.; Christensen, A. C. Cats as an Aid to Teaching Genetics / A. C. Christensen // Genetics. – 2000. – 155. – P. 999-1004.; Vařejčko, J. Atlas plemen koček / J. Vařejčko // Praha: Státní zemědělské nakladatelství, 1984. – 176 с.; Гончаренко, Г.Г. Мутантные гены окраски в популяциях домашних кошек Средней Азии и Европейской части СССР / Г.Г. Гончаренко, О.Е. Лопатин, Г.П. Манченко // Генетика. – 1985. – Т. XXI. – № 7. – С.1151-1158.; О'Брайен С. Генетика кошки / С. О'Брайен, Р. Робинсон, А.С. Графодатский, А.В. Таранин. – Новосибирск: Наука, 1993. – 212 с. Основной иллюстративный и фактический материал сформирован на основе результатов собственных исследований популяций *Felis catus* Беларуси и сопредельных государств.

Пособие адресовано студентам биологического факультета, а также может быть полезно для учителей биологии и большому числу любителей природы и натуралистам.

ТЕМА 1

Краткий экскурс в историю происхождения домашних кошек *Felis catus*

На протяжении более 6 тыс. лет совместного проживания с человеком **одомашненные дикие коты** эффективно помогали в хозяйстве истреблять опасных мышевидных грызунов. Кроме того, в Японии кошки использовались для охраны от злых духов в буддийских

храмах, а в древнем Египте считались священными животными [Budiansky, 2002, Menotti-Raymond et al., 2003].

Одни ученые считают, что первыми одомашнили кошек египтяне. По данным других исследователей, домашняя кошка (*Felis catus* L.) появилась в результате скрещивания дикой африканской степной кошки (*Felis libyca* Forst.) и камышового кота (*Felis chaus* Güld.). Многочисленные свидетельства пребывания кошек в Египте хорошо прослеживаются с 3-го тысячелетия до н. э. На росписях в гробницах Саккараха (2750-2650 до н. э.) кошки изображены с ошейниками, что свидетельствует об их одомашнивании. А на фреске из Бени-Хасана кошка уже изображается в доме, рядом с хозяйкой. Это животное условно называли "бабустис" – по месту знаменитого захоронения кошек в Древнем Египте. В Бабустисе в центре культа богини Бастет (египтяне изображали ее в виде кошки либо женщины с кошачьей головой), кошки жили в храме и почитались, как священные животные. Уход за ними был особо почетным делом, передающимся от отца к сыну. Интересно отметить, что многочисленные паломники покупали в храме специально изготовленные бронзовые статуэтки кошек и жертвовали их богине Бастет (рис.1). Когда кошка умирала, в семье объявлялся траур, все домочадцы сбривали брови и скорбели. Трупы кошек бальзамировались и хоронились в пышных гробницах на специальных кладбищах. В Египте казнили людей, умышленно убивших хотя бы одного "священного сторожа хлебных амбаров". Непреднамеренное убийство кошки наказывалось большим штрафом.

Мореплаватели-финикийцы брали кошек с собой в путешествия. Домашние кошки начали быстро распространяться по всему миру. Наверняка мало кто знает, что символом восстания Спартака был свободолюбивый кот.

Греки, ранее безуспешно боровшиеся с грызунами с помощью змей и хорьков, охотно стали использовать в этих целях кошек, контрабандно привозимых из Египта. Так кошки попали на Балканы и Апеннины, а затем – на Кавказ и в страны континентальной Европы.

В Британии, куда кошек завезли, по-видимому, римляне, останки домашней кошки найдены в развалинах дома IV в. н. э., а первые письменные упоминания о них относятся к 936 г., когда правитель Южного Уэльса принял закон о защите этих животных. Кошек разрешалось содержать в монастырях.

В Новом Свете первые изображения кошек были найдены в Перу, и относятся к 400-1000 гг. н. э. Позднее они становятся постоянным мотивом в ювелирных изделиях, однако происхождение домашней кошки в этой части планеты все еще остается загадкой.

К началу эпохи Средневековья кошек стало на планете так много, что они почти полностью утратили свое привилегированное положение. Церковь считала кошек олицетворением зла. Их сжигали на кострах, топили, зверски истязали и истребляли. Появился даже обычай замуровывать кошку в фундаменте строящегося здания. А в момент коронации Елизаветы I в 1558 г. в Англии прилюдно было сожжено несколько мешков с кошками.

В XVII в. интерес к колдовству и "охоте на ведьм" снова возрастает, особенно в Англии. Король Яков I написал книгу о ведьмах и учредил должность "искателя ведьм". Преследование кошек перекинулось через Атлантику в американские колонии, где в штате Массачусетс в 1692 г. состоялись нашумевшие сэлемские процессы над ведьмами и их "нечистыми сношениями с кошками". Людям, любившим кошек, приходилось нелегко. Если они держали кошек, их обвиняли в связях с



Рис. 1. Такие бронзовые статуэтки кошек паломники покупали в храме и жертвовали богине Бастет

дьяволом, но стоило от них отказаться, грызуны мгновенно поедали запасы продовольствия, возбуждая эпидемии, болезни скота и людей. Европейские кошки неизбежно были бы истреблены, но их спасло нашествие крыс, принесших с собой «черную смерть» - чуму, и кошки достойно справились с миссией по уничтожению крыс.

С началом эпохи Возрождения новомодный гуманизм распространился и на кошек, создающих уют в домах. Постепенно пушистые зверьки находят все больше и больше приверженцев, завоевывая сердца простых людей и знати, королей и пап. Французский кардинал Ришелье имел 14 кошек-любимцев. В 1727 году появился труд француза Монкрифа «История кошек», окончательно «реабилитировавший» животных. Создавались книги и картины, посвященные кошкам. Достаточно назвать лишь несколько имен. Кошки занимают большое место в изобразительных творениях Ф. Гойи и Ж. Грёза. В художественных работах использовали модную аллегория, наделяли кошек человеческими чертами.

К XVIII в. официальное преследование кошек прекратилось. Видный фелинолог Гаррисон Уэйр в 1889 г. писал, что кошка перенесла долгие годы и века презрения, дурного обращения и жестокости при полном отсутствии доброты и нежности; пришло время изменить порядок вещей. Именно Г. Уэйр подал идею проведения кошачьих выставок, чтобы "новые породы, масти, отметины получали больше внимания". Он организовал и профинансировал **первую выставку кошек** 16 июля 1871 года в Хрустальном дворце Лондона, установил "классы и степени превосходства" для разных классов. Этим он надеялся улучшить внешний вид (экстерьер), а главное – судьбу кошек.

На Востоке кошки издавна находились в привилегированном положении по сравнению с Европой. В исламе кошки весьма почитаются, кошка Муэзза жила у самого пророка Мухаммеда. В память о ней всем кошкам разрешен был свободный вход в мечеть. Кот входит в число 12-ти животных, имя которых носят годы китайского календаря. В Китае кошки и их изображения считались приносящими счастье. Согласно древней персидской легенде кошки появились от чиханья льва. В зороастризме, древней религии персов, убийство кошки – такое

же серьезное преступление, как и убийство человека. Поистине величественное место занимали кошки в странах Индокитая. Множество старинных и благородных пород: тайская, сиамская, ангорская – происходят из этого региона, где их разводили при королевских и княжеских дворах. Эти удивительные создания были привезены в Европу британскими колонизаторами и дали огромный толчок разведению кошек в Англии.

Кошка на территории стран СНГ появилась в VII-VI вв. до н. э. Ее предположительно завезли торговцы и воины в Древнее государство Урарту (часть Армении), которые имели обширные связи со Средиземноморьем. Скифы также знали домашних кошек. Гораздо позднее эти животные появились на побережье Балтийского моря (V-VIII вв.), **и лишь в X-XIII вв. они оказались на территории Древней Руси**, где быстро попали под защиту церковных законов. Кошка стоила дорого. В известном судебнике XIV в. "Правосудие митрополичье" сказано: "За украденное животное установлен штраф: за голубя – 9 кун; за утку, гуся и журавля – по 30 кун; за корову – 40 кун; за лебедя – 70 кун; за вола, собаку и кошку – по 3 гривны".

ТЕМА 2

Локусы, ответственные за окрасы и структуру меха и хвоста у домашних кошек

2.1 Механизмы пигментогенеза

2.2 Локусы, определяющие окрас меха

2.3 Локусы, определяющие структуру меха и хвоста у кошек

Несмотря на многовековую историю взаимоотношений кошки с человеком, она практически не изменилась. По внешнему виду домашняя кошка (*Felis catus*) удивительно похожа на своих предков (*Felis libyca*, *Felis chaus*, *Felis sylvestris*). Она сохранила свой гордый нрав и независимый образ жизни. Следует согласиться с мнением многих исследователей, что **современную домашнюю кошку, за исключением некоторых декоративных пород, нельзя считать в**

полном смысле домашней, поскольку она сохраняет в неизменном виде привычки и поведение своих диких сородичей, лишь приспособив их к новым условиям жизни в доме. Кошки очень хорошо ориентируются в незнакомой обстановке, благодаря чему, как правило, без особого труда находят дорогу домой. Если вернуться в прежнее жилище невозможно, они быстро приспосабливаются к новым условиям и даже могут вести дикий образ жизни.

С другой стороны такое долгое сожительство *Felis catus* **рядом с человеком** способствовало **смягчению действия естественного отбора** и тем самым благоприятствовало **возникновению и закреплению** большого числа легко идентифицируемых по внешнему виду животных **мутантных генов окраски**, чего никогда не наблюдают в популяциях диких животных.

Все это обеспечило накопление такого множества расцветок меха у *Felis catus*, которое мы сейчас можем наблюдать.

2.1 Механизмы пигментогенеза

Процесс формирования окраса – **пигментогенез**, является генетически детерминированным и начинается еще на эмбриональной стадии. На очень ранних этапах развития у зародыша в области нервной трубки выделяется закладка будущих пигментных клеток **меланоцитов**. Сами они производить пигмент еще не могут, для этого им нужно претерпеть ряд изменений. Прежде всего, эти клетки, так называемые **меланобласты**, должны принять веретенообразную форму, пригодную для миграции. Мигрируют они сначала в центры пигментации, а оттуда - в **волосные фолликулы**. Процесс формирования меланоцитов из клеток нервного валика представлен на рис. 2.

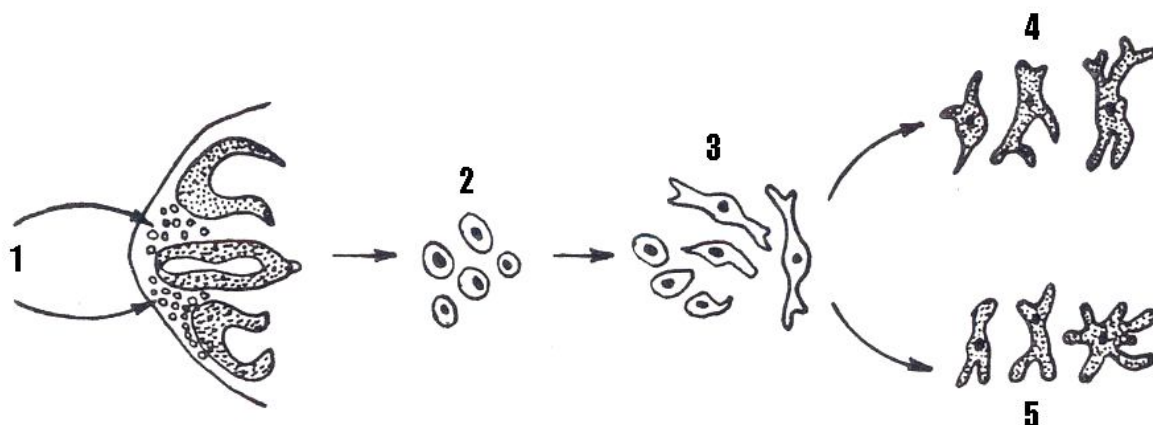


Рис. 2. Миграция меланобластов из нервного валика [по Searle, 1968]

1 – клетка нервного валика, 2 – меланобласты, 3 – незрелые меланоциты, 4 – эпидермальные меланоциты, 5 – дермальные меланоциты.

Гранулы пигментов, носящие название **меланосом**, образуются в меланоцитах. У большинства видов млекопитающих меланоциты имеют типичное строение, связанное с наличием в клетке отростков и равномерным распределением гранул меланина.

Окраска меха у кошек определяется присутствием **пигмента - меланина**, который в зависимости от химического состояния может находиться в двух формах **эумеланина** и **феомеланина**. Гранулы **эумеланина сферические** и поглощают почти весь свет, давая **черную пигментацию**, в то время как **гранулы феомеланина продолговатые** (эллипсоидной формы), и отражают свет в **красно-желто-оранжевом диапазоне** [Morris et al., 2002; Pawelek, Chakraborty, 1998]. Этапы биосинтеза пигментов у кошек из аминокислоты тирозина и некоторые ферменты, участвующие в метаболизме представлены на рис.3.

Та или иная окраска животного является конечным результатом сложного процесса формирования и функционирования структур, связанных с образованием пигмента. Каждый из этих этапов пигментогенеза имеет соответствующий генетический контроль. При **нормальном функционировании механизма биосинтеза пигментов** и их распреде-

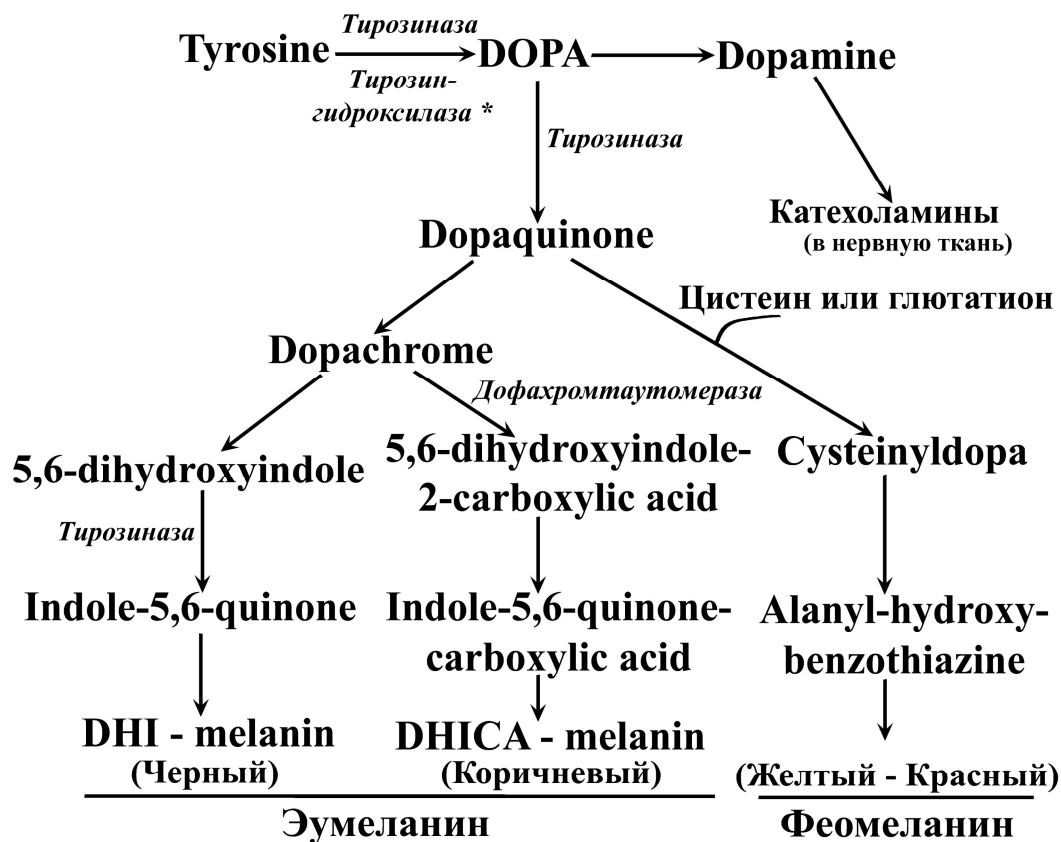


Рис. 3. Пути синтеза эумеланина и феомеланина из тирозина. Отмечена множественная роль тирозиназы. * - тирозингидроксилаза быстрее, чем тирозиназа катализирует процесс превращения тирозина в ДОФА в нейронах [по Morris et al., 2002, Pawelek & Chakraborty, 1998].

лении в волосяном покрове кошек **формируется «окрас дикого типа»** (серый полосатый). Все **другие цветовые вариации** в окрасе меха у кошек **обусловлены мутациями в соответствующих генах**, ответственных за формирование и распределение пигментов.

Установлено, что основной вклад в формирование окраски меха у кошек принадлежит 7 аутосомным и 1 сцепленному с полом генам [Christensen, 2000; Robinson, 1979; Гончаренко и др., 1985].

2.2 Локусы, определяющие окрас меха

Локус A (Agouti)

Данный локус несет ответственность за **распределение пигментов** (феумеланина и эумеланина) по длине волоса. Он содержит два аллеля: доминантный **A** и рецессивный **a**.

Аллель А. Доминантный аллель А этого локуса ответствен за **чередование** темных и светлых полос по длине волоса. При наличии этого аллеля на каждом волосе кошки образуются **чередующиеся полосы из черного и желтого пигментов** (эумеланина и феомеланина, соответственно) (рис.4), и она приобретает нормальный или так называемый «**окрас дикого типа**». То есть в **фенотипе** (внешнем виде) такого животного не видно следов проявления мутантных генов и его шерстный покров содержит два пигмента эумеланин и феомеланин. Чередующийся характер распределения пигментов по волосу придает кошкам типичный для большинства млекопитающих серый основной (агути) окрас. Обычный серый полосатый кот с «диким окрасом» представлен на рис. 5. Следует подчеркнуть, что полосатость у кошек определяется отдельным геном

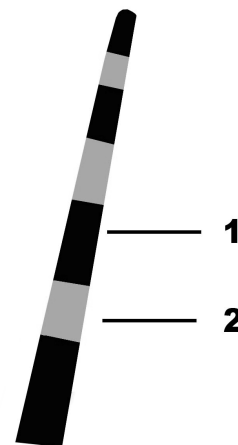


Рис. 4. Чередующиеся полосы пигментов на волосе
1—эумеланин, 2 —феомеланин.



Рис. 5. Кот с окрасом меха «дикого типа»

Т, который будет рассмотрен ниже.

Алель *a* — (*non agouti*). Под действием этого рецессивного аллеля у гомозиготных по генотипу **aa** кошек (рис. 6) происходит **равномерное распределение пигментных гранул эумеланина и феомеланина**, сконцентрированных по длине волоса, и он становится черным, поскольку проявление оранжевого пигмента на фоне черного скрадывается. У короткошерстных кошек при этом волосы окрашены равномерно от основания до конца, а у длинношерстных наблюдается



Рис. 6. Кот с генотипом **aa**.

постепенное снижение интенсивности окраски по направлению к основанию волоса.

Локус O (Orange)

Этот локус располагается в **X-хромосоме** (половой хромосоме) и поэтому является **сцепленным с полом**. Поскольку самцы имеют только одну X-хромосому, а самки две, то характер **наследования гена Orange** у кошек несколько **усложнен**. Особенно у самок, у которых в разных клеточных клонах происходит **инактивация одной из X-хромосом** вследствие так называемого **эффекта лайонизации**. Этот процесс протекает случайным образом, и поэтому в разных клетках работают гены только одной из X-хромосом.

Аллель О. Действие этого мутантного аллеля приводит к прекращению синтеза эумеланина (черного или коричневого пигмента), и у кошек происходит наработка только одного пигмента – **оранжевого феомеланина** (см. схему на рис. 3). Самцы в нормальном состоянии несут одну X-хромосому и поэтому для проявления рыжего окраса им достаточно одного аллеля **О**. Типичный рыжий кот **гемизиготный** по аллелю **О** (генотип **ОУ**) представлен на рис. 7. Самки же содержат две X-хромосомы и поэтому могут быть как **гомозиготны** так и **гетерозиготны**. В том случае, если они гомозиготны по доминантному аллелю **О** (генотип **ОО**), окрас меха у них будет **рыжий**, как у кота на рис. 7. Если же кошки являются **гетерозиготами** (генотип **Оо**), то окрас у них будет **черепаховым**. Другими словами часть меха у таких кошек **будет оранжевым**, а часть - **не оранжевым**, так как в оранжевых фрагментах **инактивирована** X-хромосома несущая нормальный аллель **о**, а в неоранжевых X-хромосома несущая мутантный аллель **О**.

Встречается несколько типов черепаховых кошек. У кошки на рис.8, имеющей гетерозиготный генотип **Оо** по телу разбросано несколько



Рис. 7. Кот с типичным рыжим окрасом

десятков рыжих фрагментов в перемешку с черными. Следовательно, у этой кошки в неоранжевых фрагментах проявляется генотип **aa** (не агути) и данная кошка имеет **генотип Oo, aa**. У другого вида черепаховых



Рис. 8. Кошка с черепаховым окрасом (генотип **Oo aa**)



Рис. 9. Кошка черепаховая трехцветная (генотип **Oo aa Ss ll**)

кошек в неоранжевых фрагментах может проявляться доминантный аллель **A**, и они будут серыми полосатыми, а генотип этих кошек будет **Oo, A-**. Кроме выше перечисленных черепаховых в белорусских популяциях часто встречаются трехцветные черепаховые кошки, у которых помимо оранжевых и черных (или серых) имеются еще участки белого цвета, за формирование которых отвечает доминантный аллель **S** локуса **Piebald spotting** (см. ниже). Снимок трехцветной черепаховой кошки с генотипом **Oo, aa, S-** представлен на рис. 9.

Аллель **o** является не мутантным. У гомозиготных по данному аллелю особей окрас формируется за счет других генов, ответственных за окраску шерсти.

Локус **S (Piebald spotting).**

Локус **S** (**Piebald spotting**) – отвечает за передвижения клеток-предшественниц меланоцитов к волосяным фолликулам и определяет, будут ли у кошки в меховом покрове **белые пятна** (пегие неокрашенные участки).

Аллель **S**. При наличии этого мутантного аллеля пигментообразующие клетки **меланоциты** в некоторых участках кожных покровов **не достигают волосяных фолликулов**, и у кошек в этих участках появляются белые (пегие неокрашенные) сегменты. Площадь, занимаемая пегостью у кошек в меховом покрове, существенно различается. Встречаются кошки так называемого ванского окраса, у которых практически **все тело покрыто белым мехом**, а окрашенным остается только хвост и отчасти лоб (рис.10). В то же время у многих кошек окрас имеется почти на всем меховом покрове за исключением маленького белого "медальона" на груди. В случае гомозиготного генотипа **SS** кошки окрашены в белый цвет больше чем на 50%, а гетерозиготного **Ss** – менее чем на 50%. Три особи *Felis catus* из белорусских популяций с различающимися цветовыми спектрами окраски меха, но имеющими одинаковый гетерозиготный генотип **Ss** по гену **spotting** представлены на рисунках 9, 11 и 12. Ярким примером гомозиготы **SS** по доминантному аллелю является ванский кот, фотография которого дана на рис. 10. Кстати, "белые лапки" у таких пород, как священная бирма или сноу-шу, никак не связаны с геном



Рис. 10. Кошка ванского окраса с генотипом $O-$, SS, II локуса белой пегости *spotting*. Их появление определяет



Рис. 11. Черепаховая трехцветная кошка с генотипом $A-$, Oo , Ss .



Рис. 12. Кошка с генотипом **aa, Ss**.

совершенно самостоятельный рецессивный мутантный ген **gl** (gloves), действие доминантного аллеля, которого абсолютно не проявляется внешне.

Алель **s**. У кошек, гомозиготных по рецессивному аллелю гена **spotting** (генотип **ss**), окраска меха формируется без пегих пятен.

