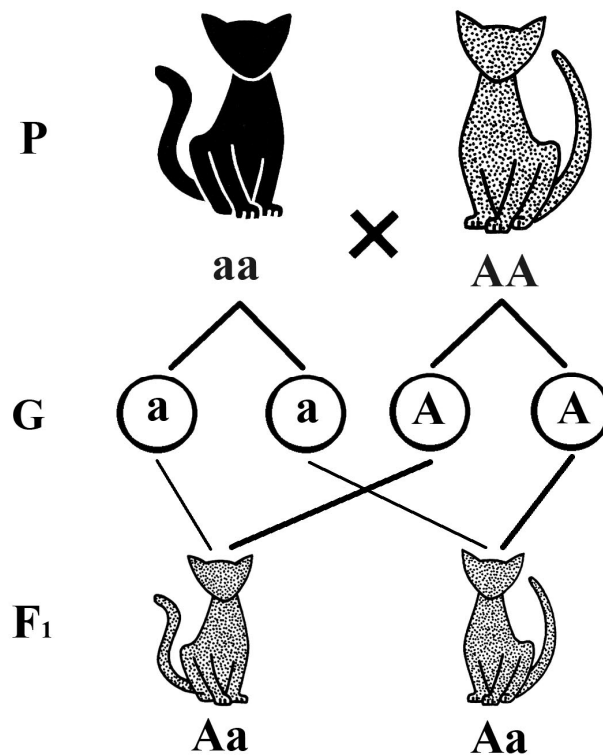




Г.Г. Гончаренко, С.А. Зятыков, А.Н. Лысенко

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ФОРМУЛЫ ОКРАСА И СПРАВОЧНЫЕ ТАБЛИЦЫ СКРЕЩИВАНИЙ ДЛЯ КОШЕК *FELIS CATUS* ПОДНЕПРОВЬЯ



Гомель 2009

Министерство образования Республики Беларусь

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

Г.Г. ГОНЧАРЕНКО, С.А. ЗЯТЬКОВ, А.Н. ЛЫСЕНКО

**ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ФОРМУЛЫ ОКРАСА И
СПРАВОЧНЫЕ ТАБЛИЦЫ СКРЕЩИВАНИЙ ДЛЯ
КОШЕК *FELIS CATUS* ПОДНЕПРОВЬЯ**

**СПРАВОЧНОЕ ПОСОБИЕ
(ПРЕПРИНТ)**

Гомель 2009

УДК 595.7 (476.2) (03)
ББК 28.691.892 (4БЕИ – 4Гом) Я28
Г 157

Рецензенты:

кафедра зоологии и охраны природы учреждения образования
«Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины»
А. В. Крук, доцент, к.б.н.

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

Гончаренко Г.Г.

Г 157 Генетические формулы окраса и справочные таблицы скрещиваний для кошек *Felis catus* Поднепровья. Справочное пособие. / Г.Г. Гончаренко, С.А. Зяцьков, А.Н. Лысенко; Министерство образования РБ, Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины. – Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, 2009. – 58 с.

В справочном пособии дана характеристика генов контролирующих окрас и структуру меха у кошек *Felis catus* обитающих в естественных популяциях Поднепровья. Приведены генетические формулы для всех окрасов кошек данного региона. На конкретном материале показаны способы и приведены примеры составления справочных таблиц скрещиваний на основе решеток Пеннета, позволяющие определять генотипы всех возможных потомков.

Адресовано научным и практическим работникам биологического профиля, может быть полезно фелинологам и ветеринарам.

УДК 595.7 (476.2) (03)
ББК 28.691.892 (4БЕИ – 4Гом) Я28

© Г.Г.Гончаренко, С.А. Зяцьков, А.Н. Лысенко, 2009
© УО «ГГУ им. Ф. Скорины», 2009

ВВЕДЕНИЕ

В передовых странах, таких как США, Англия, Австралия, домашняя кошка *Felis catus* L. становится наиболее распространенным домашним животным, потеснив на этом пьедестале собаку *Canis familiaris* L. Это легко объяснимо, поскольку кошку благодаря миниатюрным размерам и биологическим особенностям гораздо легче содержать в домашних условиях, при этом она остается самым эффективным естественным фактором, сдерживающим рост численности опасных мышевидных грызунов.