Локус **D (Dilute).**

Интенсивность окраса шерстного покрова кошки определяется геном, называемым **Dilute** (символ **D**), то есть разбавитель. Ген **D** отвечает не за синтез пигмента, а за **распределение его гранул в волосе**. Пигментные клетки под действием этого гена формируют проходящие внутрь волоса отростки, в которых и оказываются упакованы гранулы пигмента. Причем под действием нормального аллеля **D** отростки у клеток-меланоцитов образуются длинные, а при работе мутантного аллеля **d** – укороченные. Упрощенно результат действия аллеля **D** можно определить как плотное расположение гранул,

d - как рыхлое. Это расположение гранул внешне воспринимается как ослабленный, более светлый окрас. Такое явление называют еще разбавлением по Мальтесу, или мальтесианским. Этот процесс является довольно распространенным в животном мире, свидетельством чего служит встречаемость голубого окраса шерсти у кроликов, мышей, собак и норок.

Аллель **d**. Рецессивный мутантный аллель **d** локуса Dilute способствует склеиванию пигментных гранул во время их поступления в растущий волос, что приводит к скоплению массы гранул в одних участках и дефициту их в других. На рис. 13 изображены два фрагмента волоса с нормальным и разбавленным расположением пигментных гранул. У особей гомозиготных по аллелю **d** (генотип **dd**) основной окрас полностью ослабляется. Так черный цвет ослабляется до пепельного (часто называемого в фелинологической литературе – «голубым»),

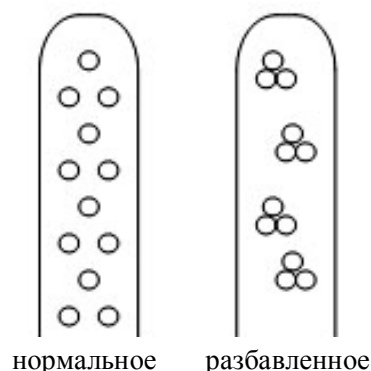


Рис. 13. Распределение пигментов по волосу.



Рис. 14. Кот с пепельно-голубым окрасом (**aa, dd**)

рыжий – до кремового. Коты с пепельно-голубым и кремовым окрасами представлены на рисунках 14,15. Необходимо подчеркнуть, что действию данного аллеля



Рис. 15. Кремовый кот с генотипом $O/?-$, dd



Рис. 16. Черепаховая кошка с ослабленным окрасом меха (генотип Oo , aa , Ss , dd)

подвергаются все основные цветовые вариации, даже если они встречаются у одной особи. Так на рисунке 16 хорошо видно, что у черепаховой трехцветной кошки как черный, так и рыжий окрас ослаблены до пепельно-голубого и кремового, соответственно.

Локус W (White).

Как уже отмечалось нами в начале главы 2, закладка будущих пигментных клеток начинается еще на ранних этапах развития зародыша в области нервной трубки (см. рис. 2). Сами они производить пигмент еще не могут, для этого им нужно претерпеть ряд изменений. Прежде всего, они должны принять веретенообразную форму, пригодную для миграции. Этот процесс находится под контролем гена **White**.

Аллель W. Данный аллель несет ответственность за формирование белого окраса по всему шерстному покрову кошки. Если генотип животного представлен двумя нормальными рецессивными аллелями **w**, клетки-предшественницы безошибочно приобретут нужную для миграции веретеновидную форму. Но если хоть один из аллелей окажется доминантным мутантным **W** – клетки потеряют способность к организации, останутся на прежнем месте и в будущем **пигмента производить не будут**, а кошка так и останется неокрашенной, то есть белой. Желтоглазая белшерстная кошка, несущая в своем генотипе доминантный аллель **W**, представлена на рис. 17.

Встречаются, правда, исключения, когда часть пигментных клеток у кошек с мутацией **W** все-таки способна к недолгому синтезу пигмента: многим знакома детская "цветная шапочка" на голове у белых котят.

Кроме того, ген доминантного белого окраса (таково его полное название) может нарушать формирование не только будущих пигментных, но и близлежащих клеток, отвечающих за формирование других структур. Так **голубой цвет** глаз возникает вследствие недостатка пигмента и полного отсутствия тапетума в радужной оболочке [Thibos et al., 1980], а глухота – недостатка пигмента в кортиевоом органе. В итоге образуются голубоглазые (на один или оба глаза) и даже глухие кошки с мутантным аллелем **W**. Снимок такой кошки приведен на рис. 18. Проявление вышеназванных признаков

зависит не столько от дозы гена (то есть несет кошка два или только один аллель **W**), сколько от наличия



Рис. 17. Белошерстная кошка с желтыми глазами с генотипом **W-, II**



Рис. 18. Белошерстная кошка с глухотой и разным цветом глаз (генотипом **W-, II**)

генов модификаторов и активности регуляторных элементов генома. Похожие явления иногда возникают и у кошек с белыми пятнами, вызванными наличием аллеля **S**. Иногда такие кошки имеют частично или полностью голубые радужки. Это можно объяснить нарушением формирования меланобластов в процессе эмбриогенеза. В очень редких случаях ген **S** вызывает ту или иную степень глухоты. Действие аллеля **W** схоже с действием аллеля **S**, однако его влияние на размножение меланобластов более серьезно.

Локус C (Color).

После того, как пропигментные клетки меланобласты достигли волосяных фолликулов и преобразовались в меланоциты, они становятся способны производить пигменты. Этот сложный биохимический процесс управляется собственными генами. Для превращения аминокислоты тирозина в меланин (эумеланин и феомеланин) необходим фермент **тирозиназа** (см. схему на рис. 3). Образование этого регуляторного белка-фермента определяется локусом **C (Color)**. Данный локус имеется у всех млекопитающих и довольно хорошо изучен. Наличие в генотипе **доминантного аллеля C** обеспечивает синтез нормальной тирозиназы, и тогда процесс выработки не только пигментов в меланоцитах, но и дофамина и ДОФА в других клетках нейрального происхождения протекает в полном объеме. У кошек в этом локусе помимо нормального доминантного аллеля **C**, который отвечает за нормальный синтез пигментов, имеется еще серия рецессивных мутантных аллелей.

Аллель c (альбино). Действие этого рецессивного аллеля вызывает формирование сплошного белого окраса. Это явление происходит из-за полной инактивации фермента тирозиназы и приводит к **альбинизму**. Кошки с данной мутацией (генотип **cc**) отчасти фенотипически схожи с животными с генотипом **W-**. Различия между ними в основном заключается в **окраске зрачков**, которые у кошек-альбиносов с генотипом **cc** - **розовые или кроваво-красные** из-за полного отсутствия пигмента в радужной оболочке. Снимок кошки альбиноса с розовыми глазами представлен на рис. 19. В фелинологической литературе описаны альбиносы с голубыми глазами и теоретически их



Рис. 19. Кошка альбинос с розовыми глазами (генотип cc)

можно спутать с голубоглазыми кошками **W-** . Однако **альбиносы** встречаются в популяциях наших кошек **крайне редко**, так что, увидев белую голубоглазую кошку, можно практически безошибочно утверждать, что ее окрас определяется доминантным W-геном, а не гомозиготностью по аллелю c (альбино).

Аллели c^s , c^b . Помимо рецессивных аллелей альбино в локусе **C** имеются еще два: c^s (сиамский), c^b (бурманский). Они вызывают неравномерное окрашивание тела кошки. Такие животные имеют темную голову, конечности и хвост и значительно более светлый корпус. Эти окрасы возникают в результате наличия **температурочувствительной формы тирозиназы**. При нормальной температуре тела активность данной формы тирозиназы резко снижена, что и приводит к осветлению окраса. Сниженная температура головы и конечностей способствует активации фермента и запускает нормальный синтез пигмента, что и обеспечивает развитие типичного «сиамского» окраса (рис. 20).



Рис. 20. Сиа́мская ко́шка с ге́нотипом $c^s c^s$.

Окрас, называемый бурманским (иначе бурмесским), хотя и более темный и менее контрастный, чем окрас сиамов, но сохраняет ту же закономерность интенсивного окрашивания выступающих участков тела. Глаза у сиамов, как известно, голубые или синие, а у бурмы - золотистые. Эти признаки также определяются действием аллелей c^s и c^b .

Локус Т (Tabby).

Слово tabby в переводе с английского языка означает **полосатость**. Структура тэбби у кошек состоит из более темных полос на фоне желто-серого окраса. Этот фоновый окрас характерен для большинства диких животных, например мышей, зайцев и получил название агути в честь южно-американского грызуна. **Полосатость тэбби** присуща практически всему семейству кошачьих и контролируется отдельным локусом Т (Tabby). Этот локус проявляется **только на фоне аллеля А** (Agouti) и отвечает за образование полос, пятен и разнообразных рисунков на теле кошки. В данном локусе выделяют три аллеля.

Алле́ль Т (*тигровый или mackerel tabby*) – определяет развитие тонких полос тянущихся по телу кошки параллельно друг другу вниз

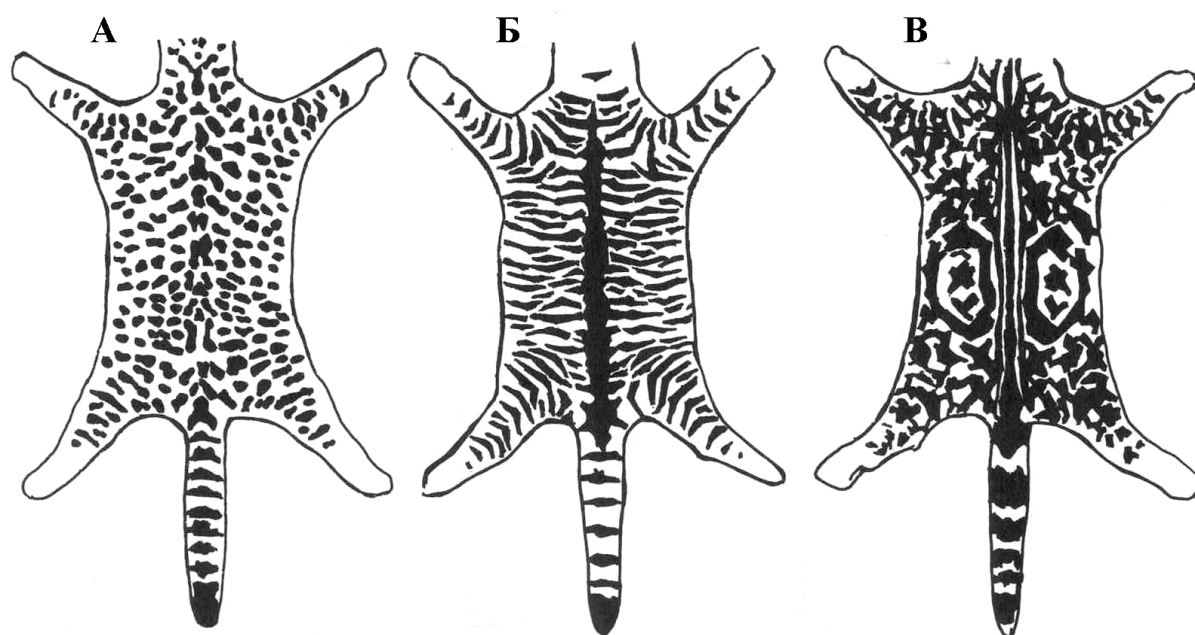


Рис. 21. Вариации табби рисунков

А – пятнистый (spotted) тэбби. Б- тигровый (mackerel) тэбби. В – мраморный (blotched) тэбби

(рис. 21,Б). Окрас, обусловленный этим аллелем характерен для диких представителей рода *Felis* и непосредственных предков домашней кошки – *Felis libyca* и *Felis sylvestris* (дикой ливийской кошки и европейского лесного кота). Этот окрас получил название тигровый полосатый или макрелевый (рис. 21,Б). Часто у кошек встречается контролируемая так же аллелем Т другая разновидность этого окраса – пятнистый (spotted) тэбби, состоящий в наиболее законченном варианте из ровных одинаковых по размеру овальных и круглых пятен на боках и теле кошки (рис. 21,А). Распределение и форма полос и пятен у кошек-тэбби очень разнообразны и встречаются все переходные формы от тигровых полосатых к пятнистым. Все наши обыкновенные серые полосатые домашние кошки *Felis catus* имеют в своем генотипе немутантный предковый аллель Т, также как и аллель А. Типичные серые полосатые кошки с тигровым окрасом представлены на рис. 22 и на рис. 5 в начале главы.

Аллель t^p (classic tabby или blotched tabby в Великобритании). Для



Рис. 22. Кот с окрасом меха «дикого типа»

кошек гомозиготных по этому мутантному рецессивному аллелю характерен так называемый **мраморный рисунок** из широких темных полос, пятен и колец (рис. 21,В). Наиболее четко темный рисунок выявляется на лапах, хвосте и боках животного. Необходимо отметить, что мраморный рисунок у гомозигот $t^b t^b$ проявляется на всех видимых окрасах у

кошек, кроме черного (не-агути, **aa**). На рисунках 23 и 24 изображены серая и рыжая кошки с типичным мраморным окрасом. Интересно, что в восточно-европейских популяциях такие кошки встречаются довольно редко, в то время как в Англии являются обычными. Поэтому кроме мраморных их часто называют английскими.

Аллель T^a (или *abyssinian tabby*) – назван в честь породы кошек, для которой он наиболее характерен. У гетерозигот $T^a T$ и гомозигот $T^a T^a$ по этому доминантному аллелю полосатость частично сохраняется только на лбу и хвосте, но полностью отсутствует на всем теле. Редкие отметины иногда видны на передних лапах и кончике хвоста. На волосе четко выражен тикинг (чередование темных и светлых полос пигмента).

Абиссинские кошки принадлежат к одной из самых древних пород. Родоначальником породы считается кот Зула, привезенный в Англию в 1868 году из Абиссинии (Эфиопии). На рис. 25 представлена кошка типичного абиссинского окраса.

Другие локусы, влияющие на окрас меха. Некоторые исследователи полагают, что у кошек имеется еще несколько локусов, определяю-



Рис. 23. Кошка с мраморным рисунком (А-, $t^b t^b$)



Рис. 24. Рыжая кошка с мраморным рисунком (А-, О-, $t^b t^b$)



Рис. 25. Абиссинская кошка с генотипом **A-, T^a-**

щих окрас меха. **Локус В (Black)** – этот локус по их мнению отвечает за синтез эумеланина и определяет черный и коричневый окрас. В данном локусе имеется 3 аллеля: нормальный доминантный аллель **В** и два мутантных рецессивных – **b** (коричневый) и **b¹** (светло-коричневый). Аллели локуса Black проявляются только в комбинации с неагути (**aa**). **Локус I (Inhibitor)** - данный локус несет ответственность за формирование у кошек так называемого серебряного окраса. Под действием этого гена у животных окрашивается только окончание каждой отдельной шерстинки, и практически выбелена (высеребрена) прикорневая часть волоса. Это обусловлено подавлением прикорневой пигментации геном-ингибитором, который обозначается символом "**I**" (Inhibitor). Чем быстрее начинает работать ген **I**, тем более осветленный становится окрас кошки.

2.3 Локусы, определяющие структуру меха и хвоста у кошек

Локус L (Long hair)

Помимо генов, обуславливающих окраску волосяного покрова, выделяют еще группу генов, влияющих на структуру волоса.

Представителем данной группы является локус **L** (Long hair), ответственный за различную длину волоса у домашних кошек. Он включает в свой состав два различных аллеля: нормальный доминантный аллель **L** и мутантный рецессивный – **l**.

Аллель l. Данный мутантный аллель в гомозиготном состоянии удлиняет время роста волоса и определяет развитие длинной шерсти. По этому кошки с генотипом **ll** имеют длинную шерсть. Поскольку ген Long hair никак не связан с генами, обуславливающими окраску волосяного покрова, длинношерстность характерна для всех типов окраса. Длинношерстные кошки черепахового, ванского и белого окрасов с различными генотипами хорошо видны на рис. 9, 10, 17. На рисунках 26 и 27 представлены длинношерстные коты серого полосатого и черного окрасов.

В настоящее время более половины выведенных пород являются длинношерстными. Изначально все длинношерстные кошки назывались Ангорскими или Русскими. Но в 1887 году англичане решили длинношерстных кошек называть Персидскими, поскольку отличительные черты, характеризующие каждую отдельную породу, начали исчезать [Tabor, 1991].



Рис. 26. Кот с генотипом - **ll**



Рис. 27. Длинношерстный, черный кот с генотипом **aa, ll**

Алель **L** – несет ответственность за проявление короткой шерсти (кошки с генотипами **LL** и **Ll** являются короткошерстными).

Локус **R (Cornish Rex)**

В ходе многолетних исследований была выявлена группа генов **Rex**, влияющих на текстуру волоса. Мех кошек состоит из коротких тонких, и извитых волосков, которые носят название **подшерстка** (подпуши), **ости**, представленной волосками с извитым основанием и прямым кончиком и **покровной шерсти**, включающей самые длинные, грубые и прямые волосы. Самой первой зарегистрированной мутацией, нарушающей нормальное строение текстуры волоса, была рецессивная мутация **корниш-рекс** (или **корнуэльский рекс** – по месту обнаружения мутации).

Алель **r**. У особей корниш-рекс, гомозиготных по **rr**, покровная шерсть и остевые волосы хотя и присутствуют, но сильно истончены, извиты и имеют равную длину с подпушью, так что почти неотличимы от нее. Эти волосы образуют волнообразные завитки закрытого типа, то есть ориентированные окончанием к коже. Вибриссы этих мутантов также извитые. На основе рецессивной мутации корнуэльской рексово-



Рис. 28. Кошка с мутацией корниш-рекс.

сти создана отдельная порода под тем же названием. На рис. 28 изображена кошка с мутацией корниш-рекс.

Локус Re (Devon Rex).

Второй обнаруженной рексовой мутацией по текстуре шерсти является **девонширская рексовость** или **девон-рекс**, по внешнему проявлению несколько отличающаяся от корнуэльской.

Аллель **re**. У этих кошек отсутствует покровная шерсть, завитки не имеют четкой направленности (так называемый открытый тип), а извитая ость отличается от подшерстка по длине и толщине. Вибриссы также извитые. На основе этой мутации создана самостоятельная порода кошек. Рецессивный мутантный аллель девонской рексовости получил название **re** (а локус соответственно, **Re**). На рис. 29 изображен типичный девон-рекс. При скрещивании корниш- и девон-рексом потомство первого поколения имеет нормальную шерсть. Из этого следует, во-первых, что девонская рексовость определяется рецессивно, а во-вторых, что эта мутация локализована не в локусе **R**. Следовательно, генотипы родителей у двух рексом будут – **rrReRe** и



Рис. 29. Кошка с мутацией девон-рекс.

RRrere, а потомков **F₁ – RrRere**.

Локус M (Manx).

Кроме локусов, обуславливающих длину и текстуру меха, имеется еще несколько локусов, определяющих у кошек явление «короткохвостости». К этой группе относится локус **M (Manx)**, контролирующий различную длину хвоста у представителей *Felis catus*.

Алель **M** (Manx). Мэнская бесхвостость – одна из первых описанных кошачьих мутаций. Название свое эта мутация получила по месту обнаружения – острову Мэн, так же как и в последствие, сформировавшаяся порода. Мэнские кошки отличаются полным отсутствием или значительным укорочением хвоста, происходящим под действием доминантного аллеля **M (Manx)**. Степень проявления данной мутации разнообразна от **рампи** – кошек, у которых полностью отсутствуют хвостовые позвонки (рис. 30, 31), до **лонги**, имеющих укороченный хвост нормального строения. Действие мэнкс-мутации

проявляется не только на хвостовом стебле, но и на крестцовом отделе позвоночника.



Рис. 30. Кошка с генотипом **Mm, Oo, A-**.



Рис. 31. Кошка с генотипом **Mm, O-**.

Все вышесказанное касается только гетерозигот по мутации **M**. Гомозиготы **MM** погибают еще на эмбриональной стадии вследствие грубых нарушений развития нервной трубки.

Локус Bt (Bobtail).

Еще один локус, определяющий явление «короткохвостости», получил название Бобтейл. От английских слов bob – обрезок шерсти, помазок, и tail – хвост. В отличие от локуса Manx, в локусе Bobtail короткохвостость вызывается рецессивным мутантным аллелем **bt**.

Аллель **bt**. Этот мутантный аллель характерен, в основном, для породы японский бобтейл, не вызывает столь серьезных нарушений и не летален в гомозиготе, как аллель **M** локуса мэнкс. Мутация **bt** довольно широко распространена в районах Дальнего Востока и Юго-Восточной Азии. У гомозигот по аллелю **bt** хвост укорочен, а его позвонки уменьшены и нередко деформированы. Иногда они образуют узлы или мягкие изломы, закручиваясь в спираль. Имеется огромное разнообразие короткохвостых пород с мутацией бобтейл. Две кошки различного окраса, несущие данную мутацию в гомозиготном состоянии представлены на рис. 32 и 33.



Рис. 32. Кошка с генотипом **btbt, Oo, aa, Ss**.



Рис. 33. Кошка с генотипом **btbt**, **A-**, **t^bt^b**, **Ss**.

Практическое занятие

Цель – закрепить знания, касающиеся механизмов пигментогенеза, а также локусов, ответственных за окрасы и структуру меха и хвоста у домашних кошек на основе выполнения практических заданий и решения задач.

Материалы и оборудование. Набор визуализированных генотипов домашних кошек *Felis catus*, тетради, ручки. **Литература:** данное практическое пособие, учебник по генетике, схемы скрещиваний.

Задания

1 Проработать материал темы 2 «Локусы, ответственные за окрасы и структуру меха и хвоста у домашних кошек» (стр. 9-36), проанализировать меховые окрасы кошек, представленные на рисунках с 5 по 33 и ответить на поставленные ниже вопросы.

- 1) Что определяет окрас волосяных структур кошек?
- 2) Как называются пигменты, формирующие окрас меха?
- 3) Где происходит синтез пигментов, определяющих окрас волос?
- 4) Как называется мутация, в результате действия которой у кошки

прерывается синтез эумеланина?

5) Если цепь биосинтеза черного пигмента эумеланина прервалась, то какой окрас будет у кошки?

6) Если меланоциты вследствие мутации не приобрели веретенообразную форму, необходимую для миграции в волосяные фолликулы, то какого окраса будет кошка и какой ген отвечает за данный признак?

7) Если у кошки дефектен фермент **тирозиназа**, то какой у нее будет окрас шерсти и глаз, и какой ген отвечает за это?

2 Прорешать задачи по рейтинговой системе, набрав не менее 10 баллов.

1) Укажите, на каких рисунках изображены черепаховые кошки?

(1 балл)

2) На каком рисунке представлена кошка с мутацией, в результате действия которой у кошки прерывается синтез эумеланина?

(2 балла)

3) Укажите, на каких рисунках представлены кошки, в меховом окрасе которых видно действие гена ослабляющего окрас?

(2 балла)

4) Влияет ли мраморное распределение рисунка на цветовой окрас меха кошки? Укажите, на каких рисунках представлены кошки с мраморным окрасом?

(2 балла)

5) На каком рисунке представлена кошка, у которой в результате мутации меланоциты не приобрели веретенообразную форму, необходимую для миграции в волосяные фолликулы?

(2 балла)

6) Как называется мутация, при которой кошки имеют глаза разного цвета (желтого и голубого)?

(2 балла)

7) Имеется ли кошка альбинос среди рисунков 5-33, составляющих базу визуализированных генотипов. Аллель, какого локуса несет ответственность за это явление?

(2 балла)

Вопросы для самоконтроля

1. Какие пигменты входят в состав волос?
2. Какую функцию выполняют специализированные клетки - меланоциты?
3. Синтез каких пигментов прекращается в результате дефекта фермента тирозиназы?
4. Какой ген отвечает за ослабление основного окраса, каков механизм его действия?
5. Могут ли у одной кошки проявляться сразу несколько признаков, определяющих окрас меха?
6. Какое явление называют эффектом лайонизации, для особей какого пола оно характерно?

ТЕМА 3

Законы Менделя при моногибридном скрещивании кошек *Felis catus*

3.1 Генетическая символика

3.2 Моногибридное скрещивание

3.1 Генетическая символика

При изучении генетических закономерностей используется общепринятая символика и терминология. Скрещивание обозначается значком $\times$, материнский организм - ♀ - символом планеты Венера (зеркало Венеры), отцовский - ♂ - символом планеты Марс (щит и копье Марса). При написании схемы скрещивания на первое место ставится **генотип** материнской особи, на второе – отцовской (знаки ♀, ♂ можно опустить). Родительские организмы, взятые для скрещивания, обозначаются латинской буквой **P** (*parenta* – родители). Потомство, полученное в результате скрещивания особей, различающихся наследственными задатками, называется **гибридами**, а совокупность

таких гибридов – гибридным поколением. **Гибридное потомство** обозначается латинской буквой **F** (*filii* – дети) с цифровым индексом, соответствующим порядковому номеру данного поколения: **F₁**, **F₂**, **F₃**, ..., **F_n**.

У человека и животных развитие того или иного признака обусловлено наследственными факторами – **генами**. Вариации одного и того же гена называют **аллелями**. Образованные разными аллелями одного гена белки частично отличаются по своей структуре и функции, но определяют в итоге проявление или отсутствие одного какого-то признака. Для обозначения аллельных вариантов используют одну, две начальные буквы английского наименования гена. Например, ген **Agouti**, доминантный аллель **A** которого несет ответственность за распределение пигментов (феумеланина и эумеланина) по длине волоса и формирует у кошки **серый полосатый-агути окрас** или **окрас «дикого типа»**. Или ген **Long hair**, рецессивный аллель **l** которого ответственен за **длинный мех** у кошек. **Доминантные** аллели обозначаются заглавными буквами, **рецессивные** – строчными. У каждого организма в норме аллели являются парными: один из них он получает с **гаметой** от матери, другой – от отца. **Неаллельные гены** определяют разные признаки (например, наличие какой либо окраски меха и длина волоса). Неаллельные гены обозначаются разными буквами алфавита. Например, рассмотренные выше гены **A** и **L**.

В гамете всегда находится один аллель из каждой пары. Обычно гаметы (**G**) обозначаются кружком, внутрь которого вписываются соответствующие буквенные обозначения аллелей:

$\begin{pmatrix} A \end{pmatrix}$ или $\begin{pmatrix} a \end{pmatrix}$
 $\begin{pmatrix} L \end{pmatrix}$ или $\begin{pmatrix} l \end{pmatrix}$

При написании генотипов доминантные аллели пишутся на первом, а рецессивные – на втором месте.

Генотип можно записывать в генном (**AA**, **Aa**, **aa**; **AALL**, **AaLl** и т.д.)

и в хромосомном ($\begin{smallmatrix} A & A & a & AL & AL \\ = & = & = & = & = \end{smallmatrix}$, $\begin{smallmatrix} A & a & a & AL & al \end{smallmatrix}$ и т.д.) выражениях.

3.2 Моногибридное скрещивание.

История генетики начинается с утверждения теории гена в 1900 г., когда Е. Чермак, К. Корренс, Г. де Фриз независимо друг от друга переоткрыли законы наследования отдельных признаков, не предполагая, что эти законы уже были открыты Г. Менделем.

Используя скрещивания растений, различающихся по контрастным признакам, Мендель в 1865 г. сформулировал и обосновал идею о существовании **наследственных факторов**. В 1909 г. В. Иоганнсен предложил назвать эти факторы **генами**. За три года до этого, в 1905 г., В. Бэтсон предложил назвать новую науку **генетикой**.

В своих экспериментах Мендель использовал растения гороха (*Pisum sativum* L.), которые имели четкие альтернативные различия по признакам. Мы же проиллюстрируем основные генетические закономерности на более сложном, но при этом не менее показательном объекте – **домашней кошке (*Felis catus* L.)**.

Первый закон Менделя (Закон единообразия гибридов первого поколения или закон доминирования). Этот закон наиболее кратко формулируется следующим образом: ***при скрещивании особей, отличающихся одной парой признаков, все потомство будет единообразным и гетерозиготным.*** Действие этого закона четко прослеживается на моногибридном скрещивании, при котором родители отличаются одной парой изучаемых альтернативных признаков. Например, при скрещивании гомозиготного по локусу Agouti серого полосатого кота (генотип AA) с гомозиготной черной кошкой (генотип aa) **все потомство будет серым полосатым (генотип Aa)**. Как уже отмечалось выше, доминантный аллель A локуса Agouti ответствен за чередование темных и светлых полос пигментов по длине волоса, и наличие хотя бы одного аллеля A из двух возможных в генотипе кошки (второй аллель может быть как A, так и a) определяет **фенотип**

(внешнее проявление признака) как серый полосатый. Если же кошка несет одновременно два рецессивных аллеля **a** (генотип **aa**), то фенотипически она будет черного окраса. Схема скрещивания черной кошки и серого полосатого кота приведена на рис. 34.

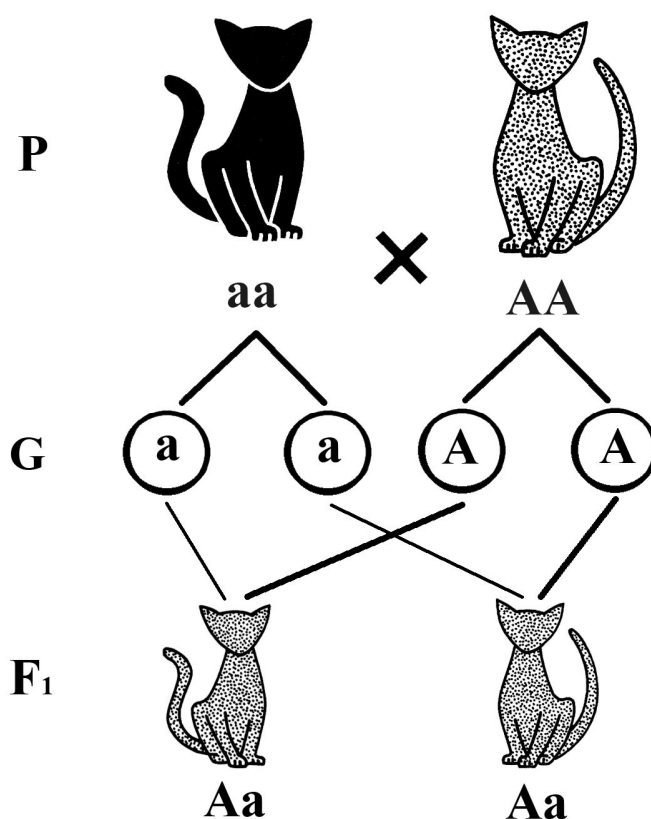


Рис. 34. Схема скрещивания черной кошки и серого кота (Первый закон Менделя)

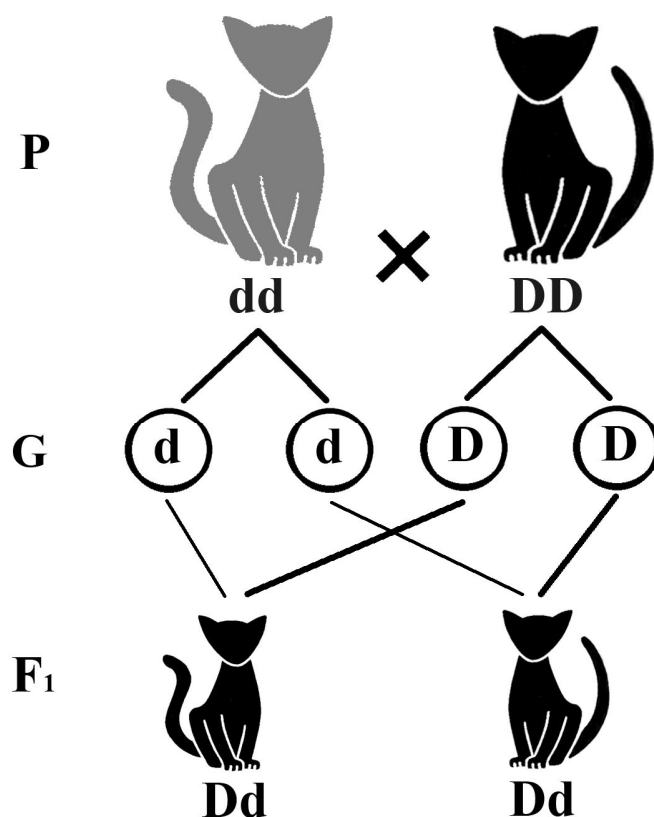


Рис. 35. Схема скрещивания пепельно-голубой кошки и черного кота (Первый закон Менделя)

Для иллюстрации первого закона Менделя можно с успехом использовать и другие наследственные признаки окраса и структуры меха у кошек. Например, при скрещивании пепельно-голубой кошки (голубой окрас представляет собой ослабленный рецессивным аллелем d черный) и черного кота все потомство, как по генотипу, так и фенотипу будет **единообразно** (рис. 35). Иными словами в первом поколении F_1 вновь будет **доминировать только один аллель**, в данном случае D .

Второй закон Менделя (Закон расщепления или закон чистоты гамет). В ходе дальнейших экспериментов Менделем было установлено, что при скрещивании гибридных (гетерозиготных) потомков F_1 между собой во втором поколении происходит расщепление признаков по фенотипу на исходные родительские в отношении **3 : 1**, 3/4 потомков оказываются с признаками, обусловленными доминантным аллелем,

1/4-

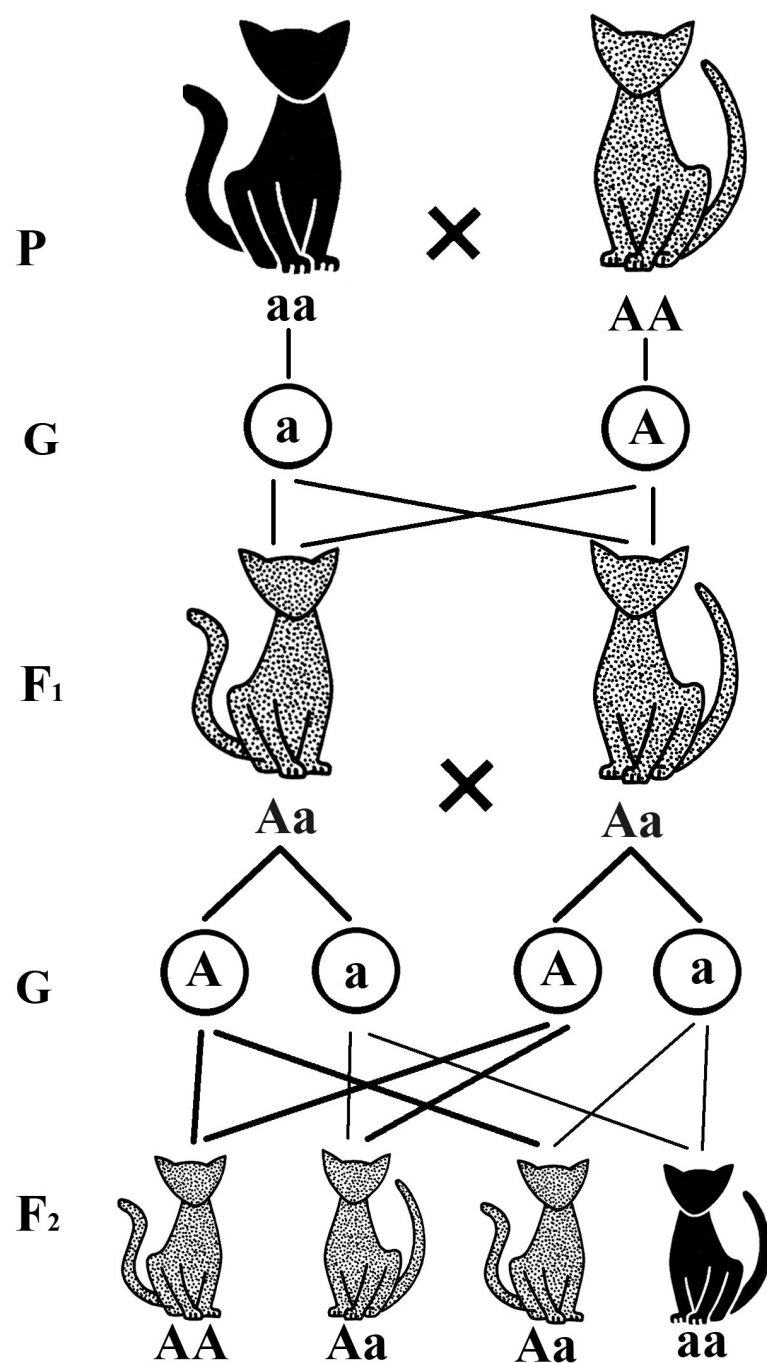


Рис. 36. Схема скрещивания демонстрирующего характер расщепления признаков во втором поколении при моногибридном скрещивании (Второй закон Менделя)

с признаками рецессивного аллеля. Так, если мы скрестим гетерозиготных серых полосатых кота и кошку (особей F_1 от скрещивания гомозиготных родителей P на рис. 36), то потомство F_2 на 75 % будет серым полосатым, а на 25% - иметь черную окраску меха. Причем, как хорошо видно на схеме из рисунка 36, иллюстрирующего данное скрещивание, серое полосатое потомство F_2 состоит на 25% из гомозигот AA и на 50% из гетерозогот Aa . Таким образом на основании экспериментов, проведенных на горошке и многих других видах растений и животных, включая кошек, был установлен второй закон Менделя, который звучит так: **при скрещивании гибридных (гетерозиготных) потомков F_1 между собой во втором поколении происходит расщепление признаков по фенотипу в отношении 3 : 1, а по генотипу 1:2:1.**

Для упрощения анализа ожидаемых результатов в F_2 используют так называемую **решетку Пеннета** – таблицу, первые строки и столбцы которой соответствуют различным типам женских и мужских гамет. В каждой из 4-х клеток записываются генотипы особей F_2 , образующиеся при слиянии этих гамет. Решетка Пеннета, демонстрирующая генотипы кошек F_2 и родительские гаметы, представлена ниже в виде таблицы 1.

Таблица 1. Генотипы потомков F_2 и родительские гаметы при моногибридном скрещивании.

Гаметы ♀/ ♂	A	a
A	AA	Aa
a	Aa	aa

Анализирующее скрещивание. В генетике различают еще анализирующее скрещивание. Анализирующим называется скрещивание гибрида F_1 с гомозиготной рецессивной родительской особью. Для иллюстрации анализирующего типа скрещиваний кошки также являются практически идеальным объектом. Ниже приведена схема анализирующего скрещивания гибридного гетерозиготного серого полосатого кота и гомозиготной черной родительской кошки (рис. 37).

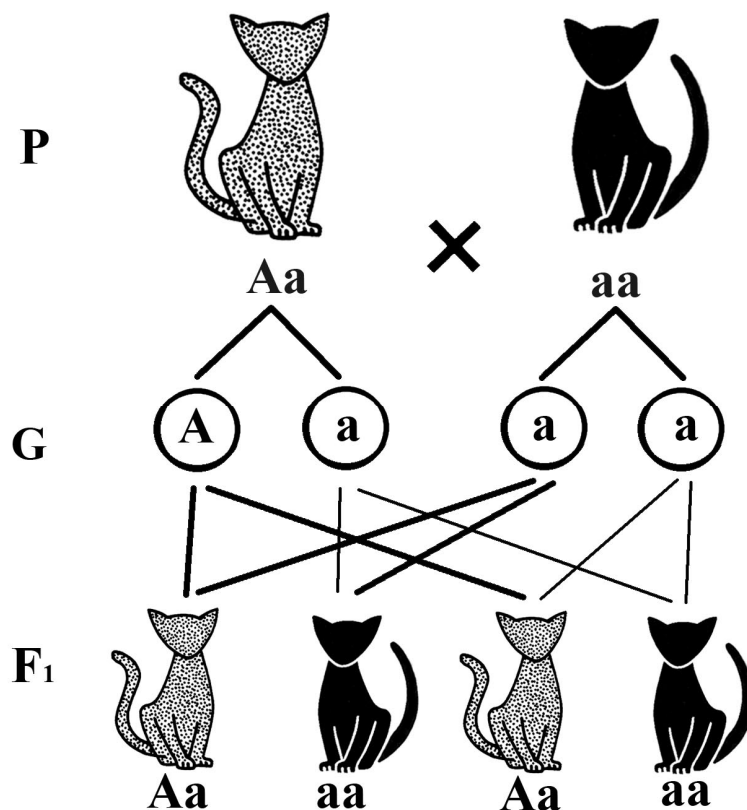


Рис. 37. Схема анализирующего скрещивания серой кошки с черным котом

При анализирующем скрещивании расщепление признаков у потомков и по фенотипу и по генотипу всегда будет в соотношении **1 : 1**. Поэтому половина ко-

тят от этого скрещивания будут черными (с генотипом **aa**), а другая половина – серыми (с генотипом **Aa**).

Неполное доминирование. Исследования, проведенные после Менделя, показали, что полное доминирование не обязательно для всех типов гибридов. В ряде случаев гибриды оказываются полудоминантными. Они показывают промежуточное проявление признака. Классическим примером этого явления служит наследование окраски цветков у растения «ночная красавица». При скрещивании родительских особей с красными и белыми цветками все гибриды **F₁** оказывались с розовыми цветками. Такое наследование получило название **неполного доминирования**. Что касается **F₂**, то вместо

привычного расщепления по фенотипу **3:1** здесь наблюдалось **1:2:1**. Другими словами, гетерозиготы по сравнению с гомозиготами по доминантному признаку приобретают собственное фенотипическое проявление.

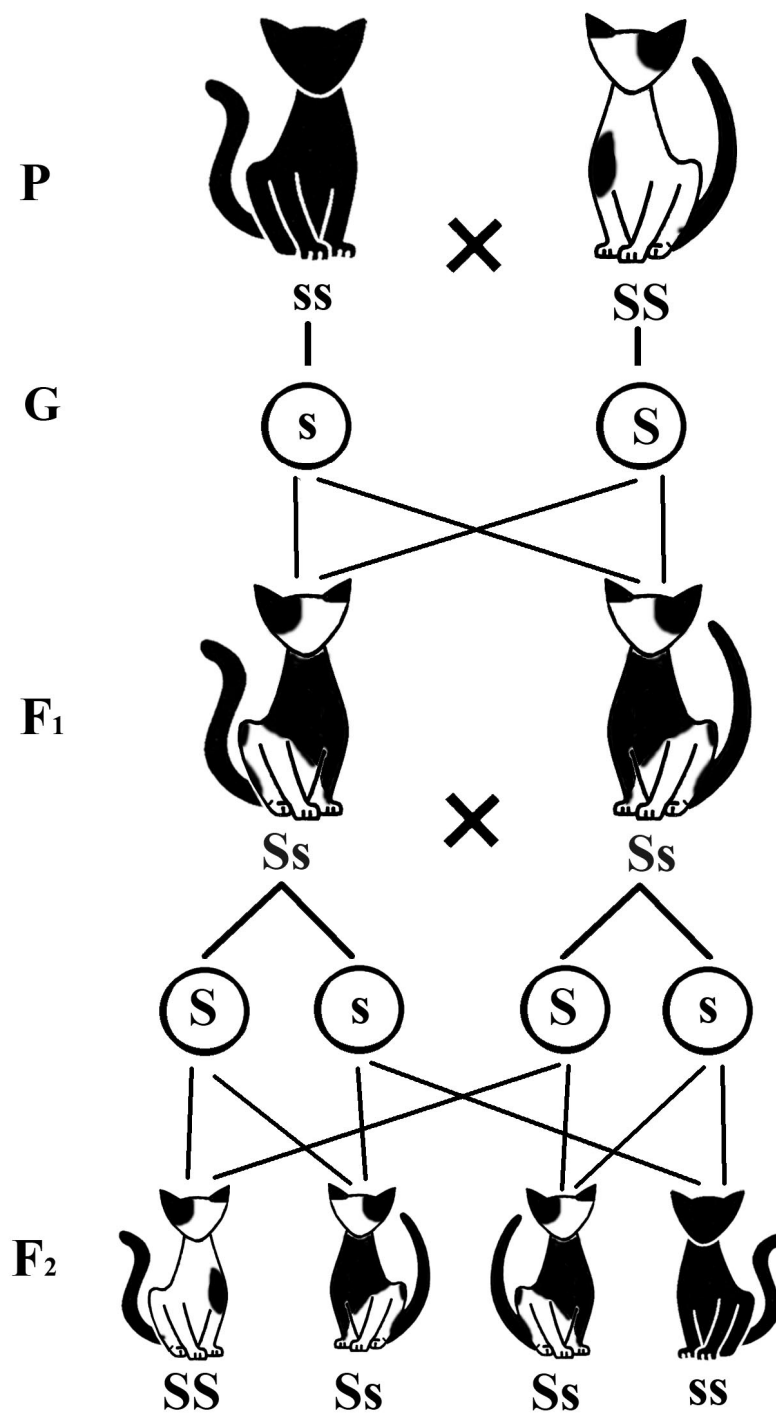


Рис. 38. Схема анализирующего скрещивания серой кошки с черным котом

Наиболее часто **неполное доминирование** у кошек иллюстрируется на примере наследования белой пятнистости, хорошо заметной на всевозможных цветных вариациях окраса меха (рис. 38). Такая пятнистость, именуемая еще пегостью, детерминируется доминантным аллелем **S** локуса Piebald spotting. Из схемы на рис. 38, иллюстрирующей скрещивание черной кошки (генотип **ss**) и пегого кота (генотип **SS**), мы видим, что все потомки **F₁** характеризуется единообразием, но доминантный аллель пегости **S** **проявился у них не полностью**. При дальнейшем скрещивании потомков **F₁** между собой в **F₂** мы видим, что вместо привычного расщепления по фенотипу (3:1) происходит расщепление 1:2:1 как по фенотипу, так и по генотипу.

Кодоминирование. Еще одним вкладом в науку при характеристике гибридов **F₁** было открытие явления **кодоминирования**, когда оба наследственных свойства, получаемые от родителей, полностью проявляются в гибридах.

Это явление можно наблюдать и у кошек при скрещивании сиамских особей (генотип **c^sc^s**), характеризующихся голубыми глазами, темным окрасом головы и конечностей и светлым корпуса (см. рис. 20), с особями бурманской породы (генотип **c^bc^b**), имеющими более темный окрас меха и золотистый цвет глаз. Гибриды **F₁** от этого скрещивания (генотип **c^bc^s**), называемые еще тонкинезами, приобретут окрас, являющийся **промежуточным между родительскими**. Они будут более светлые, чем бурма, но темнее сиамских и иметь специфический зелено-голубой цвет глаз. При дальнейшем скрещивании гетерозиготных потомков **F₁** в **F₂** будет происходить расщепление 1:2:1 как по генотипу, так и по фенотипу (табл. 2).

Таблица 2. Характер наследования потомков **F₂** от скрещивания сиамских и бурманских родителей.

Гаметы ♀/♂	c^b	c^s
c^b	c^bc^b (бурманский окрас)	c^bc^s (тонкинский окрас)
c^s	c^bc^s (тонкинский окрас)	c^sc^s (сиамский окрас)

Практическое занятие

Цель – закрепить знания по моногибридным скрещиваниям, первому и второму законам Менделя на основе выполнения практических заданий и решения задач.