За последние два столетия исследователям удалось вывести около 37 пород домашних кошек (*Felis catus*). Используя несколько генов, контролирующих волосяной покров ученые получили кошек с ценными вариациями окраски, длины и структуры меха (Robinson, 1991). К началу XXI века исследователи выявили у кошек более 250 наследственных отклонений и было установлено, что многие из них аналогичны таковым у человека (Nicholas et al., 1998). В то время как некоторые из этих патологий у кошек были изучены, большинство же генетических факторов, которые дают начало этим отклонениям еще не установлены (Fyfe et al., 1992; Gilbert et al., 1988; Jackson et al., 1992, Menotti-Raymond et al., 2003). Полученные в последние годы молекулярно генетические данные выявили, что среди млекопитающих наиболее близким геномом к приматам и человеку обладают кошки (O'Brien et al., 1999; Menotti-Raymond et al., 2003).

Следует отметить, что изучение и анализ наследственных отклонений и обуславливающих их факторов у домашних кошек на территории Беларуси практически не проводились, поэтому исследования, направленные на установление характера наследования мутантных генов окраски и других морфологических признаков, а также составление генетических формул окраса (генотипов) и справочных таблиц скрещиваний для кошек *Felis catus*, обитающих в популяциях Поднепровья являются крайне актуальными.

В подготовленном нами справочном пособии на основе полученных генетических данных приведено подробное описание основных генов окраса и структуры меха у кошек *Felis catus*, составлен перечень всех генетических формул окрасов (генотипов) и даны методы составления справочных таблиц скрещиваний для домашних кошек, обитающих в

популяциях Поднепровья. Пособие будет способствовать более глубокому пониманию генетических процессов протекающих в организме кошки, а также позволит в определенной степени заполнить пробелы в генетическом образовании фелинологов, ветеринаров и других специалистов, работающих с домашними животными, что в итоге повысит их профессиональный уровень.

При подготовке справочного 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. – 122с.; 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 s.; Гончаренко, Г.Г. Генетика. Анализ наследственных закономерностей на генах меха кошек *Felis catus* / Г.Г. Гончаренко, С.А. Зяцьков. – Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, 2007. – 108 с.; Бородин, П.М. Кошки и гены / П.М. Бородин. – Москва: Зоосалон, 1995. – 144 с.; 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.

I. ПРОИСХОЖДЕНИЕ *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].

Считается, что первыми одомашнили кошек египтяне. По данным ряда 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 "бубастис" – по месту знаменитого захоронения кошек в Древнем Египте. В Бубастисе 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.



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

На египетской фреске 1120 года до н. э. изображена кошка, охраняющая гусей, что указывает на широкое использование прирученных кошек в домашнем хозяйстве (рис.2).

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 Хоуэл Добрый – 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. Из-за того, что в некоторых языческих культах поклонялись кошкам, христианская церковь в борьбе с чуждыми религиями постепенно стала считать их олицетворением зла. Массовые гонения на кошек начались в начале XIII века после дела о храмовниках, членах монашеского рыцарского ордена, которых обвинили в связях с кошками. После этого кошек стали сжигать на кострах, топить, зверски истязать и истреблять. 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.



Рис. 2. Египетская домашняя кошка охраняет гусей. Фреска 1120 года до н. э. (фото Werner Forman / CORBIS)

состоялись нашумевшие сзлемские процессы над ведьмами и их "нечистыми сношениями с кошками". Людям, любившим кошек, приходилось нелегко. Если они держали кошек, их обвиняли в связях с 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. Гойя 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". Там же сказано: "А кто собаку убьет, ли кошку - вины гривна, а собаку даст вместо собаки, а кошку вместо кошки".

II. ПИГМЕНТОГЕНЕЗ И ХАРАКТЕР НАСЛЕДОВАНИЯ МУТАНТНЫХ ГЕНОВ ОКРАСКИ И СТРУКТУРЫ МЕХА

Пигментогенез

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 **волосяные фолликулы**. Процесс формирования меланоцитов из клеток нервного валика представлен на рис. 3.

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. 4.

Та или иная окраска животного является конечным результатом сложного процесса формирования и функционирования структур, связан-

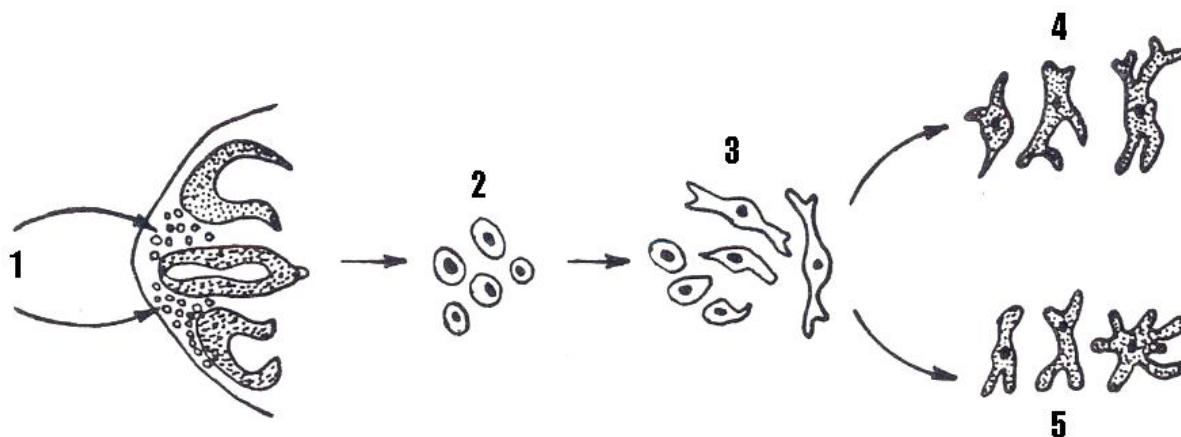


Рис. 3. Миграция меланобластов из нервного валика [по Searle, 1968]