Материалы и оборудование. Набор визуализированных генотипов домашних кошек *Felis catus*, тетради, ручки. **Литература:** данное практическое пособие, учебник по генетике, схемы скрещиваний.

Задания

1 Проанализировать меховые окрасы кошек, представленных в практическом пособии на рисунках с 5 по 27 темы 2, проработать материал темы 3 «Законы Менделя при моногибридном скрещивании кошек *Felis catus*» (стр. 39-47) и ответить на поставленные ниже вопросы.

1) Укажите, на каком рисунке представлена кошка нормального дикого окраса агути. Как записать ее генотип?

2) На каком рисунке представлена фотография кошки неагути (**aa**)?

3) На каких рисунках представлены кошки, гомозиготные по аллелю **d**?

4) Будет ли соблюдаться первый закон Менделя, если скрестить рыжего кота на рис. 7 с любой другой кошкой?

5) Если скрестить гомозиготную желтоглазую белую кошку с черным котом будет ли у потомков **F₁** соблюдаться первый закон Менделя?

6) Изменится ли ответ, если для предыдущего скрещивания возьмем кошку представленную на рис. 17.

7) У кошки, живущей в соседнем подъезде, один глаз небесно-голубой, другой – желтый. Можно ли сказать, какого цвета у нее мех и какой мутантный аллель его определяет? Встречалась ли вам фотография такой кошки? Если да, то укажите где?

8) На каком рисунке в теме 3 представлена схема скрещивания, демонстрирующая второй закон Менделя?

2 Прорешать задачи по рейтинговой системе, набрав не менее 10 баллов.

1) Если скрестить гомозиготного кота агути (серого полосатого) с

кошкой неагути (черной), то какие цветовые вариации окраса будут у потомков в первом поколении?

(1 балл)

2) При скрещивании пепельно-голубой кошки и черного гомозиготного по локусу Dilute кота все потомство в F_1 оказалось черным. Какому закону Менделя соответствует данное явление? Сформулируйте этот закон.

(1 балл)

3) Какие генотипы будут у особей, если известно, что в результате их скрещивания между собой получилось следующее потомство: 3 серых полосатых агути котенка и один черный. Какой закон Менделя демонстрирует данное расщепление?

(2 балла)

4) Кошка с белыми пятнами (S) скрещивается с таким же по фенотипу котом одинакового с ней генотипа. В каком случае у этой пары может родиться котенок без белых пятен?

(2 балла)

5) Какое будет потомство при анализирующем скрещивании гетерозиготной серой полосатой кошки и черного кота?

(2 балла).

6) «Мраморная» окраска шерсти у кошек определяется рецессивным аллелем t^b . Какие типы гамет и в каком соотношении будут образовываться у «мраморного» кота? А у полосатой кошки генотипа Tt^b ?

(2 балла)

7) У кошек короткая шерсть доминирует над ангорской (длинношерстной). Короткошерстная кошка, скрещенная с таким же котом, принесла 5 короткошерстных и 2-х ангорских котят. Какое предположение можно сделать о генотипах скрещенных кошек?

(2 балла)

8) Два года подряд сибирский длинношерстный кот Василий скрещивался с соседской кошкой Багирой. В первый год у Багиры родилось 5 котят, из них 3 короткошерстных и 2 длинношерстных, а на следующий год 4 котенка - 2 короткошерстных и 2 длинношерстных. Известно, что у кошек короткая шерсть (L) доминирует над длинной (l). Какая шерсть была у Багиры? Какое потомство следует ожидать от скрещивания Василия с длинношерстной дочерью? А с короткошерстной?

(3 балла)

Вопросы для самоконтроля

1. Сформулируйте первый закон Менделя. Приведите примеры действия первого закона на основе материала данного пособия.
2. Почему первый закон называется законом доминирования?
3. Что называется решеткой Пеннета и для чего она используется?
4. Сформулируйте второй закон Менделя. Приведите примеры действия этого закона на основе материала данного пособия.
5. Почему при скрещивании дигетерозиготных потомков F_1 между собой в F_2 происходит расщепление признаков?
6. Для чего используется анализирующее скрещивание, и чем оно отличается от возвратного? Приведите примеры и того и другого.
7. Что такое кодоминирование и чем оно отличается от неполного доминирования?

ТЕМА 4

Законы Менделя при ди- и полигибридном скрещивании кошек *Felis catus*

4.1 Дигибридное скрещивание

4.2 Множественный аллелизм

4.1 Дигибридное скрещивание

Помимо изучения закономерностей наследования признаков при моногибридном скрещивании Мендель использовал в своих экспериментах и более сложные случаи. Первым усложнением явилось проведенное им **дигибридное скрещивание**, при котором родители отличаются друг от друга **по двум парам** изучаемых альтернативных признаков. В дальнейших экспериментах он проводил скрещивания, при которых родители отличаются друг от друга по трем и более парам изучаемых альтернативных признаков. Такие скрещивания получили названия тригибридных и полигибридных.

Третий закон Менделя. (Закон независимого наследования признаков). Мендель использовал для дигибридного скрещивания гомозиготные растения гороха, различающихся по двум парам признаков (окраске и форме семян), находящихся в двух парах гомологичных хромосом. И получил в **F₂ расщепление** по двум парам признаков в отношении 9:3:3:1.

Мы же для демонстрации третьего закона Менделя используем две пары альтернативных признаков у кошек, которые рассматривались нами выше при иллюстрации первого и второго законов. Другими словами, возьмем серую короткошерстную кошку (генотип **AALL**) и черного длинношерстного кота (**aall**). На рисунке 39 приведена схема,

иллюстрирующая данное скрещивание. Из рисунка хорошо видно, что все осо-

би от этого скрещивания в F_1 будут **гетерозиготными по двум локусам**, иметь одинаковый генотип **$AaLl$** и серый короткошерстный фенотип. У каждой из них в результате случайного комбинирования образуется **четыре типа гамет** (рис. 39). При скрещивании **дигетерозиготных** серых короткошерстных особей F_1 между собой у потомков F_2 произой-

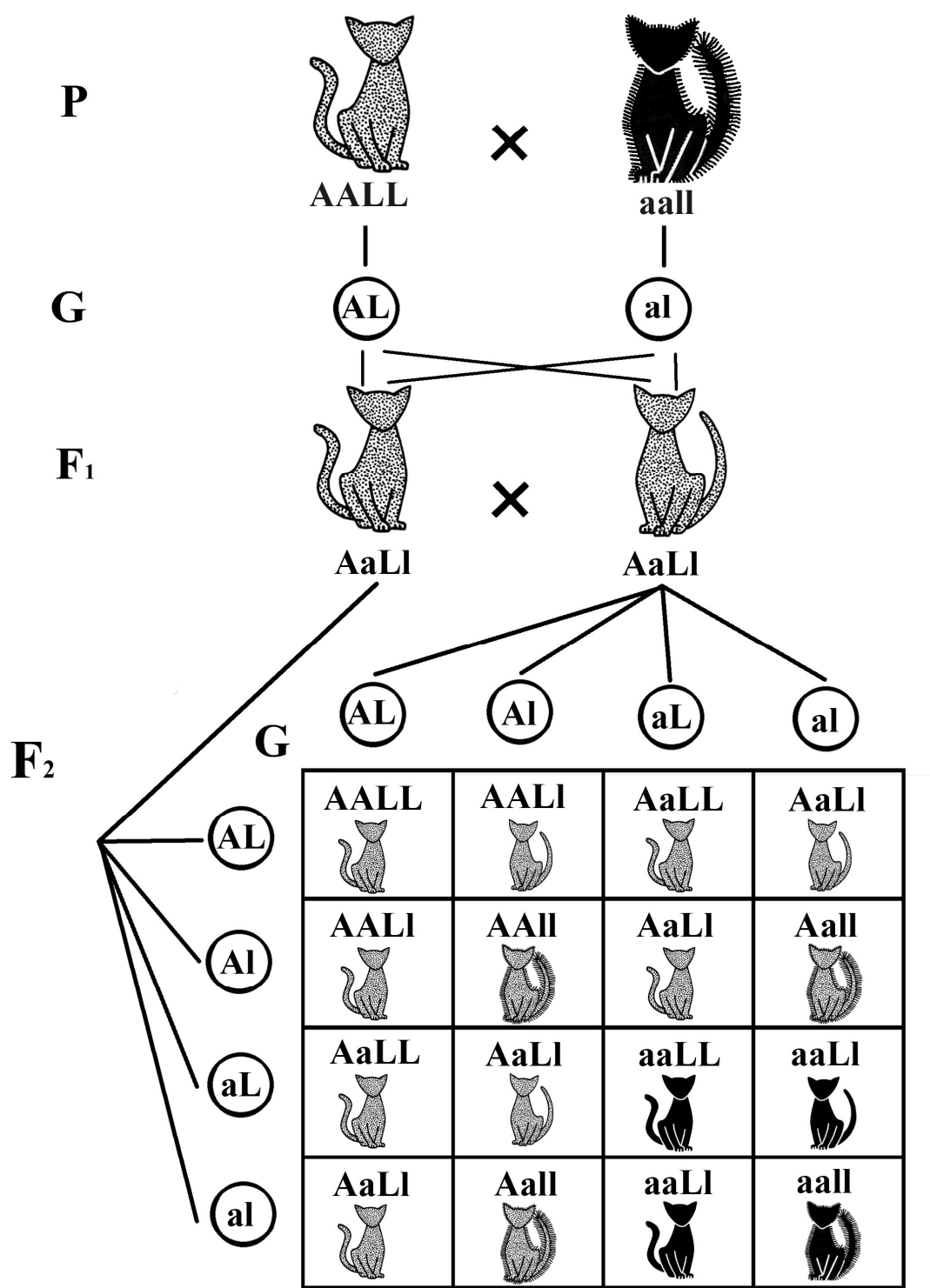


Рис. 39. Генотипы и фенотипы потомков в **F₁** и **F₂** от дигибридного скрещивания серой короткошерстной кошки и черного длинношерстного кота (Третий закон Менделя)

дет расщепление по альтернативным признакам. Для простоты расчета возможных генотипов у потомков F_2 воспользуемся решеткой Пеннета (рис. 39). Из решетки Пеннета видно, что в потомстве F_2 при случайном сочетании четырех типов гамет образуется 16 различных генотипов, которые образуют четыре фенотипических класса в соотношении – 9 серых короткошерстных : 3 серых длинношерстных : 3 черных короткошерстных : 1 черный длинношерстный.

Если в решетке Пеннета рассмотреть каждый признак в отдельности, то в потомстве F_2 будет 12 серых и 4 черных (рис. 39), что составляет соотношение 3 : 1 и 12 короткошерстных и 4 длинношерстных, что также составляет 3 : 1, как при моногибридном скрещивании. Иными словами, исследуемые нами **признаки наследуются независимо друг от друга**. На основе аналогичных результатов, полученных на дигибридных и полигибридных скрещиваниях, был сформулирован **третий закон Менделя**, который трактуется следующим образом: *при скрещивании гетерозиготных особей различающихся по двум и более парам генов каждая пара расщепляется независимо от другой (в соотношении 3 : 1).*

4.2 Множественный аллелизм.

Под множественным аллелизмом понимают явление, при котором в одном локусе имеется больше двух аллелей. Впервые множественный аллелизм открыли при исследовании групп крови у человека. Было установлено, что за формирование групп крови несут ответственность **три аллеля А, В и О**, которые, сочетаясь друг с другом попарно, определяют четыре группы крови.

В настоящее время известно большое количество локусов, содержащих серии множественных аллелей у разных видов животных и растений. У кошек к данной группе относятся локусы: Colour и Tabby.

В локусе Colour содержится четыре аллеля: **C**, **c^b**, **c^s** и **c**. Доминантный аллель **C** определяет нормальный окрас шерсти, аллели **c^b** (бурманский) и **c^s** (сиамский) вызывают неравномерное окрашивание тела кошки, в то время как рецессивный аллель **c** детерминирует полное отсутствие пигментации, приводя к альбинизму (см. главу 2).

Необходимо отметить, что аллели c^b и c^s являются, как уже упоминалось выше, кодоминантными по отношению друг к другу, но доминируют над c .

В локусе Tabby выделяют три аллеля: T^a , T и t^b . Аллель T^a проявляет неполное доминирование по отношению к аллелю полосатой окраски T , а также к аллелю мраморной окраски t^b . Аллель мраморного окраса t^b является рецессивным по отношению к T .

Практическое занятие

Цель – закрепить знания по дигибридным и полигибридным скрещиваниям, третьему закону Менделя на основе выполнения практических заданий и решения задач.

Материалы и оборудование. Набор визуализированных генотипов домашних кошек *Felis catus*, тетради, ручки. **Литература:** данное практическое пособие, учебник по генетике, схемы скрещиваний.

Задания

1 Проанализировать меховые окрасы кошек, представленных в практическом пособии на рисунках с 5 по 33 темы 2, проработать материал темы 4 «Законы Менделя при ди- и полигибридном скрещивании кошек» (стр. 51-54) и ответить на поставленные ниже вопросы.

1) На каких рисунках представлены кошки одновременно гомозиготные по аллелям a и I ? За какие признаки отвечают эти аллели?

2) Используя рисунки из темы 2, найдите кошек, соответствующих ниже приведенным фенотипическим описаниям: длинношерстный кот с пепельно-голубым окрасом, мраморная кошка, черный кот с пегими пятнами, кошка с окрасом ванского типа. Запишите генотип для каждой особи.

3) При скрещивании серой полосатой короткошерстной кошки и черного длинношерстного кота все котята F_1 оказались серыми полосатыми короткошерстными. Какое потомство в F_2 следует ожидать от скрещивания особей полученных в F_1 между собой?

4) Используя фотографии кошек из темы 2 подберите партнеров для дигибридного и тригибридного скрещивания. Какие расщепления в F_2

следует ожидать?

5) Можно ли точно спрогнозировать потомство от скрещивания двух длинношерстных со сплошным белым окрасом особей *Felis catus*?

2 Прорешать задачи по рейтинговой системе, набрав не менее 10 баллов.

1) Какое потомство следует ожидать от скрещивания гомозиготной по доминантным аллелям локусов *Agouti* и *Long hair* кошки с черным длинношерстным котом?

(1 балл)

2) При скрещивании особей, полученных в F_1 из предыдущей задачи между собой, в F_2 получилось расщепление. Используя решетку Пеннета запишите, какие генотипы и фенотипы и в каком соотношении следует ожидать?

(2 балла)

3) Сколько типов гамет и какие следует ожидать у особей со следующими генотипами: **Aa ll; SS aa; Dd Ss Ll; aa Dd Ll; Aa Ss Ll**. Напишите, как будут выглядеть особи с выше описанными генотипами.

(2 балла)

4) Каким будет потомство от скрещивания кошки на рис. 12 с котом на рис. 22, если предположить, что кот является гетерозиготой по локусу *Agouti*?

(2 балла)

5) Пегий кот с загнутыми ушами (доминантная мутация **Fd**) скрещивается с одноцветной (без белой пятнистости) кошкой со стоячими ушами. У кошки родилось 4 котенка: 3 с белыми пятнами (пегие) и один одноцветный; все с загнутыми ушами. При скрещивании двух пегих кошек с загнутыми ушами, взятых из F_1 , у потомков F_2 обнаружилось 4 фенотипа; с белыми пятнами и загнутыми ушами, с белыми пятнами и стоячими ушами, одноцветные с загнутыми ушами, одноцветные со стоячими ушами. Определите генотипы всех особей, участвовавших в скрещивании.

(3 балла)

6) В потомстве от скрещивания двух особей *Felis catus*, различающихся по двум парам признаков, оказалось четыре фенотипических класса особей, причем в равном соотношении. Как это можно объяснить генетически? Может ли получиться такое расщепление при других генотипах родительских форм?

(3 балла)

7) От скрещивания короткошерстного кота серого окраса с черной длинношерстной кошкой родилось 5 котят, все серые короткошерстные. Какие гаметы будут образовываться у котят F_1 ? Какие фенотипы и в каком соотношении наиболее вероятно ожидать в F_2 ? Какое расщепление можно получить, если скрестить сына с матерью?

(2 балла)

8) Серый полосатый кот с белыми пятнами скрещивается с серой полосатой кошкой без белых пятен. В их потомстве кроме особей серых полосатых с белыми пятнами выщепился черный котенок также с белыми пятнами. О чем это может сказать генетику? Какого потомства следует ожидать от дигетерозиготных серых полосатых кота и кошки, имеющих белые пятна?

(3 балла)

9) Длинношерстный сибирский кот с мраморным рисунком и белыми пятнами скрестился с короткошерстной серой полосатой кошкой. В F_1 все котята оказались короткошерстными, без мраморного рисунка (серые полосатые), но с белыми пятнами на теле. При скрещивании одной из кошек из F_1 с короткошерстным, без мраморного рисунка и белых пятен котом в течение нескольких лет было получено следующее расщепление: 26 котят без рисунка, но с белыми пятнами, 27 – без рисунка и без пятен, 9 – мраморных с белыми пятнами; 8 – мраморных без белых пятен, причем все котята были короткошерстными. Определите генотипы всех особей, участвовавших в скрещиваниях.

(3 балла)

Вопросы для самоконтроля

1. Какие скрещивания называют дигибридными, а какие полигибридными? Приведите примеры.

2. Сформулируйте третий закон Менделя. Приведите примеры.

3. Почему третий закон Менделя называется законом независимого наследования?

4. Используется ли решетка Пеннета для определения генотипов потомков при дигибридных и тригибридных скрещиваниях?

ТЕМА 5

Сцепленное с полом наследование у кошек

Морган со своими сотрудниками, проводя эксперименты на дрозофиле (*Drosophila melanogaster*), установил, что характер наследования некоторых признаков **отличается от менделеевского**. Позже оказалось, что за эти признаки отвечают гены, локализованные в **половых хромосомах**, главным образом в X-хромосомах. Такие гены были названы **сцепленными с полом**.

У кошек, как и у всех млекопитающих, самки являются **гомогаметным полом** и в своем кариотипе кроме 18 пар **аутосом** несут две половые X-хромосомы. В то же время самцы являются **гетерогаметным** полом и в своем кариотипе вместе с аутосомами несут одну X и одну Y хромосомы.

Характер наследования признаков, сцепленных с полом, **легко проанализировать** на примере гена **O** (Orange), который у кошек локализован в X-хромосоме. На рис. 40 представлена схема скрещивания рыжего кота, несущего доминантный аллель **O**, с серой полосатой кошкой (генотип **oo**). Анализируя потомство, полученное в **F₁**, мы видим, что оно отличается от того, которое должно было бы получиться по первому закону Менделя. Вместо единообразия гибридов в потомстве первого поколения все самцы оказались серыми полосатыми, иначе говоря, унаследовали материнский окрас, а самки приобрели новый черепаховый фенотип, не свойственный родителям (рис. 40).

При дальнейшем скрещивании особей, полученных в **F₁**, между собой, то есть черепаховых кошек с серыми котами среди потомков **F₂** произойдет расщепление на 4 различных генотипических класса (рис. 40). Расщепление по фенотипу составит соотношение **1 : 2 : 1**. Другими словами, 25% кошек будут черепаховыми, 25% котов будут рыжими, а оставшиеся 50% особей будут серыми полосатыми (25% из них будут котами, а вторые 25% – кошками).

На рис. 41 представлена схема **реципрокного скрещивания**, в котором уже кот является серым полосатым, а кошка – рыжей. Из данного рисунка хорошо видно, что в **отличие** от соматических генов характер

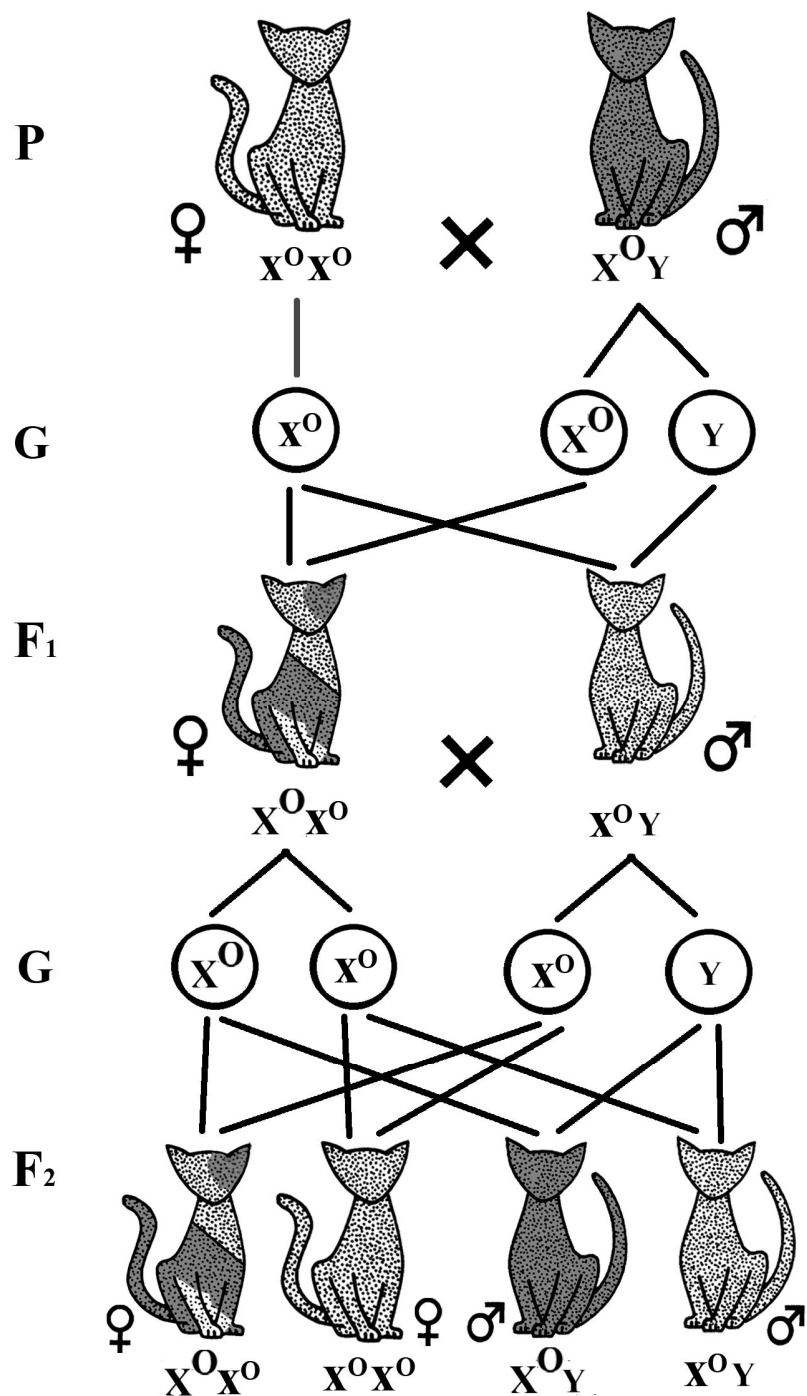


Рис. 40. Схема скрещивания серой гомозиготной кошки с рыжим гемизиготным котом, демонстрирующая наследование гена **O** (Orange), сцепленного с полом