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

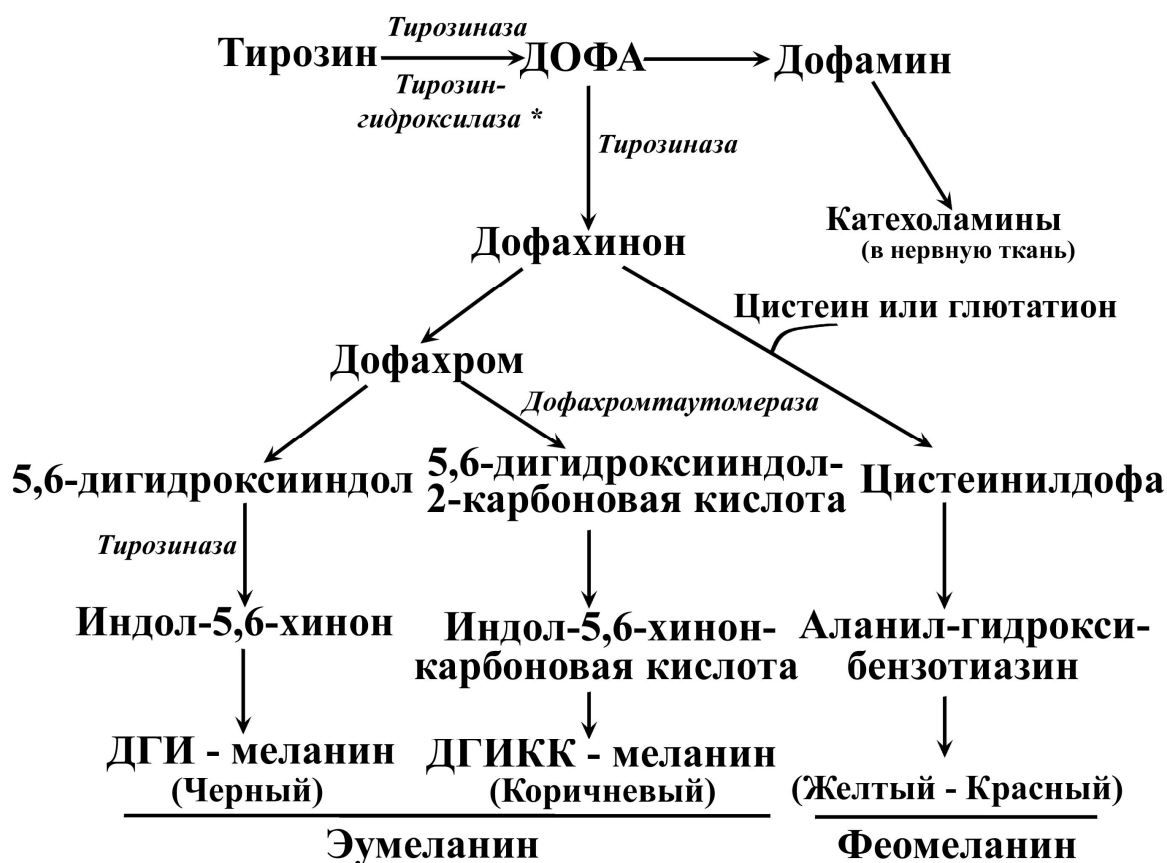


Рис. 4. Пути синтеза эумеланина и феомеланина из тирозина. Отмечена множественная роль тирозиназы. * - тирозингидроксилаза быстрее, чем тирозиназа катализирует процесс превращения тирозина в ДОФА в нейронах [по Morris et al., 2002, Pawelek & Chakraborty, 1998].

ных с образованием пигмента. Каждый из этих этапов пигментогенеза имеет соответствующий генетический контроль. При нормальном функционировании механизма биосинтеза пигментов и их распределении 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.

Для установления характера наследования признаков окраса и структуры меха у кошек обитающих в эквиприродных популяциях Беларуси и России был проведен анализ более 200 родословных с различным типом скрещивания. Всего было проанализировано более 1000 потомков от 49 различных комбинаций родительских скрещиваний.

Гены, контролирующие окрас и структуру меха у кошек

Ген *Agouti*

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

Аллель А. Доминантный аллель А этого гена 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), 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 Т, который будет рассмотрен ниже.



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

Аллель а — (non-agouti). Под действием этого рецессивного аллеля у гомозиготных по генотипу **аа** 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 постепенное снижение интенсивности окраски по направлению к основанию волоса.

Результаты анализа характера наследования аллелей гена *Agouti* в популяциях *Felis catus* представлены в таблице 1. Из таблицы хорошо



Рис. 6. Кот с генотипом *aa*.

видно, что черный окрас у кошек определяется рецессивным аллелем *a* (не-агути) и проявляется только у гомозиготных по рецессивному признаку особей. Доминантный аллель *A* (агути) определяет окрас дикого типа. Характер наследования четко показывает, что данный признак находится под контролем 2-х аллелей одного аутосомного гена *Agouti*.

Таблица 1 – Характер наследования аллелей гена *Agouti* у *Felis catus*
Число потомков с различными фенотипами и генотипами

№	Фенотипы и генотипы родителей	и генотипами		
		Серый полосатый	Аа	черный
		AA		aa
1	♀AA x ♂AA	14	0	0
2	♀Aa x ♂AA	9	7	0
3	♀AA x ♂Aa	4	5	0
4	♀AA x ♂aa	0	11	0
5	♀aa x ♂AA	0	17	0
6	♀Aa x ♂Aa	5	12	7
7	♀aa x ♂aa	0	0	12

Ген *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).