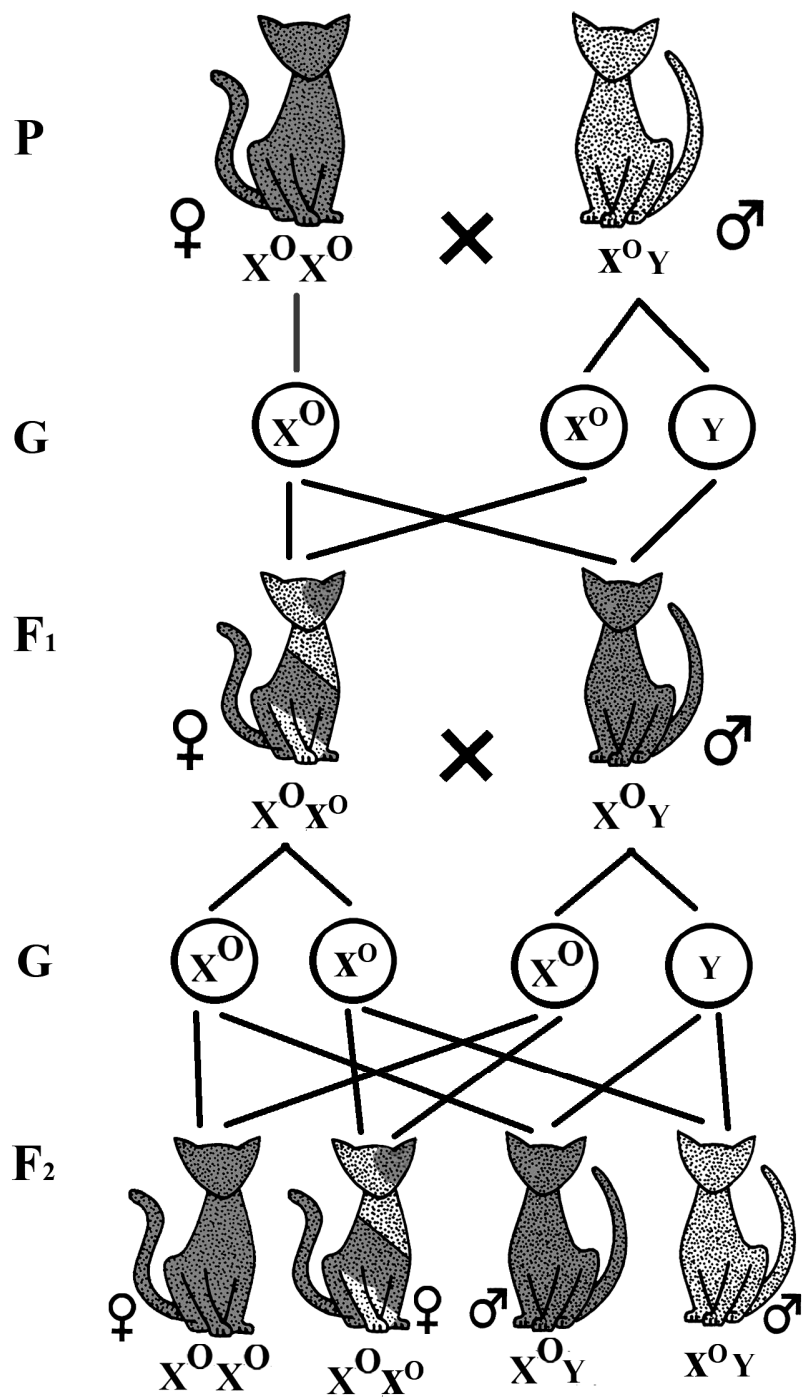


Рис. 41. Схема реципрокного скрещивания рыжей гомозиготной кошки с серым гемизиготным котом, демонстрирующая наследование гена O (Orange),

наследования сцепленного с полом гена Orange в реципрокном скрещивании (рис. 41) у потомков F_1 изменился. Здесь все самцы оказались рыжими, а самки – черепаховыми. Это объясняется тем, что особь с гетерогаметным полом (серый полосатый кот) образует гаметы двух типов, в то время как особь с гомогаметным полом (рыжая кошка) гаметы одного типа. Если в дальнейшем скрестить особей, полученных в F_1 между собой, то потомство в F_2 расщепится на 4 генотипических и на 3 фенотипических класса (рис. 41).

Обобщая все выше сказанное, следует отметить, что ожидаемое потомство при сцепленном с полом наследовании отличается от менделеевского. Это явление в полной мере доказывается при реципрокном скрещивании.

Практическое занятие

Цель – закрепить знания по закономерностям наследования признаков, сцепленных с полом на примере практических заданий и решения задач.

Материалы и оборудование. Набор визуализированных генотипов домашних кошек *Felis catus*, тетради, ручки. **Литература:** данное практическое пособие, учебник по генетике, схемы скрещиваний.

Задания

1 Проанализировать меховые окрасы кошек, представленных в практическом пособии на рисунках с 5 по 27 темы 2, проработать тему 5 «Сцепленное с полом наследование у кошек» (стр. 57-60) и ответить на поставленные ниже вопросы.

1) Какой из 8 генов, ответственных за окрас меха, является сцепленным с полом?

2) Какое потомство следует ожидать от скрещивания рыжего кота и черной кошки?

3) Изменится ли потомство если рыжей будет кошка, а черным - кот?

4) Укажите рисунки из темы 2, на которых изображены черепаховые кошки?

5) Может ли кот быть черепахового окраса?

6) С помощью какого скрещивания можно доказать, что наследование признака является сцепленным с полом?

2 Прорешать задачи по рейтинговой системе, набрав не менее 10 баллов.

1) При скрещивании рыжего кота с серой полосатой кошкой в F_1 получается следующее потомство: все кошки черепаховой окраски, а все коты – серые полосатые. Как можно объяснить данное явление?

(1 балл)

2) Какого потомства следует ожидать в реципрокном скрещивании, если рыжей будет кошка, а серым полосатым - кот?

(1 балл)

3) У кошек рыжая окраска шерсти контролируется геном **O**, локализованным в **X**-хромосоме; аналогичного локуса в **Y**-хромосоме нет. Кошки с генотипом **Oo** имеют черепаховую окраску из чередующихся черных и рыжих пятен. Какое потомство ожидается от следующих скрещиваний, если известно, что все родители, приведенные в таблице, являются гомозиготами по рецессивному аллелю **a**.

№	Кошка	Кот	№	Кошка	Кот
1	Черная	Рыжий	4	Черепаховая	Черный
2	Рыжая	Черный	5	Черная	Черный
3	Черепаховая	Рыжий	6	Рыжая	Рыжий

(5 баллов)

4) Черепаховая (двухцветная черная с рыжими пятнами) кошка скрестилась с белым голубоглазым котом. В помете было 6 котят: 2 рыжих (кот и кошка), 2 белых голубоглазых (кот и кошка), черный кот и черепаховая (двухцветная) кошка. Возвратно скрестили мать с белым голубоглазым сыном и получили двух белых голубоглазых котят, самца и самку, двух черных, самца и самку и одну двухцветную черепаховую кошечку. Объясните характер наследования окраски шерсти у данных кошек. Напишите генотипы родителей и потомков всех рассмотренных скрещиваний.

(3 балла)

5) В подвале многоквартирного дома в центре города Гомеля черепаховая трехцветная кошка (см. рис. 11 из главы 2) родила 5 котят: 2 рыжих с белыми пятнами, серый полосатый, черепаховый двухцветный (черный с рыжими пятнами) и черепаховый трехцветный (с черными с рыжими и белыми фрагментами). Можно ли определить генотип отца?

(3 балла)

6) В семье Митрофановых живет любимая кошка Бася. У нее голубые глаза и длинношерстный белый мех. Дети Митрофановых очень хотят черепахового трехцветного котенка. С каким котом должна скреститься кошка Бася, чтобы в потомстве был черепаховый котенок? Известно, что она является гетерозиготой по локусу White и гомозиготой по рецессивному аллелю *o* локуса Orange.

(3 балла)

Вопросы для самоконтроля

1. Какое наследование называют сцепленным с полом? Приведите примеры.
2. Кто и на каком объекте впервые открыл наследование, сцепленное с полом?
3. Какой пол называется гомогаметным, а какой гетерогаметным?
4. Какой окрас называют черепаховым? Какие типы черепаховых кошек вам известны?

ТЕМА 6

Взаимодействие неаллельных генов окраса и структуры меха кошек

6.1 Комплементарность

6.2 Эпистаз

6.3 Плейотропия

Если взаимодействуют аллели одного гена, то такие взаимодействия называются **аллельными**. Типы аллельных взаимодействий, такие как **доминирование, неполное доминирование, кодоминирование**, в той или иной степени были рассмотрены нами выше. Взаимодействия, в которых участвуют аллели разных генов, называются **неаллельными**. Выделяют следующие типы взаимодействий неаллельных генов: **комплементарность, эпистаз, плейотропию и полимерию**.

6.1 Комплементарность

Комплементарными или **дополнительными** называют такие гены, которые при совместном нахождении в генотипе (**A-B-**) обуславливают развитие нового признака по сравнению с действием каждого гена в отдельности (**A-bb** или **aaB-**).

Примером **комплементарного взаимодействия** генов у кошек являются два гена, определяющих изменение текстуры шерсти: **R** (Cornish Rex) и **Re** (Devon Rex). Кошки с этими фенотипически сходными мутациями представлены на рисунках 28 и 29. У гомозиготных по рецессивному аллелю **r** локуса Cornish Rex кошек (генотип **rr**) покровная шерсть и остевые волосы хотя и присутствуют, но сильно истончены, извиты и имеют равную длину с подпушью. У особей же с мутацией Devon Rex (генотип **rere**) покровная шерсть

отсутствует полностью, завитки не имеют четкой направленности, а извитая ость отличается от подшерстка по длине и толщине.

Если скрестить мутантных особей корниш-рекс (генотип **rrReRe**) и девон-рекс (генотип **RRrere**), то в **F₁** все животные будут иметь **нормальный тип текстуры шерсти**, а при скрещивании гибридов первого поколения **F₁** между собой в **F₂** появятся четыре класса расщепления: кошки с нормальной текстурой шерсти, корниш-рексы, девон-рексы и так называемые «двойные» рексы (несут признаки и корниш- и девон-рексов) в соотношении **9 : 3 : 3 : 1** (табл. 3).

Таблица 3. Характер наследования текстуры шерсти у потомков **F₂** от скрещивания родителей с корниш- и девон-рекс мутациями.

Гаметы ♀/♂	RRe	Rre	rRe	rre
RRe	RR ReRe (норма)	RR Rere (норма)	Rr ReRe (норма)	Rr Rere (норма)
Rre	RR Rere (норма)	RR rere (devon rex)	Rr Rere (норма)	Rr rere (devon rex)
rRe	Rr ReRe (норма)	Rr Rere (норма)	rr Rere (cornish rex)	rr Rere (cornish rex)
rre	Rr Rere (норма)	Rr rere (devon rex)	rr Rere (cornish rex)	rr rere (devon-cornish rex)

В рассмотренной схеме скрещивания мутантных родителей произошло взаимодействие генов, в результате которого особи *Felis catus* в **F₁** приобрели новый признак – нормальную текстуру шерсти. Такой тип **взаимодействия** носит название **комплементарного** (взаимно дополнительного), когда доминантные аллели обоих генов обусловили в **F₁** нормальный (или дикий) фенотип. В **F₂** рецессивные аллели тех же генов обусловили появление кошек (дигомозигот **rr rere**), несущих признаки корнуэльсской и девонской мутаций одновременно.

6.2. Эпистаз

Эпистазом называется процесс, при котором происходит подавлению аллелей одного гена аллелями другого гена. Различают

доминантный эпистаз, когда действие одного доминантного гена подавляется другим доминантным геном ($W \rightarrow A$ -), и **рецессивный эпистаз**, когда рецессивные аллели одного гена в гомозиготном состоянии оказывают подавляющее действие на доминантные и рецессивные аллели другого гена ($aa \rightarrow T$ -, $t^b t^b$).

Чтобы проиллюстрировать явление доминантного эпистаза исполь-

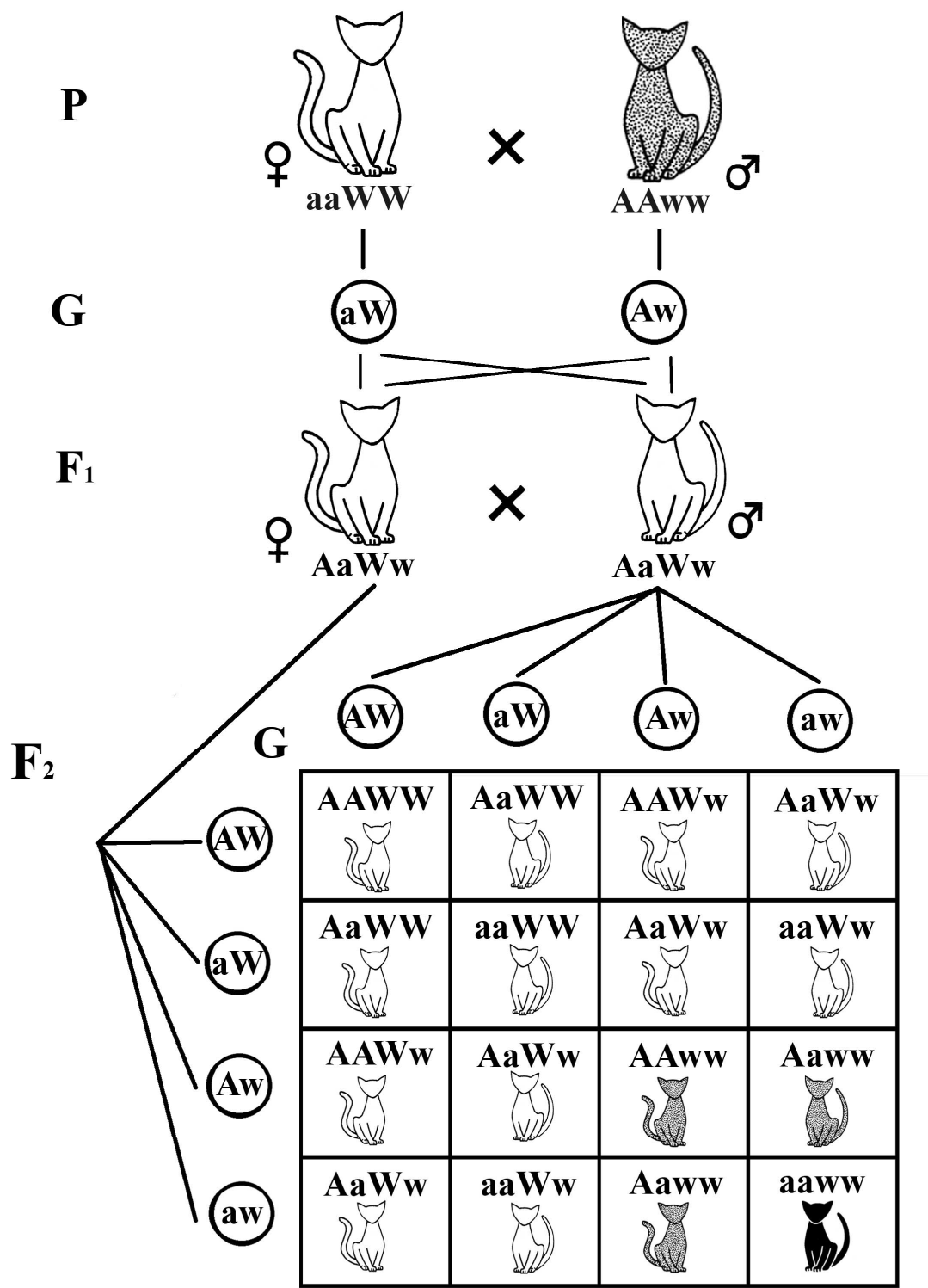


Рис. 42. Схема скрещивания белой кошки с серым котом, демонстрирующая доминантный эпистаз

зуем локус White. На рис. 42 приводится схема скрещивания белой кошки (генотип **aaWW**) и серого кота (генотип **AAww**). Из-за присутствия доминантного аллеля **W** в генотипе белой кошки у нее не сформировались меланоциты, и мы не видим проявления других генов, ответственных за расцветку меха. Все потомство в **F₁** от этого скрещивания будет единообразным (иметь белый окрас шерсти), как и при обычном дигибридном скрещивании. Лишь во втором поколении вместо привычного менделеевского расщепления **9:3:3:1** мы наблюдаем соотношение **12:3:1** (см. рис. 42) и присутствие всего трех фенотипических классов вместо четырех (12 белых: 3 серых полосатых: 1 черный).

Как уже отмечалось выше, кроме доминантного эпистаза встречается еще **явление рецессивного**. Данный тип взаимодействия неаллельных генов с успехом можно рассмотреть на примере скрещивания мутантных мраморной кошки и черного кота. Генотипы родительских форм выглядят следующим образом: **P ♀ AA t^bt^b X ♂ aa TT**. Родители **P** образуют по одному типу гамет – соответственно **A t^b** и **a T**. Дигетерозиготные гибриды **F₁** от этого скрещивания будут иметь генотип **Aa Tt^b** и тигровый полосатый окрас дикого типа.

Такие дигетерозиготные кошки **F₁** должны образовать четыре типа гамет, которые во всевозможных сочетаниях при скрещивании между собой дадут в **F₂** 16 генотипов, как следует из решетки Пеннета, приведенной в табл. 4.

Таблица 4. Характер наследования потомков **F₂** характеризующий явление рецессивного эпистаза.

Гаметы ♀/ ♂	AT	At ^b	aT	at ^b
AT	AA TT (тигровый)	AA Tt ^b (тигровый)	Aa TT (тигровый)	Aa Tt ^b (тигровый)
At ^b	AA Tt ^b (тигровый)	AA t ^b t ^b (мраморный)	Aa Ttb (тигровый)	Aa t ^b t ^b (мраморный)
aT	Aa TT (тигровый)	Aa Tt ^b (тигровый)	aa TT (черный)	aa Tt ^b (черный)

at^b	$Aa Tt^b$ (тигровый)	$Aa t^b t^b$ (мраморный)	$aa Ttb$ (черный)	$aa t^b t^b$ (черный)
--------	-------------------------	-----------------------------	----------------------	--------------------------

Из таблицы 4 хорошо видно, что наблюдается отклонение от привычного расщепления 9:3:3:1. Соотношение фенотипов в F_2 оказалось следующим: 9 с тигровым окрасом : 3 с мраморным окрасом : 4 с черным (табл. 4). Иными словами здесь, как и в случае доминантного эпистаза, в F_2 присутствуют всего лишь три фенотипических класса, однако в другом соотношении **9:3:4**.

У кошек эпистаз является широко распространенным явлением и не ограничивается теми случаями, которые приведены выше. Так, в локусе **C** (Colour), имеется рецессивный аллель **c**, который в гомозиготном состоянии подавляет проявление всех генов, ответственных за окраску меха у кошек, приводя к альбинизму. Кроме того, в локусе **Orange** доминантный аллель **O** эпистатически подавляет действие рецессивного аллеля **a** (находящегося в гомозиготе **aa**).

6.3. Плейотропия

Наряду с фактами действия двух и более генов на развитие одного признака, было показано, что ген может действовать на **несколько признаков** одновременно. Это явление получило название **плейотропии**.

Рассмотрим пример плейотропного действия генов на скрещивании белой голубоглазой и глухой кошки с цветным (например, черным) желтоглазым и нормально слышащим котом. Все котята F_1 от этого скрещивания будут белыми, а во втором поколении (F_2) появятся и цветные котята. Но среди них голубоглазые и глухие будут встречаться только у белых потомков. Мало того, среди белых котят F_2 могут оказаться и голубоглазые на один глаз (или глухие на одно ухо). И ничего подобного не обнаружится среди цветных котят. Оказывается, доминантный аллель **W** гена белого окраса определяет не только окрас, но глухоту и цвет глаз. Расщепление среди белых котят на голубоглазых, разноглазых и желтоглазых, глухих и нормально слышащих будет отличаться от менделевского.

Кроме описанного выше доминантного аллеля **W** плеiotропное действие характерно и для мутации "загнутое ухо" (фолд), которая влияет на нормальное развитие ушных раковин. Уши у котят с данной мутацией до 3-4 недель развиваются нормально, а затем кончики их начинают загибаться вперед. У взрослых животных ушная раковина несколько уменьшена по отношению к норме. Наследование дефектного строения уха носит доминантный характер, мутантный аллель обозначается символом **Fd** (Folded ear). В гомозиготной форме (**FdFd**) данный аллель влияет не только на развитие ушной раковины, но и на **строение костей, которые становятся толстыми и укороченными**. Нередко наблюдается **сращение позвонков, потеря подвижности**. На основе этой мутации создана порода шотландский фолд (шотландская вислоухая), которая разводится только в гетерозиготной по мутантному аллелю форме **Fdfd**, во избежание получения животных с аномальным скелетом.

Практическое занятие

Цель – закрепить знания по взаимодействию неаллельных генов на основе выполнения практических заданий и решения задач.

Материалы и оборудование. Набор визуализированных генотипов домашних кошек *Felis catus*, тетради, ручки. **Литература:** данное практическое пособие, учебник по генетике, схемы скрещиваний.

Задания

1 Проанализировать меховые окрасы кошек, представленных в практическом пособии на рисунках с 5 по 33 темы 2, проработать тему 6 «Взаимодействие неаллельных генов окраса и структуры меха у кошек» (стр. 63-68) и ответить на поставленные ниже вопросы.

1) Какое потомство следует ожидать от скрещивания кота на рис. 28 и кошки на рис. 29?

2) Можно ли использовать приведенное выше скрещивание в качестве примера комплементарного взаимодействия генов?

3) Из родословной белой кошки Муси известно, что она является

гомозиготой по доминантному аллелю **W** локуса White. С каким котом должна скреститься Муся, чтобы в потомстве был черепаховый котенок?

4) От скрещивания дигетерозиготных кошек с генотипом **Aa Tt^b** в потомстве наблюдалось следующее расщепление: 9 с тигровым окрасом : 3 с мраморным : 4 с черным. Почему получившееся расщепление отличается от менделеевского при дигибридном скрещивании? Как называется это явление?

5) Какие признаки кроме окраса меха встречаются только у белых кошек? Как называется данное явление?

6) Объясните плейотропный механизм действия генов на примере доминантного аллеля **Fd** локуса Folder ear (загнутое ухо).

2 Прорешать задачи по рейтинговой системе, набрав не менее 10 баллов.

1) Какое потомство в **F₁** следует ожидать от скрещивания мутантных особей корниш-рекс и девон-рекс между собой?

(1 балл)

2) При скрещивании мутантных кошек, гомозиготных по аллелю **r** локуса **R** (Cornish Rex), с гомозиготными особями по рецессивному аллелю **re** локуса **Re** (Devon Rex) все потомство **F₁** имело нормальную текстуру шерсти. Во втором поколении было получено следующее потомство: 28 с нормальной текстурой шерсти, 9 корниш-рексов, 10 девон-рексов и 3 «двойных» рекса. Каковы генотипы родителей и потомков? Объясните, почему при скрещивании двух типов мутантных кошек между собой у потомков в **F₁** и **F₂** появились кошки с нормальной текстурой шерсти?

(2 балла)

3) У кошек доминантный плейотропный ген **W** обуславливает белую окраску шерсти, а также, в ряде случаев голубоглазость и глухоту. Белая кошка с голубыми глазами скрестилась с котом дикого типа (серым полосатым). В первом поколении все котята были белые с голубыми глазами. Из 64 котят, полученных в **F₂** от этого скрещивания, 48 оказались белыми голубоглазыми, 9 – серыми полосатыми с белыми пятнами, 3 – «мраморными» с белыми пятнами на теле, 3 – серыми полосатыми без белых пятен и 1 - «мраморным» без белых пятен. Определите генотипы родителей и потомков. Откуда в **F₂** появилось такое многообразие признаков?

(3 балла)

4) Черная кошка в течение ряда лет скрещивалась с белым

голубоглазым котом. Потомство, полученное от этой пары, всегда было белым и котята пользовались повышенным спросом у любителей. При скрещивании котят друг с другом в F_2 всегда наблюдалось расщепление. Удалось проанализировать 59 потомков от таких близкородственных скрещиваний. Среди них 11 котят были серыми, 4 – черными, а остальные – белыми, голубоглазыми. Объясните появление во втором поколении серых котят.

(2 балла)

5) При скрещивании мраморной кошки и черного кота все потомство в F_1 имело тигровый полосатый окрас дикого типа. Какое потомство, и в каком соотношении следует ожидать в F_2 от скрещивания особей F_1 между собой?

(2 балла)

6) При скрещивании белой голубоглазой и глухой кошки с черным желтоглазым и нормально слышащим котом все котята F_1 оказались белыми голубоглазыми и глухими. В поколении F_2 кроме белых появились котята и с другим цветовым окрасом меха. Но среди этих котят F_2 голубоглазые и глухие встречались только среди особей белого окраса. И ничего подобного не обнаружилось среди цветных котят. Почему голубоглазость и глухота встречалась только у белых кошек? Как связан с этим явлением доминантный аллель **W**?

(3 балла)

7) Доминантный аллель **Fd** локуса *Folded ear* (загнутое ухо) нарушает нормальное развитие ушных раковин. Уши у кошек с данной мутацией загнуты вперед и несколько меньше по отношению к норме. При скрещивании особей гетерозиготных по локусу *Folded ear* в потомстве у 2-х котят уши были нормального строения, а у 4-х оказались загнутыми. Среди 4-х котят с загнутыми ушами двое оказались еще и с аномальным скелетом. Объясните данное явление и укажите генотипы котят с аномальным скелетом.

(2 балла)

8) При скрещивании кошек, гетерозиготных по бесхвостости (локус **M**), английский фелинолог Нейл Тодд получил 63 бесхвостых котенка и 27 с хвостами нормальной длины. Можете ли вы на основе этих данных прийти к выводу о летальности или нелетальности гена бесхвостости в гомозиготном состоянии?

(2 балла)

9) На острове Мэн на юге Англии используя найденную мутацию Мэнкс вывели породу короткохвостых кошек. Один фелинолог привез в Москву котенка этой породы и скрестил его с кошкой дикого типа. От этого скрещивания родилось 2 короткохвостых и 2 нормальных потомка. В дальнейшем одного короткохвостого потомка (кошку) F_1 он скрестил с привезенным из Англии котом. В потомстве F_2 от этого возвратного скрещивания оказалось 6 котят, 4 из них имели короткие хвосты. Почему при скрещивании между собой двух короткохвостых кошек в помете оказались длиннохвостые особи? Напишите генотип привезенного из Англии кота, а также всех его потомков.

(2 балла)

Вопросы для самоконтроля

1. Какие взаимодействия называют неаллельными? Приведите примеры.
2. Что такое комплементарность?
3. Что такое эпистаз, и на какие виды он делится? Приведите примеры.
4. Что такое плейотропия? Приведите примеры.

ТЕМА 7

Составление генетических формул и справочных таблиц окраса и структуры меха потомства кошек

Если весь предыдущий материал по генетике меха кошек прочтен достаточно внимательно, то составление и чтение генетических формул

окраса превратится в легкую и увлекательную процедуру. Часть генотипа кошки записано, можно сказать, прямо на ней.

Рассмотрим в качестве **простейшего примера** первую кошку, приведенную в данном пособии на рис. 5. Она имеет серый полосатый окрас дикого типа. Ее мех не белый – значит она гомозиготна (**ww**) по рецессивному аллелю локуса White, белых пятен нет (**ss**), фактор агути естественно выражен четко, поэтому в генотипе обязательно имеется хотя бы один доминантный аллель **A**, но второго не знаем (**A-**), полосатость выражена также четко – **T-**. Рыжего нет, значит – **oo**. Мех и глаза окрашены, значит кошка не альбинос – **C-**. Кроме того, окрас у нее не ослаблен, значит – **D-**. Мех короткий – **L-**. Таким образом генетическая формула этой кошки будет: **A-, T-, oo, ss, ww, D-, C-, L-**.

Теперь разберем генотип и составим **генетическую формулу для более сложного случая** – черепаховой кошки с ослабленным окрасом, фотография которой представлена на рис. 16.

Ее окрас так же не белый – следовательно, она гомозиготна по аллелю **w**, белые (пегие) фрагменты на теле имеются, но занимают менее 50%, значит – **Ss**, агути-фактор не выражен – **aa**. Кроме того, пепельно-голубые пятна на ней – это ослабленные (разбавленные) черные, значит – **dd**. Что касается гена альбинизма, то мех этой кошки окрашен, значит – (**C-**), но ничто не мешает ей в своем генотипе нести аллель **c** или **c^s**. Так как она черепаховая, следовательно – гетерозиготна по гену рыжего (красного) окраса – **Oo**. Шерсть у нее короткая, значит – **L-**. По внешнему виду нашей кошки нельзя судить о том, какой тип полосатости закодирован в ее генотипе (но у нее может быть любой аллель локуса Tabby).

Подводя итог анализа внешнего облика нашей черепаховой кошки, ее генетическая формула или многолокусный генотип окраса и структуры меха должен быть записан как: **aa, Oo, Ss, ww, dd, C-, L-**.

В ряде случаев недостающую информацию о генотипе животного мы можем получить, зная внешний облик родителей. Если **мать описываемой нами кошки (рис. 16)** была короткошерстной, агути с **мраморным рисунком**, а отец длинношерстным, кремовым и **мраморным**, то аллельное состояние локусов **L** и **T** у нашей

черепажной кошки можно определить как гетерозиготное – **Ll** и гомозиготное – **t^bt^b**, соответственно. Но если один из родителей имел бы не мраморный, а тигровый рисунок, то мы **не смогли бы записать** точный генотип нашей кошки по локусу **T**. Конечно, если отец или мать нашей кошки имеют белый окрас, то никакой информации о состоянии интересующих нас генов получить невозможно.

А вот если при наличии короткошерстной, мраморной, агути матери отец кошки в схеме скрещивания записан как длинношерстный, мраморный, агути, то мы, скорее всего, имеем дело с подделкой: от таких родителей кошка никак не могла унаследовать доминантный ген **O**.

Генетические формулы можно использовать для расчета вероятности получения тех или иных окрасов при скрещиваниях. В последние годы появились целые книги таблиц, где приводятся возможные окрасы потомства при различных цветовых вариантах родителей. Однако расчет вероятности получения нужных окрасов и составление справочных таблиц в целом не составит большого труда для генетически образованного исследователя.

В процессе составления справочных таблиц первым делом необходимо определить генотипы родителей (так, как это было сделано выше). Затем полученные данные вносят в таблицу. За основу любой справочной таблицы взята хорошо нам знакомая решетка Пеннета. К примеру, нам нужно составить таблицу скрещивания черепажной кошки с генотипом (**aa, Oo, ss, ww, dd, C-, Ll**) с котом, имеющим следующий генотип: **aa, oY, ss, ww, Dd, C-, ll**. При составлении таблицы расчета можно пренебречь теми генами, аллельное состояние которых одинаково у обоих родителей. У потомков оно, конечно, не изменится. Что же касается тех генов, состояние которых нам неизвестно – **C** и **T** – то последними в этом конкретном случае также можно пренебречь, поскольку от двух особей без агути-фактора ни табби, ни шиншилл получить невозможно. Так же, как и в случае с решеткой Пеннета, по горизонтали размещаем варианты генетического набора, образующиеся в половых клетках одного из родителей, по вертикали – другого. На пересечении записываем генотип котенка. По генетической формуле

уже легко прочесть окрас (табл. 5).

Таблица 5. Справочная таблица, характеризующая распределение окрасов в потомстве от скрещивания голубо-кремовой короткошерстной кошки и черного длинношерстного кота.

Гаметы отца	Гаметы матери			
	d L O	d l O	d L o	d l o
D l Y	Dd Ll OY Рыжий короткошерстный кот	Dd ll OY Рыжий длинношерстный кот	Dd Ll oY Черный короткошерстный кот	Dd ll oY Черный длинношерстный кот
d l Y	dd Ll OY Кремовый короткошерстный кот	dd ll OY Кремовый длинношерстный кот	dd Ll oY Голубой короткошерстный кот	dd ll oY Голубой длинношерстный кот
D l o	Dd Ll Oo Черная черепаховая короткошерстная кошка	Dd ll Oo Черная черепаховая длинношерстная кошка	Dd Ll oo Черная короткошерстная кошка	Dd ll oo Черная длинношерстная кошка
d l o	dd Ll Oo Голубо-кремовая короткошерстная кошка	dd ll Oo Голубо-кремовая длинношерстная кошка	dd Ll oo Голубая короткошерстная кошка	dd ll oo Голубая длинношерстная кошка

Необходимо отметить, что количественное соотношение окрасов котят в справочной таблице – величина вероятностная, оно может выполняться только при большой выборке, которую нереально получить от одной пары животных.

В ряде случаев генотипы используемой в скрещивании пары можно уточнить не только исходя из внешности их родителей, **но и по потомству**. В семье одного профессора жила любимая кошка Бася с голубыми глазами и белым мехом. Жена и дочка профессора очень хотели черепахового котенка и планировали скрестить ее с рыжим котом. Однако кошка Бася в течении следующих двух лет скрещивалась с соседским котом серого полосатого окраса. У них родилось 19 котят, 9 из которых были белыми голубоглазыми. Среди остальных десяти

оказалось 2 рыжих кота, 3 серых (2 кота и кошка), 2 черных (кот и кошка) и 3 черепаховые кошки, причем 2 из них имели рыжие и серые пятна, а одна рыжие и черные.

Поскольку соотношение белых к небелым составило 1:1 мы можем четко сказать, что Бася была **гетерозиготой по локусу White**, а **также гетерозиготой по Orange**, так, как в потомстве встретились рыжие (генотип **OY**) и не рыжие (генотип **oY**) коты, получившие аллели **O** и **o** только от нее. Иными словами, черепаховый окрас Баси оказался скрыт под действием доминантного аллеля **W**, но у гомозиготных по **ww** потомков проявился, как и все другие скрытые окрасы. Это хорошо стало видно из составленной справочной таблицы скрещивания приведенной ниже (табл. 6).

Таблица 6. Справочная таблица, характеризующая распределение окрасов в потомстве от скрещивания белой с голубыми глазами кошки и серого кота.

Гаметы отца	Гаметы матери			
	aW O	aWo	awO	awo
AwY	Aa Ww OY Белый кот	Aa Ww oY Белый кот	Aa ww OY Рыжий кот	Aa ww oY Серый кот
awY	aa Ww OY Белый кот	aa Ww oY Белый кот	aa ww OY Рыжий кот	aa ww oY Черная кот
Awo	Aa Ww Oo Белая кошка	Aa Ww oo Белая кошка	Aa ww Oo Черепаховая кошка	Aa ww oo Серая кошка
awo	aa Ww Oo Белая кошка	aa Ww oo Белая кошка	aa ww Oo Черепаховая кошка	aa ww oo Черная кошка

Анализ расщепления потомков по окрасам позволил определить генотипы родителей и по локусу агути. Соотношение серых (**A-**) котят к черным (**aa**) в целом составило 1:1. Это возможно лишь в том случае, когда один из родителей является гетерозиготой, а второй гомозиготой

по рецессивному аллелю. А так, как нам известно, что серый окрас меха был у отца, поэтому он и является гетерозиготным по локусу *Agouti*. Таким образом, генотипы кошки Баси и серого кота на основе анализа представленных данных можно записать следующим образом: ♀ **aa Ww Oo** х ♂ **Aa ww oY**, что позволяет правильно расписать гаметы родителей и генотипы потомков в справочной таблице, построенной на основе решетки Пеннета (табл. 6).

ТЕМА 8

Популяционная генетика и геногеография домашних кошек *Felis catus*

8.1 Гены и мутации

8.2 Закон Харди-Вайнберга и генетическая структура популяций

8.3 Генетическая структура популяций кошек по мутантным аллелям 7 генов

8.4 Генетические процессы в популяциях и геногеография кошек

Как уже отмечалось во введении, кошки оказались также очень удобным объектом для популяционно-генетических и геногеографических исследований. В кошачьих популяциях высока частота **легко идентифицируемых по внешнему виду** мутантных аллелей окраса и формы меха. Кроме того, кошачьи популяции, несмотря на совместное проживание с человеком **сохранили все характеристики истинно природных популяций**, и поэтому ряд задач популяционной генетики может быть успешно проиллюстрирован на *Felis catus*.

8.1 Гены и мутации.

Наследственная информация у всего живого на Земле записана в двуспиральных молекулах **дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК)**, которую составляют четыре **нуклеотида** (аденин, гуанин, цитозин и тимин). Иными словами вся информация в ДНК записывается четырьмя буквами – А, Г, Ц, Т. **Ген** – это участок молекулы ДНК, несущий информацию об одном белке (одном признаке). Молекула ДНК не только кодирует белки, но и обладает замечательной способностью к **точному самокопированию (репликации)**. При делении клеток в каждую отходит по одной копии удвоенной молекулы ДНК. Тем самым поддерживается непрерывность наследственной информации в ряду поколений.

Однако любой **процесс копирования информации** не гарантирован от **ошибок (опечаток)**, такие ошибки возникают при передаче генетической информации от родительских клеток к дочерним. Только в этом случае они называются не ошибками, а **мутациями**.

Какие могут быть ошибки? Давайте рассмотрим пример. Пусть у нас есть слово: **КОТ**. Как мы можем ошибиться, копируя его? Мы можем вместо одной буквы напечатать другую. Например, вместо «О» напечатать «И» и получить слово «**КИТ**». В генетике такая опечатка называется **заменой нуклеотида**. Все возможные варианты ошибок представлены на рис. 43. Если мы поменяем местами две последние буквы в слове «**КОТ**», получим «**КТО**». Такая ситуация называется **парацентрической инверсией**. А если перевернем все слово и получим «**ТОК**», то это – **перичцентрическая инверсия**. Если вставим букву «Р», получим «**КРОТ**» – это явление называется **инсерцией** или вставкой. А в случае, если потеряем букву «К», то получим «**ОТ**» и будем иметь дело с **делецией**.

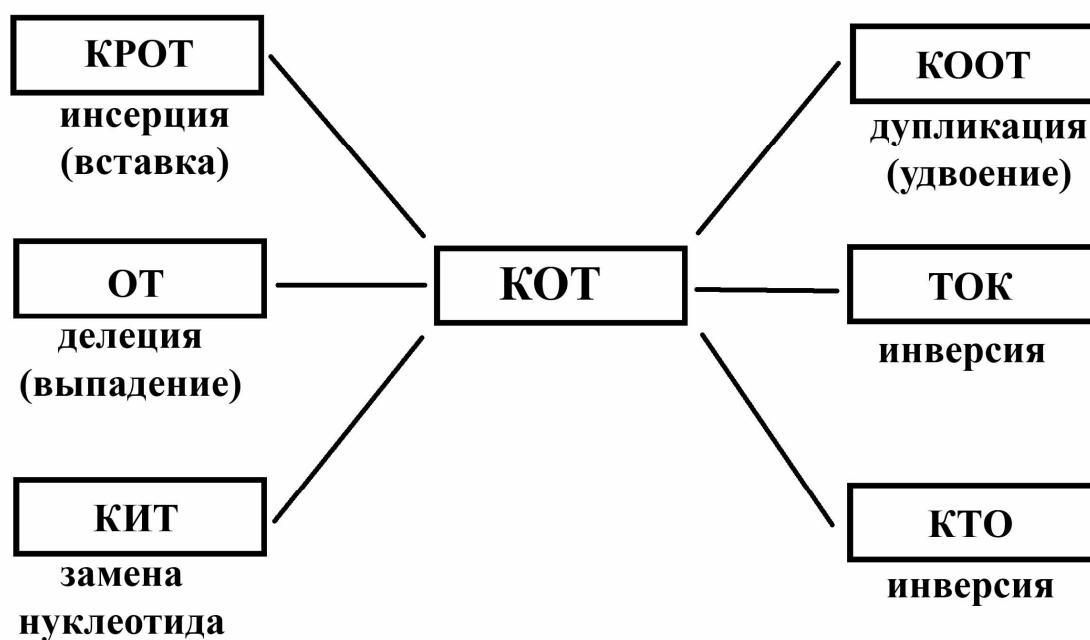


Рис. 43. Основные типы мутаций

В нашем кратком анализе мутационных механизмов необходимо подчеркнуть еще один важный момент. Любая ошибка, возникающая при копировании ДНК, распространяется в огромном количестве копий. Все потомки мутантной молекулы ДНК также будут нести и размножать измененную информацию. А поскольку ДНК служит матрицей не только для самой себя, но и для синтеза белков, то **мутантные молекулы** будут штамповать измененные белки, а из измененных белков естественно будут строиться измененные организмы.

Как мы уже отмечали участок ДНК (локус), кодирующий определенный белок называется **геном**, а различные его состояния как нормальные, так и измененные вследствие мутации называются **аллелями**. Все аллели одного гена кодируют один и тот же признак, но поскольку они разные, то и признаки у носителей разных аллелей будут проявляться по-разному.

Все выше изложенное вплотную подводит нас к ответу на вопрос, **кто такие** мутанты. **Мутанты** – это особи, у которых проявляется не стандартный для большинства популяций аллель, а **мутантный**. Список мутантных аллелей по локусам, ответственным за окрасы и структуру меха и хвоста у кошек, приведен ниже в табл. 7.

Таблица 7. Список мутантных аллелей по локусам ответственных за окрасы и структуру меха и хвоста у кошек.

Символ	Описание	Тип наследования	Примечание
a	Неагути, черная окраска шерсти	Рецессивный	Не проявляется на генотипах OO и OY
d	Ослабленная окраска	Рецессивный	
l	Длинная шерсть	Рецессивный	
t^b	Разводы на теле (мраморная окраска)	Рецессивный	Не проявляется на генотипе aa
T^a	Отсутствие рисунка	Доминантный	
W	Белая окраска шерсти, часто глухота, голубые глаза	Доминантный	
O	Рыжая окраска, у гетерозиготных самок - черепаховая	Доминантный	
S	Белая пятнистость (пегость)	Доминантный	
c	Альбинизм	Рецессивный	
c^s	Сиамский окрас	Рецессивный	
c^b	Бурманский окрас	Рецессивный	
M	Короткий хвост	Доминантный	Гомозиготы гибнут до рождения
Fd	Загнутые уши	Доминантный	
r	Корниш-рекс	Рецессивный	
re	Девон-рекс	Рецессивный	

Необходимо отметить, что в настоящее время ведутся исследования мутаций у кошек не только на уровне их фенотипического проявления, но и изучаются тонкие молекулярно-генетические механизмы действия мутантных аллелей. Так буквально в последние годы группой американских исследователей под руководством Менотти-Раймонда был проведен молекулярно-генетический анализ аллеля **c** локуса Color, вызывающего альбинизм. Оказалось, что этот мутантный аллель **c** (альбино) возникает вследствие делеции нуклеотида цитозина в положении 975 во 2 экзоне структурного гена **Tyr**, что приводит к сдвигу рамки считывания и преждевременному возникновению стоп-

кодона, не позволяющего считать информацию с 9 нижележащих кодонов. В результате этого **фермент тирозиназа** становится дефектным и теряет способность превращать тирозин в меланин [Menotti-Raymond et al., 2003; Lyons et al., 2005].

Рассматривая механизм возникновения мутантных аллелей, нельзя не затронуть еще один важный момент. **Частоты возникновения мутаций** – события довольно редкие и в среднем составляют 10^{-6} на один локус за поколение. Иными словами, один мутантный аллель по конкретному признаку появится только у одной особи из миллиона новорожденных.

8.2 Закон Харди-Вайнберга и генетическая структура популяций

Теперь, когда мы знаем, как появляются мутантные аллели, пришло время проанализировать их динамику непосредственно в популяциях кошек *Felis catus*.

Популяция – это совокупность особей одного вида, длительно занимающих определенный ареал, свободно скрещивающихся между собой и относительно изолированных от других особей вида.

Основная закономерность, позволяющая исследовать **генетическую структуру** больших **популяций**, была установлена в 1908 году независимо друг от друга английским математиком Г. Харди и немецким врачом В. Вайнбергом.

Закон Харди-Вайнберга формулируется следующим образом: **в идеальной популяции соотношение частот генов и генотипов – величина постоянная из поколения в поколение.**

Признаки **идеальной популяции**: **численность популяции** велика, существует **панмиксия** (нет ограничений к свободному выбору партнера), **отсутствуют мутации** по данному признаку, не действует **естественный отбор**, **отсутствуют приток и отток генов**.

Первое положение закона Харди-Вайнберга гласит: **сумма частот аллелей** одного гена в данной популяции **равна единице**. Это записывается следующим образом:

$$p + q = 1,$$

где p – частота доминантного аллеля A , q – частота рецессивного

аллеля *a*. Обе величины обычно принято выражать в долях единицы, реже – в процентах (тогда $p + q = 100\%$).

Второе положение закона Харди-Вайнберга: **сумма частот генотипов** по одному гену в данной популяции **равна единице**. Формула для вычисления частот генотипов имеет следующий вид:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1,$$

где p^2 – частота гомозиготных особей по доминантному аллелю (генотип *AA*), $2pq$ – частота гетерозигот (генотип *Aa*), q^2 – частота гомозиготных особей по рецессивному аллелю (генотип *aa*).

Вывод этой формулы: в **равновесной популяции** женские и мужские особи имеют одинаковые частоты как аллеля *A* (p), так и аллеля *a* (q). В результате скрещивания женских гамет $\varnothing(p + q)$ с мужскими $\sigma(p + q)$ и определяются частоты генотипов: $(p + q)(p + q) = p^2 + 2pq + q^2$.

Третье положение закона: в равновесной популяции **частоты аллелей и частоты генотипов сохраняются в ряде поколений**.

8.3 Генетическая структура популяций кошек по мутантным аллелям 7 генов.

Для оценки **генетической структуры популяции** различных видов животных и растений необходимо рассчитать частоты встречаемости аллелей в данной популяции.

В городе Гомеле на юге Беларуси в начале 80-х годов было проведено исследование **генетической структуры популяции** кошек *Felis catus* по мутантным аллелям семи генов. Анализ велся по шести аутосомным локусам (*Agouti* (рецессивный аллель **a**), *Tabby* (доминантный аллель **T^a** и рецессивный аллель **t^b**), *Dilute* (рецессивный аллель **d**), *Long hair* (рецессивный аллель **l**), *Piebald spotting* (доминантный аллель **S**) и *White* (доминантный аллель **W**)) и одному сцепленному с полом локусу *Orange* (доминантный аллель **O**).

Из 188 исследованных особей *Felis catus* 62 имели черный окрас (генотип **aa**). На первом этапе была рассчитана частота встречаемости гомозиготных по мутантному аллелю **a** кошек черного окраса. Для этого 62 (число особей с генотипом **aa**) разделили на выборку

проанализированных кошек (171), исключая полностью белых (3 с генотипом **W**-) и рыжих (14 с генотипами **OO** и **OY**). Частота черных кошек, таким образом, составила 62/171 или 0,36. Количество мутантных особей, отнесенных к выборке с учетом эпистатического подавления одних локусов другими, представлены во второй колонке таблицы 8.

Таблица 8. Соотношение фенотипов и частоты мутантных аллелей ауtosомных генов в популяции домашних кошек г. Гомеля

Аллель	Соотношение фенотипов	Частоты мутантных аллелей
a	62/171	0,602±0,030
d	30/185	0,403±0,034
t ^b	1/120	0,091±0,045
l	13/188	0,263±0,035
S	124/185	0,426±0,030
W	3/188	0,008±0,005
T ^a	4/120	0,017±0,008

На втором этапе, исходя из соотношения Харди-Вайнберга, определили **частоту рецессивного аллеля** неагути (**q**) путем извлечения квадратичного корня из частоты (0,36) соответствующих мутантных фенотипов (**aa**) и получили значение 0,60. Иначе говоря, частота аллеля **a** составила в гомельской популяции 60% (табл. 8).

Сходным образом были определены частоты и для других рецессивных мутантных аллелей (**d**, **t^b**, **l**), с учетом того, что аллель **W** эпистатичен относительно всех аллелей, аллель **a** относительно аллеля **t^b**, а аллель **O** относительно аллеля **a** (табл. 8).

Частоты доминантных аллелей (**p**) определялись из соотношения: **p=1-q**. Другими словами, сначала определяли частоту соответствующего рецессивного аллеля, а потом отнимали полученное значение от единицы и получали частоту доминантного аллеля.

К примеру, нам необходимо рассчитать частоту доминантного аллеля **W**. Сначала определим частоту не белых особей (с генотипом **ww**). Для этого 185 (количество не белых особей) делим на 188 (вся

выборка) и получаем 0,98. Далее рассчитываем частоту рецессивного аллеля **w** путем извлечения квадратичного корня из числа 0,98, получаем 0,99, а уже затем от 1 отнимаем 0,99 и получаем 0,01. Частоты доминантных аллелей **W**, **S**, **T^a** представлены в таблице 8.

Описанный выше алгоритм несколько изменяется при определении частоты доминантного аллеля **O**, так как он сцеплен с полом. И у рыжих кошек всегда будет присутствовать два доминантных аллеля **O**, в то время как у котов – всего лишь один. Поэтому для определения фактически наблюдаемой частоты аллеля **O** пользуются следующим соотношением: $q = \frac{2a + b}{2n}$,

где *a* – фактически наблюдаемое число животных с генотипом **O/?** (оранжевые), *b* – фактически наблюдаемое число животных с генотипом **O/o** (черепаховые) и *n* – общее число исследованных по данному локусу животных ($n = a + b + c$, где *c* – число не оранжевых животных с генотипом **o/?**). Поскольку в гомельской популяции рыжих особей оказалось 14, черепаховых 24, а не рыжих 147, то подставив перечисленные параметры в приведенную выше формулу, получим величину фактической наблюдаемой частоты аллеля **O** равную 0,14.

Далее, используя вычисленную нами фактически наблюдаемую частоту (*q*) аллеля **O**, рассчитаем ожидаемые значения параметров a^1 , b^1 и c^1 по следующими соотношениям: Полученные значения параметров a^1 , b^1 и c^1 подставим в формулу для расчета ожидаемой частоты аллеля **O**:

$$q^1 = \frac{2a^1 + b^1}{2n} = \frac{2 \times 14,8 + 22,3}{2 \times 185} = 0,14$$

Таким образом, ожидаемая частота аллеля **O** в гомельской популяции кошек *Felis catus* составила 0,14. **Наблюдаемое и ожидаемое** соотношения генотипов, а также **ожидаемая частота**

$$\begin{aligned} a^1 &= \frac{1}{2} qn(1 + q) = \frac{1}{2} 0,14 \times 185(1 + 0,14) = 14,8; \\ b^1 &= qn(1 - q) = 0,14 \times 185(1 - 0,14) = 22,3; \\ c^1 &= \frac{1}{2} n(2 - q)(1 - q) = \frac{1}{2} 185 \times 1,86 \times 0,86 = 148; \end{aligned}$$

мутантного аллеля **O** локуса Orange приведены в табл. 9.

Таблица 9. Соотношение генотипов и частота мутантного аллеля **O** в гомельской популяции кошек *Felis catus*

Фенотип	Генотип			Частота аллеля O	Доля самцов
	O /?	O / o	o /?		
наблюдаемый	14	24	147		
ожидаемый	14,8	22,3	148,0	0,140±0,022	0,463

Доля самцов (**m**) определялась из соотношения $m=(4ac-b)/(2a+b)$ (**b**+2**c**). Для получения ожидаемого соотношения фенотипов локуса, удовлетворяющего равенству $m=0,5$, ожидаемое число оранжевых животных принималось равным наблюдаемому; ожидаемое число черепаховых животных вычислялось из соотношения: $b= n(8a+n)-(2a+n)$; ожидаемое число не оранжевых – из соотношения $c = n - (a + b)$.

8.4 Генетические процессы в популяциях и геногеография кошек.

Исследование генетической структуры в популяциях кошек *Felis catus* было инициировано выдающимся ученым одним из основателей популяционной генетики Дж. Б. Холдейном. Первая статья на эту тему под названием «Генные частоты у лондонских котов» была опубликована в журнале «The Journal of Heredity» в 1949 году. В настоящее время генные частоты описаны в популяциях многих городов практически на всех континентах земного шара. Методы сбора материала были самыми разными, включая ветеринарную статистику, поквартирный обход, а также весьма экзотические. Так исследователь Нейл Тодд, находясь в Бразилии в отпуске, снял на старой площади в Сан-Пауло на слайд фрагмент португальской колониальной архитектуры. На снимке также оказалось около сотни кошек. Исследователи сумели подсчитать по числу котов разной окраски частоты соответствующих генов и опубликовали научную статью под названием «Несколько котов из Сан-Пауло».

Если рассмотреть подготовленную нами карту распределения частот мутантного аллеля **O** в различных популяциях на территории Евразии (рис. 44), то легко заметить, что его частота в различных географических регионах суперконтинента существенно отличается.

Частота рыжих кошек относительно велика в двух разных районах: в сфере влияния арабских халифов в Малой Азии, на южном побережье Средиземного моря и в зоне действия викингов – Исландия, Британские острова, север континентальной Европы. Там же, где простиралась некогда Западная Римская империя, мутация **O** встречается относительно редко. В этом отношении также очень интересны и исследования отечественных кошек. В популяциях двух крупнейших белорусских и девяти российских городов, включая Сибирь, Дальний

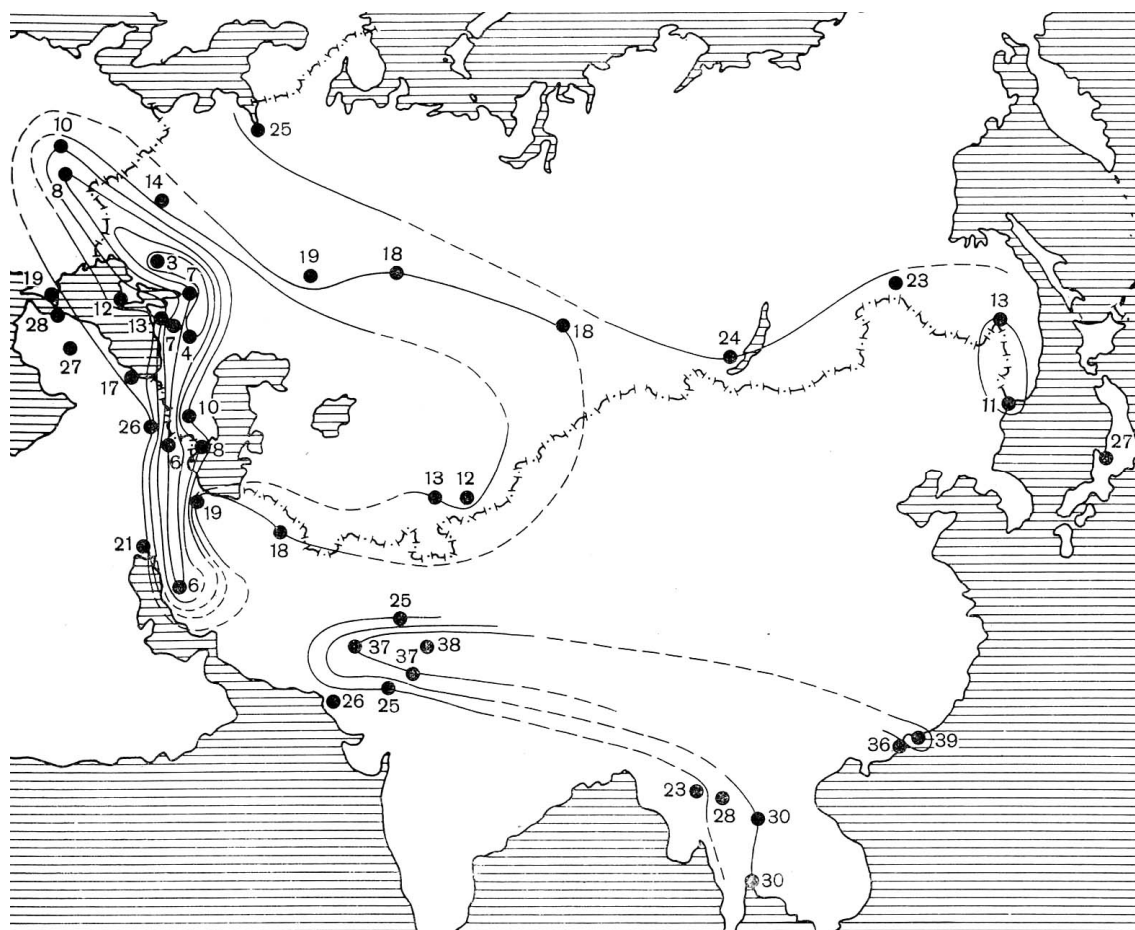


Рис. 44. Карта распространения кошек с мутацией **O**; цифрами обозначен их процент в популяциях; пунктирные линии разграничивают районы с большей и меньшей частотами мутаций [по Гончаренко и др., 1985]

Восток и основанные русскими переселенцами Алма-Ату и Талас частота мутантного аллеля **О** колеблется от **15 до 25%** (рис. 44). Результаты проведенных исследований свидетельствуют в пользу того, что эти популяции ведут свою родословную от кошек, которые пришли к нам вместе с варягами из Скандинавии. В то же время полученные данные по таким южным городам как Баку, Армавир, Краснодар, Ростов на Дону и Орджоникидзе (Украина), где частота аллеля **О** составила **только 2-7%** (рис. 44), однозначно подтверждают наличие **коридора пониженной частоты этого аллеля** по линии Иран – Кавказ – Юг Европейской части СНГ – Центральная Европа. По-видимому, у викингов вследствие эффекта основателя сформировались популяции с высокой частотой аллеля **О**, и это распространилось на территории их влияния, тогда как у римлян ядро популяционного генофонда *Felis catus* сложилось без серьезного влияния данного аллеля. Нельзя отрицать и более простое объяснение. Возможно, римляне не любили рыжих кошек, а вот арабы и викинги – любили.

Аллельные частоты в популяциях – это очень устойчивый показатель. В больших популяциях при отсутствии отбора и селективной миграции этот показатель может сохраняться без изменения в десятках и сотнях поколений. Естественно, что за полтора тысячелетия после падения Рима в популяциях кошек произошло много изменений, связанных с передвижением людей и самих кошек. И все же различия в генных частотах по мутации **О**, возникшие, видимо, еще в тот период, достаточно четко сохранились до наших дней.

Не менее информативно выглядят карты распределения в популяциях кошек и рецессивных мутаций.

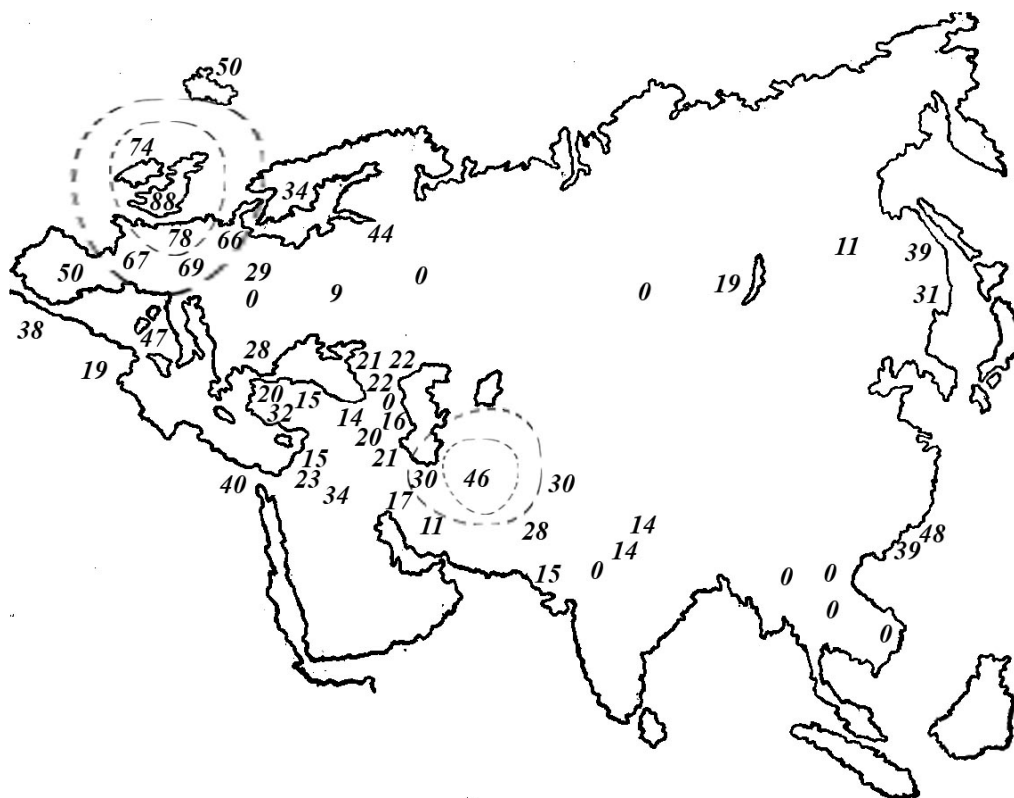


Рис. 45. Карта распространения кошек с мраморной окраской (мутация t^b); цифрами обозначен их процент в популяциях.

Из карты **распределения частот мутантного аллеля t^b** (рис. 45), который вызывает образование мраморного рисунка, хорошо видно, что наибольшая его концентрация находится в двух местах – в Англии и Иране. По мере удаления от этих мест частота мраморного аллеля t^b падает. Причем, глядя на карту (рис. 45), складывается впечатление, что от двух центров максимальной концентрации частота данного аллеля уменьшается как бы кругами, подобно затухающим волнам на поверхности воды.

В популяциях Беларуси, России и Украины мраморный аллель t^b встречается в минимальных количествах, а в некоторых популяциях носителей этого аллеля встретить не удалось совсем (рис. 45). Полученные данные указывают на то, что генофонд кошек на территории Восточной Европы сложился без существенного влияния англо-французских или иранских кошек.

В связи с этим особого внимания заслуживают данные по

Ленинграду (рис. 45), где частота аллеля t^b составила **44%**. Считается, что аномально высокой частоты в Ленинграде этот аллель достиг в послевоенный период. За время блокады с 1941 по 1943 годы популяция *Felis catus* в Ленинграде практически полностью исчезла, и ее **восстановление** происходило под серьезным влиянием кошек, завезенных в город на судах с военными и продовольственными поставками в основном из английских портов. Иными словами столь высокая частота данного аллеля в Ленинграде обязана **действию эффекта основателя**, когда популяция формируется под влиянием небольшого числа первоначальных особей сходного генотипа. Похожая ситуация наблюдается и в дальневосточных портах Владивостоке и Находке, через которые в те годы также шли поставки от англо-американских союзников. Здесь частота аллеля t^b достигла 31 и 39% соответственно. Интересно, что **распространение этого аллеля за полвека** от портовых городов вглубь страны четко видно только на Востоке (рис. 45), где он достиг уже района озера Байкал. В тоже время наши данные указывают на менее интенсивный **генный поток t^b** от Ленинграда в города Центральной России и Белоруссии.

Любопытная закономерность в изменении частот мутации, вызывающей образование мраморного рисунка, выявлена при анализе популяций кошек Англии и ее бывших колоний. Если построить график зависимости частоты мутантного гена от времени возникновения популяции, то легко увидеть, что зависимость имеет линейный характер. Чем раньше попали английские кошки в тот или иной район, тем ниже там частота гена. Продолжив линию до наших дней, получим частоту в современной Англии. Нейл Б. Тодд, основываясь на графике, высказал такое предположение. Поскольку частота мраморной мутации в Англии очень быстро растет (по неясной пока причине), а в ее бывших колониях остается неизменной, это означает, что генетические профили кошачьих популяций бывших колоний можно рассматривать как исторические портреты старинных английских популяций.

Интересная ситуация сложилась в популяциях кошек с еще одним мутантным рецессивным аллелем, определяющим у кошек черный окрас. Оказалось, что популяции крупных промышленных городов

более сходны по этому признаку, чем популяции соседних с городами деревень. Этот мутантный аллель **a** можно назвать аллелем урбанизации. Его частота возрастает прямо пропорционально росту численности населения. Может быть, здесь действует естественный отбор в пользу черных кошек и это явление – еще один пример промышленного меланизма? Как у бабочки березовой пяденицы (*Betula betularia*), у которой есть черная и белая формы. В городах на закопченных стволах берез черные бабочки незаметны для птиц, и поэтому их частота в городских популяциях резко возрастает. А в деревнях, где березы еще сохранили свою чистоту, картина обратная. Может быть, черному коту в задымленном городе легче незаметно подобраться к мышке или воробью.

В своей книге «Этюды о мутантах» П.М. Бородин пишет, что «мутантный ген (**a**) может обладать множественным действием на поведение животных... и черные кошки, возможно, более приспособлены к напряженной и нервной городской жизни, чем их нормальные собратья, и этим объясняется повышенная частота их в городах».

На мышах и крысах было показано, что носители этой мутации более спокойны, более дружелюбны к человеку, устойчивее к действию стрессоров, чем животные, не располагающие таким геном.

Практическое занятие

Цель – закрепить знания по генетическим механизмам возникновения мутаций, генетической структуре популяций, положениям закона Харди-Вайнберга на примере практических заданий и решения соответствующих задач.

Материалы и оборудование. Схема механизмов возникновения основных типов генетических мутаций, таблицы распределения генотипов в популяциях кошек *Felis catus*, база визуализированных генотипов, тетради, ручки. **Литература:** данное практическое пособие, учебник по генетике.

Задания

1 Прочесть тему 8 «Популяционная генетика и геногеография кошек *Felis catus*» (стр. 77-89). Особенно тщательно проработать материал по генетическим механизмам возникновения мутаций, генетической структуре популяций, положениям закона Харди-Вайнберга и ответить на поставленные ниже вопросы.

1) Какое явление называют мутацией? Перечислите основные типы мутаций.

2) Как рассчитывается частота аллелей для аутосомных и сцепленных с полом генов?

3) Определите частоту встречаемости аллеля S , если частота рецессивного аллеля s составила 57%.

4) Укажите, каким образом распределились кошки с мраморным окрасом, используя рис. 45. С чем это может быть связано?

5) Объясните возникновение коридора пониженных частот по мутации Orange, используя рис. 44.

6) Частота мутантного аллеля t^b в Ленинграде составляет 44%, в то время как в ближайших городах европейской части СНГ она не превышает 10%. Как это можно объяснить?

2 Прорешать задачи по рейтинговой системе, набрав не менее 10 баллов.

1) В ходе исследования популяционно-генетической структуры было проанализировано 188 кошек. Среди них 62 имели черный (неагути) окрас меха, включая чисто черных, черных с белыми пятнами, черепаховых с черными фрагментами, а также кошек с пепельным окрасом. Как вычислить частоту кошек с фенотипом неагути (aa) в данной популяции, если 3 из них были сплошного белого окраса ($W-$), а 14 – рыжего (OO и OY)?

(2 балла)

2) Определите частоту встречаемости аллеля a , используя условие из предыдущей задачи.

(1 балл)

3) Вычислите частоту рецессивного аллеля I в популяции *Felis catus*, представленной 188 особями. Известно, что 13 кошек из данной популяции имели длинный мех, 62 были черными, а 3 - полностью белыми.

(1 балл)

4) Рассчитайте частоту доминантного аллеля **W** в популяции *Felis catus*, если известно, что из 188 проанализированных особей 3 имели сплошной белый окрас.

(1 балл)

5) В популяции *Felis catus* из 250 проанализированных особей 55 оказались с черным окрасом шерсти (**aa**), 5 – с белым (**W**-), а 73 особи имели белые пятна (**S**-). Используя закон Харди-Вайнберга, рассчитайте частоты встречаемости для следующих аллелей: **a**, **W**, **S**.

(2 балла)

6) В одном сибирском городе проводился популяционно-генетический анализ домашних кошек. Было исследовано 226 особей *Felis catus*, из них 24 были рыжего окраса, 42 – черепахового, а остальные – не рыжими, среди которых 4 были полностью белыми. Какова частота сцепленного с полом доминантного аллеля **O** в этой популяции?

(3 балла)

7) В популяции кошек в течение одного года родилось 27% особей с длинной шерстью (**ll**). Определите частоты аллелей и долю гетерозигот в этой популяции при условии панмиксии.

(2 балла)

8) В популяции кошек города Гомеля из 188 проанализированных особей у одной оказался мраморный окрас, который определяется аллелем **t^b**. Можно ли вычислить количество гетерозиготных по данному аллелю кошек в гомельской популяции, если известно, что 3 кошки в ней имели генотип **W**-, 3 - **T^a** и 62 – **aa**?

(3 балла)

Вопросы для самоконтроля

1. Что является объектом исследования для популяционной генетики?

2. В чем заслуга английского математика Г. Харди и немецкого врача В. Вайнберга?

3. Что способствовало возникновению и закреплению у представителей *Felis catus* такого большого количества мутантных аллелей окраса и структуры меха?

4. Сформулируйте закон Харди-Вайнберга. Для чего он

применяется?

5. Что такое генетическая структура популяции, и какие показатели применяются для ее оценки?

6. Каковы частоты возникновения мутаций?

7. Для каких целей производится расчет аллельных частот при популяционно-генетических исследованиях?

8. Назовите признаки идеальных популяций?

9. Что такое геногеография? Какие задачи можно решать с помощью геногеографии? Приведите пример.

10. Почему популяции у домашних кошек *Felis catus* можно считать истинными, а у домашних собак *Canis canis* – нет.

Задачи повышенной сложности, для самостоятельной работы студентов

Для решения этих задач необходимо не только успешно выполнить задания 6 практических работ, но и тщательно проработать и **уметь использовать всю информацию** по генетике кошек *Felis catus*, представленную в данном пособии, включая литературные источники, список которых приведен в конце пособия (стр. 105-106).

Если при решении ниже приведенных задач удалось набрать **больше 20 баллов**, это значит, что материал по основам генетики усвоен достаточно хорошо.

Перечень предлагаемых задач:

1. Составьте полную генетическую формулу для кота, фенотип которого

представлен на рис. 5 (стр. 12) данного пособия.

(5 баллов)

2. Составьте полную генетическую формулу для кота, фенотип которого представлен на рис. 16 (стр. 20) данного пособия.

(5 баллов)

3. Можно ли определить полную генетическую формулу окраса меха для белой кошки Баси, если известно, что у нее белым был только отец, а из 19 ее котят, полученных от скрещивания с серым котом полностью белых было только – 9. Среди остальных десяти потомков оказалось 2 рыжих кота, 3 серых (2 кота и кошка), 2 черных (кот и кошка) и 3 черепаховые кошки, причем 2 из них имели рыжие и серые пятна, а одна рыжие и черные.

(7 баллов)

4. Используя данные предыдущей задачи составьте справочную таблицу окрасов в потомстве от скрещивания кошки Баси с серым котом.

(7 баллов).

5. Объясните, чем обусловлены различия в частотах аллеля **O** между популяциями *Felis catus* (рис. 44) юга России (Краснодар, Ростов-на-Дону, Анапа) и Украины (Орджоникидзе) с одной стороны и популяциями Беларуси (Гомель) и центральной России (Ленинград, Куйбышев).

(5 баллов)

6. Можно ли, исходя из рисунка 44, демонстрирующего характер распределения аллеля **O** определить, какие территории находились под влиянием викингов (варягов), а какие – под влиянием Западно-Римской Империи?

(5 баллов)

7. Почему частоты мраморного аллеля в белорусских и российских городах однозначно указывают на то, что генофонд кошек на территории Восточной Европы сложился без влияния англо-французских кошек.

(5 баллов)

8. В какой популяции на территории России современный генофонд сложился под действием механизма «эффекта основателя»? По какому аллелю этот эффект проявляется наиболее отчетливо?

(5 баллов)

9. Существует ли генный поток по аллелю t^b от портовых городов России вглубь континента?

(5 баллов)

Задания для самостоятельного практического исследования студентов

Цель – провести исследование характера наследования генов меха и генетической структуры субпопуляций кошек *Felis catus* на основе анализа выборки особей.

Материалы и оборудование. Цифровая фотокамера, карта-маршрут городских субпопуляций кошек *Felis catus*, блокнот для записей и пометок, ручка.

Задание 1.

а) Выйти на выбранный маршрут и используя цифровую фотокамеру **сфотографировать не менее 30 кошек**. Снимки должны

быть качественными и позволять четко идентифицировать структуру и окрасы меха. При этом в исследования нельзя включать котят (не известно, какие из них дойдут до репродуктивного возраста), а также сиамских, бурминских, ангорских и других декоративных комнатных кошек. Необходимо фотографировать на маршруте только кошек, встреченных на улице, во дворах и других естественных для них местах обитания. Если в выборке встретится кошка с мутацией W, то необходимо чтобы на снимке был достаточно четко виден цвет ее глаз.

б) Установить точные генотипы для каждой сфотографированной особи *Felis catus*.

в) Используя базу полученных визуализированных генотипов, определить генетическую структуру субпопуляции на основе расчета частот мутантных аллелей в исследованной выборке особей кошек *Felis catus*.

(30 баллов)

Задание 2.

а) Найти и используя цифровую фотокамеру сфотографировать кошку с полным выводком котят.

б) Составить генетические формулы для кошки и всех ее котят.

в) Установить возможный генотип отца.

(20 баллов)

Задание 3.

Выйти на выбранный маршрут и используя цифровую фотокамеру **сфотографировать кошек следующих генотипов:**

а) A-, aa, Ss – за каждый качественный снимок 1 балл.

б) Oo (двухцветная), Oo (трехцветная), OO или OY, SS, aa dd или O- dd, A- ll, O- ll, aa ll – за каждый качественный снимок 2 балла.

в) W-, t^bt^b – за каждый качественный снимок 3 балла.

Необходимо набрать не менее 10 баллов.

Если в выборке встретится кошка с мутацией W, то необходимо чтобы на снимке был достаточно четко виден цвет ее глаз. Сфотографированные особи *Felis catus* не должны повторяться.

ГЛОССАРИЙ

А

Агути – тип окраски шерсти у млекопитающих, при котором вдоль оси волоса чередуются светлые и темные полосы; как правило, окраска А. является доминантной по отношению к однотонно-темной окраске, поэтому часто А. называют окраской дикого типа.

Акромеланизм – это зависимость интенсивности окрашивания шерсти от температурного режима.

Аллель – одна из двух (или нескольких) альтернативных структурных форм гена.

Альбинизм – полное или частичное отсутствие пигмента в клетках кожи и сетчатки глаза, вызванное нарушением синтеза меланина, из-за дефекта фермента *тирозины* (см.).

Анализирующее скрещивание (*test cross*) – скрещивание между гетерозиготной особью (по одному или более локусам) и соответствующей рецессивной гомозиготной особью. А. с. – разновидность *возвратного скрещивания* (см.).

Аутосомы – все хромосомы, кроме половых. В диплоидной клетке имеется две копии каждой А.

В

Возвратное скрещивание (*backcross*) – скрещивание потомков первого поколения (F_1) с одним из родителей.

Г

Гемизиготность – состояние, когда особь имеет только одну дозу определенных генов и, следовательно, не может быть ни гомо-, ни гетерозиготной. Гемизиготными по генам, локализованным в единственной Х-хромосоме, (вторая Y) являются самцы млекопитающих и некоторых др. видов.

Гамета – половая (репродуктивная) клетка многоклеточного организма, содержащая гаплоидный набор хромосом.

Гаплоидный набор хромосом – набор хромосом, который содержит по одной копии каждой аутосомы и одну половую хромосому.

Ген – основная физическая и функциональная единица наследственности несущая информацию об одном признаке. Г. представляет собой участок молекулы ДНК кодирующий первичную структуру полипептида. Любой Г. занимает строго определенное место, или *локус* (см.) в хромосоме, может мутировать в различные аллельные состояния. Термин введен В. Иогансеном и не редко заменяется понятием «наследственный фактор».

Геном – совокупность всех генов, характерных для гаплоидного набора хромосом данного вида организмов. Основной гаплоидный набор хромосом.

Генотип – совокупность всех генов, локализованных в хромосомах данного организма. Генетическая структура организма по одному или нескольким изучаемым локусам. Термин предложен В. Иогансеном в 1909 г.

Генофонд – вся генетическая информация, содержащаяся в геномах особей репродуктивной части популяции.

Гены-модификаторы – неаллельные гены, не имеющие собственного проявления, но усиливающие или ослабляющие фенотипическое проявление генов главного действия.

Гетерозигота – клетка или организм, содержащая два различных аллеля одного гена.

Гетерогаметный пол – пол, образующий два типа гамет, различающихся по половым хромосомам. В системах **XX– XY** и **XX– XO** гетерогаметен мужской, а в системах **ZZ– ZW** и **ZZ– ZO** – женский пол.

Гомогаметный пол – пол, который формирует гаметы одного типа, одинаковые в отношении половых хромосом.

Гомозигота (гомозиготный) – диплоидный организм, имеющий два одинаковых аллеля одного гена.

Д

Делеция – хромосомная абберация (перестройка), при которой происходит выпадение участка хромосомы из ее интерстициальной части (от нескольких нуклеотидов до визуально идентифицируемых на хромосомных препаратах фрагментов).

Дикий тип – фенотип, наиболее распространенный в популяции или характерный для диких предков.

Доминантный аллель – аллель, проявляющийся в фенотипе независимо от присутствия в гене другого аллеля или подавляющий в гетерозиготном состоянии проявление другого (рецессивного) аллеля.

Доминирование – преобладание у гибрида первого поколения признака одного из родителей.

Дупликация – форма хромосомной абберации (перестройки), в результате которой происходит удвоение участка хромосомы.

З

Закон Харди-Вайнберга – подчинение биномиальному распределению частот встречаемости аллелей диаллельного гена в свободно скрещивающейся (панмиктической) популяции; при частоте аллеля **A** равной **p**, аллеля **a** – равной

q ($p+q=1$) частоты встречаемости генотипов **AA**, **Aa** и **aa** определяются уравнением $p^2+2pq+q^2=1$.

Зигота – клетка, образующаяся при слиянии мужской и женской половых клеток и дающая начало развитию зародыша (эмбриона); оплодотворенная яйцеклетка. Образуется в результате слияния двух гамет.

И

Инверсия – тип хромосомной перестройки, заключающийся в развороте участка хроматиды между двумя разрывами на 180° , при этом центромера может захватываться (перицентрическая И.) или нет (парацентрическая И.); И. обуславливает изменение последовательности локусов на противоположную.

Инсерция (вставка) – мутация, в результате которой вводится одно или несколько избыточных оснований молекулы ДНК или РНК.

К

Кодоминирование – участие обоих аллелей в определении признака у гетерозиготной особи (классический пример – взаимодействие аллелей определенной группы крови **MM**, **MN**, **NN**).

Комплементарность – наличие дополняющих друг друга генов, которые при совместном действии определяют появление какого-либо нового (дикого) признака. Расщепление при комплементарном взаимодействии может быть **9:7**, **9:3:4**, **9:3:3:1**.

Л

Лайонизация – процесс гетерохроматинизации одной из X-хромосом у самок млекопитающих, что является механизмом компенсации дозы генов, сцепленных с X-хромосомой. У высших млекопитающих одна из X-хромосом инактивируется случайным образом.

Локус – фиксированное место положение гена или регуляторного элемента на хромосоме или на генетической карте.

М

Меланины – химические соединения (черные или оранжевые пигменты), которые ответственны за окрас животного, главным образом за окрас шерсти и цвет глаз. Молекулы меланинов представляют собой сложные комплексы, образованные полимерами производных тирозина и белками.

Меланосома – цитоплазматическая органелла меланоцитов, на белковом матриксе которой синтезируется меланин и откладывается в виде меланопротеиновых комплексов.

Меланоцит – пигментная клетка, включающая гранулы меланина; различают эпидермальные и дермальные М., а также эпителиальные М. глаз.

Менделизм – учение о закономерностях наследования признаков организма.

Мейоз – два последовательных деления клеток (I и II мейотические деления), в результате которых исходное диплоидное число хромосом ($2n$) уменьшается до гаплоидного ($1n$) в каждой из четырех образовавшихся клетках. Эти клетки созревают и превращаются в гаметы.

Митоз – основной способ деления эукариотических клеток. Биологическое значение митоза состоит в строго одинаковом распределении редуплицированных хромосом между дочерними клетками, что обеспечивает образование генетически равноценных клеток и сохраняет преемственность в ряду клеточных поколений.

Множественные аллели – для многих генов известно не два, а несколько и даже много аллельных состояний.

Мутаген – физический или химический агент, увеличивающий частоту возникновения мутаций.

Мутагенез – процесс возникновения мутаций.

Мутант – клетка или отдельный организм, характеризующийся изменением, вызванным мутацией.

Мутация – генетическое изменение, приводящее к качественно новому проявлению основных свойств генетического материала.

Н

Наследование – процесс передачи наследственно детерминированных признаков и свойств организма в процессе размножения.

Наследственность – свойство структур клетки и организма обеспечивать материальную и функциональную преемственность между поколениями.

Неаллельное взаимодействие генов – явление, когда за один признак отвечает несколько разных генов (выделяют следующие типы неаллельных взаимодействий генов: комплементарность, эпистаз и полимерия).

О

Онтогенез – индивидуальное развитие особи, вся совокупность ее преобразований от зарождения (оплодотворение яйцеклетки, начало самостоятельной жизни органа вегетативного размножения или деление материнской одноклеточной особи) до конца жизни.

П

Панмиксия – свободное скрещивание разнополых особей с различающимися генотипами; полная (идеальная) П. возможна лишь в очень больших популяциях, не подвергающихся давлению отбора, мутаций и др. факторов; при П. достигается случайное комбинирование гамет; закон Харди-Вайнберга о равновесном распределении частот генотипов основывается на условии П.

Пенетрантность – частота проявления аллеля определенного гена у разных особей родственной группы организмов.

Плейотропия – множественное действие гена, способность гена воздействовать на несколько признаков.

Полимерия – генетическая детерминация количественного признака несколькими генами с однозначным действием. Такие гены названы полимерными и обозначаются одной буквой с указанием номера разных генов (A_1, A_2, A_3).

Половые хромосомы – хромосомы, по которым особи разного пола отличаются друг от друга.

Помет – все котята, рожденные в едином приплоде.

Популяция – совокупность особей одного вида, обладающих общим генофондом (что определяется наличием свободного скрещивания) и занимающих определенную территорию; для характеристики популяции используют показатели общей численности (и ее динамики), эффективного размера, плотности и т.д.; П. рассматривается как элементарная единица процесса микроэволюции; термин «популяция» предложен В. Йоганzenом в 1903 г.

Поток генов – перемещение генов между популяциями, происходящий в результате межпопуляционной гибридизации; величина потока генов изменяет частоту аллелей в популяции и является фактором эволюции – медленный обмен генами (односторонний или двусторонний) между популяциями, обусловленный распространением гамет или расселением особей из популяции в популяцию.

Промежуточное наследование – случаи отсутствия доминирования, когда признак у гибридной особи занимает как бы промежуточное положение между соответствующими признаками родителей.

Р

Разбавление (dilution) – уменьшение пигментации в черном или рыжем (красном) окрасах.

Расщепление – появление в потомстве особей (клеток) разного генотипа,

обусловленное генотипически различие потомков по проявлению признака.

Регуляторный ген – ген, регулирующий или модифицирующий действие других генов.

Рецессивный аллель – аллель не проявляющийся в гетерозиготе. Отсутствие проявления обусловлено инактивацией или отсутствием продукта рецессивного аллеля. Признак, кодируемый Р. а., проявляется только у особей, несущих этот аллель в гомозиготном состоянии.

Рецессивность – отсутствие фенотипического проявления одного аллеля у гетерозиготной особи.

Реципрокные скрещивания – пара скрещиваний, в которых организмы с доминантными и рецессивными признаками используются и как материнские, и как отцовские.

Решетка Пеннета – таблица, с помощью которой определяют возможные результаты генетического скрещивания. По вертикали отмечают гаметы одного родителя, а по горизонтали – другого. Получившиеся в ячейках таблицы сочетания указывают на возможный генотип потомства.

Родословная – схема родственных связей между организмами, на примере которых можно изучать законы наследственности и распределения признаков среди потомства.

С

Структурный ген – ген, кодирующий какую-либо полипептидную цепь или молекулу РНК, включая регуляторные гены, которые кодируют продукты, определяющие экспрессию других структурных генов.

Сцепление с полом – наследование признаков, гены которых локализованы в половых хромосомах (обычно в Х- хромосоме). Признаки, сцепленные с полом, выявляются по различному расщеплению у обоих полов *в реципрокных скрещиваниях* (см.). Расщепление по полу 1:1 объясняется образованием двух типов гамет по набору половых хромосом гетерогаметным полом и одного типа гамет гомогаметным полом.

Т

Тирозин – заменимая ароматическая аминокислота; является предшественником в биосинтезе дофамина, адреналина, меланинов; ее кодируют кодоны УАУ, УАЦ.

Тирозиназа – ключевой фермент в цепи биосинтеза пигмента меланина. Бифункциональный медьсодержащий фермент, катализирует превращение тирозина в дигидроксифенилаланин (ДОФА) и затем в ДОФА-хинон. Ген, кодирующий Т., локализован на хромосоме 11 человека (участок q14-21) и

хромосоме 7 мыши; точковые мутации в локусе Т. являются одними из причин возникновения альбинизма – например, замена цистеина на серин в положении 85 характерна для мышей-альбиносов. У кошек мутантный аллель с (альбино) возникает вследствие делеции нуклеотида цитозина в положении 975 во 2 экзоне гена **Tyr**, что приводит к сдвигу рамки считывания и возникновению стоп-кодона, не позволяющего считать информацию с 9 нижележащих кодонов.

Траскипция – процесс синтеза РНК, катализируемый РНК-полимеразой, в котором в качестве матрицы используется одна из цепей ДНК.

Транслокация – тип хромосомной перестройки, заключающейся в переносе участка хромосомы в новое положение на той же (внутрихромосомная транслокация) или на др. хромосоме, или в переносе целой хромосомы на другую (Робертсоновская транслокация), или во взаимном обмене участками двух хромосом (реципрокная транслокация).

Трансляция – заключительный этап реализации генетической информации – синтез полипептидных цепей на рибосомах с использованием в качестве матрицы мРНК; трансляция состоит из этапов инициации, реакций аминоацилирования молекул тРНК, элонгации полипептидных цепей и терминации синтеза.

Ф

Фенотип – совокупность всех признаков и свойств организма, формирующихся в процессе взаимодействия генотипа и внешней по отношению к ней среды. Внешнее выражение наследственных признаков. В фенотипе никогда не реализуются все генетические возможности, т. е. фенотип каждой особи есть лишь частный случай проявления ее генотипа в определенных условиях развития.

Феомеланин – один из двух разновидностей меланина, который отвечает за синтез оранжевого (красного) пигмента и, соответственно, за рыжий (красный) окрас и его производные.

Х

Хроматида (полухромосома) – одна из двух копий реплицировавшейся хромосомы, соединенных в области центромеры и визуализирующихся в митозе; по сути, Х. является дочерней хромосомой.

Хромосома – органелла клеточного ядра у эукариот (у прокариот расположена непосредственно в цитоплазме), являющаяся носителем генетической информации (генов), способная к воспроизведению с сохранением структурно-функциональной индивидуальности в ряду поколений; основу Х. составляет непрерывная двухцепочечная спирально уложенная

(конденсированная) молекула ДНК, связанная с гистонами и негистоновыми белками, образующими хроматин; набор хромосом (кариотип) является видоспецифичным признаком, для которого характерен относительно низкий уровень индивидуальной изменчивости; термин “хромосома” предложен В.Вальдейером в 1888 г.

X– хромосома – половая хромосома, у млекопитающих и некоторых других животных, определяющая пол индивида; в паре со второй X–хромосомой – женский; в паре с Y–хромосомой – мужской.

Y– хромосома – половая хромосома, у млекопитающих и некоторых других животных определяет мужской пол индивида; составляя пару с X–хромосомой.

Ч

Черепеховый – фенотип домашней кошки *Felis catus*, характеризующийся пятнистым рыже-черным или рыже-серым окрасом, который проявляется исключительно у самок и связан с мозаицизмом, возникающим вследствие случайной инактивации X-хромосомы.

Чистые линии – совокупность генотипически однородных организмов, возникающих в результате самоопыления у растений или длительного близкородственного скрещивания у животных.

Э

Экспрессивность – степень фенотипического проявления гена.

Эпистаз – взаимодействие двух неаллельных генов, при котором один из них (эпистатичный ген) влияет на (или даже подавляет) фенотипическое проявление другого гена (гипостатичный).

Эумеланин – один из двух разновидностей меланина, который отвечает за синтез черного пигмента и, соответственно, за черный окрас и его производные. Другая разновидность меланина называется *феомеланином* (см.), отвечает за синтез оранжевого (красного) пигмента и, соответственно, за рыжий (красный) окрас и его производные.

Эффект основателя – отклонение генных частот изолированной популяции от средних частот вида или расы, обусловленное происхождением рассматриваемой популяции от небольшого числа предков (родоначальников). Закрепление и распространение в популяции какой-то характерной особенности, имевшейся у одного из основателей популяции. В результате действия эффекта основателя и дрейфа генов популяция может оказаться сильно отличной от той, от которой она ранее отделилась.

Эффективная численность популяции – число особей популяции,

принимающих участие в воспроизведении потомства.

ЛИТЕРАТУРА

1. **Бородин, П.М.** Этюды о мутантах / П.М. Бородин. – М.: Знание, 1983. – 112 с.
2. **Гончаренко, Г.Г.** Мутантные гены окраски в популяциях домашних кошек Средней Азии и Европейской части СССР / Г.Г. Гончаренко, О.Е. Лопатин, Г.П. Манченко // Генетика, 1985. – Т. XXI. – № 7. - С.1151-1158.
3. **Московкина, Н.Н.** Генетика и наследственные болезни собак и кошек / Н. Н. Московкина, М. Н. Сотская. – М.: Аквариум ЛТД, 2000. – 448 с.
4. **О'Брайен, С.** Генетика кошки / С. О'Брайен, Р. Робинсон, А.С. Графодатский, А.В. Таранин. – Новосибирск: Наука, 1993. – 212 с.
5. **Шустова, И.** Кошки. Генетика и племенное разведение / И. Шустрова. – М.: Эолант, 1997. – 122 с.
6. **Budiansky, S.** The character of cats / S. Budiansky. – Viking: New York, 2002.
7. **Christensen, A. C.** Cats as an Aid to Teaching Genetics / A. C. Christensen // Genetics. – 2000. – 155. – P. 999-1004.
8. **Imes D.L.** Albinism in the domestic cat (*Felis catus*) is associated with a tyrosinase (TYR) mutation / D.L. Imes, L.A. Geary, R.A. Grahn, L.A. Lyons // Animal Genetics. – 2006. – 37. – P. 175–178.
9. **Menotti-Raymond, M.** Radiation hybrid mapping of 304 novel microsatellites in the domestic cat genome / M. Menotti-Raymond, V.A. David, R. Agarwala // Cytogenetic and Genome Research. – 2003. – 102. – P. 272–6.

- 10. Menotti-Raymond, M.** Second-Generation Integrated Genetic Linkage/Radiation Hybrid Maps of the Domestic Cat (*Felis catus*) / M. Menotti-Raymond, V.A. David, Z.Q. Chen, K.A. Menotti, S. Sun, A.A. Schäffer, R. Agarwala, J.F. Tomlin, S. J. O'Brien, and W. J. Murphy // Journal of Heredity. – 2003. – 94(1). – P. 95–106
- 11. Morris, J.G.** Red Hair in Black Cats Is Reversed by Addition of Tyrosine to the Diet / J.G. Morris, S. Yu, Q.R. Rogers // The journal of Nutrition. – 2002. – 132. – P. 1646S-1648S.
- 12. Lyons, L.A.** Tyrosinase mutations associated with Siamese and Burmese patterns in the domestic cat (*Felis catus*) / L.A. Lyons, D.L. Imes, H.C. Rah, R.A. Grahn // Animal Genetics. – 2005. – 36. – P. 119–26.
- 13. Pawelek, J.M.** The enzymology of melanogenesis / J. M. Pawelek & A. K.Chakraborty. // In: Pigmentary System (J. J. Nordlund et al., eds.), New York : Oxford University Press, 1998. - P. 391–400.
- 14. Robinson, R.** Genetics for Cat Breeders / R. Robinson. – London: Pergamon Press, 1979. – 202 p.
- 15. Searle, A. G.** Comparative genetics of coat color in mammals / A. G. Searle. – London: New York: Logos press, Academic press, 1968.
- 16. Tabor, R.** Cats: The rise of the cats. / R. Tabor, London: BBC Books, 1991.
- 17. Vařejčko, J.** Atlas plemen koček / J. Vařejčko. – Praha: Státní zemědělské nakladatelství, 1984. – 176 s.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Тема 1 Краткий экскурс в историю происхождения домашних кошек <i>Felis catus</i>	5
Тема 2 Лocusы ответственные за различные окрасы и структуру меха и хвоста у домашних кошек	9
Тема 3 Законы Менделя при моногибридном скрещивании кошек <i>Felis catus</i>	39
Тема 4 Законы Менделя при ди- и полигибридном скрещивании кошек <i>Felis catus</i>	51
Тема 5 Сцепленное с полом наследование у кошек.....	57
Тема 6 Взаимодействие неаллельных генов окраса и структуры меха кошек	63
Тема 7 Составление генетических формул и справочных таблиц окраса и структуры меха потомства кошек	72
Тема 8 Популяционная генетика и геногеография домашних кошек <i>Felis catus</i>	77
Задачи повышенной сложности, для самостоятельной работы студентов	93

Задания для самостоятельного практического исследования студентов	
.....	95
Глоссарий	97
Литература	105

УЧЕБНОЕ ИЗДАНИЕ

ГОНЧАРЕНКО Григорий Григорьевич
ЗЯТЬКОВ Сергей Александрович

Г Е Н Е Т И К А
АНАЛИЗ НАСЛЕДСТВЕННЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ
НА ГЕНАХ МЕХА КОШЕК *Felis catus*
ПРАКТИЧЕСКОЕ ПОСОБИЕ



В авторской редакции

Подписано в печать 12.10.2007 Бумага офсетная
Формат 60x84¹/₁₆. Гарнитура Таймс. Ризография.

Усл. п. л. 6,5. Уч.-изд. л. 5,8. Тираж ____ экз.
Заказ № 470 у

Учреждение образования
«Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»
246019, г. Гомель, ул. Советская, 104
Лицензия № 357 от 12.12.2006 г.

Отпечатано с оригинал-макета заказчика
в УО «Белорусский торгово-экономический университет
потребительской кооперации»
246029, г. Гомель, просп. Октября, 50