Алель *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, у которых практически все тело покрыто белым мехом, а окрашенным остается только хвост и отчасти лоб. 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%. Ярким примером пегой кошки гетерозиготной по аллелям гена **S** является кошка, фотография которой дана на рис. 7.

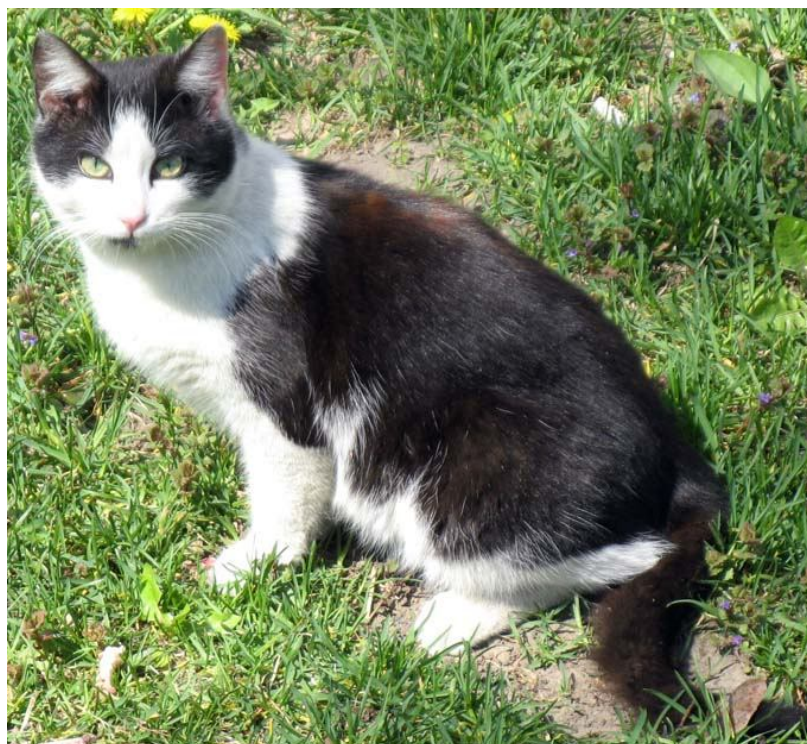


Рис. 7. Кошка с генотипом **aa, Ss**.

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

Результаты анализа характера наследования аллелей гена *Piebald spotting* в популяциях *Felis catus* представлены в таблице 2. Данные, полученные в результате скрещиваний по гену *Piebald spotting* (таблица 2) позволяют утверждать о явлении неполного доминирования. В случае гомозиготного генотипа **SS** кошки - окрашены в белый цвет больше чем на 50%, а гетерозиготного **Ss** – менее чем на 50%. Если же кошка имеет генотип **ss** то на ее теле полностью отсутствуют пегие пятна. Таким образом, удалось установить, что признак пегости у кошек находится под контролем 2-х аллелей одного аутосомного гена *Piebald spotting*.

Таблица 2 – Характер наследования аллелей гена пегости у *Felis catus*

№	Фенотипы и генотипы родителей	Число потомков с различными фенотипами и генотипами		
		>50% пегости	<50% пегости	без пегости
		SS	Ss	ss
1	♀SS x ♂SS	14	0	0
2	♀Ss x ♂SS	9	7	0
3	♀SS x ♂Ss	4	5	0
4	♀SS x ♂ss	0	11	0
5	♀ss x ♂SS	0	17	0
6	♀Ss x ♂Ss	5	12	7
7	♀ss x ♂ss	0	0	14

Ген 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



Рис. 8. Кот с пепельно-голубым окрасом (aa, dd)

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** гена 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. У особей гомозиготных по аллелю **d** (генотип **dd**) основной окрас полностью ослабляется. Так черный цвет ослабляется до пепельного (рис. 8), рыжий – до кремового (рис. 9). Необходимо подчеркнуть, что действию данного аллеля подвергаются все основные



Рис. 9. Кремовый кот с генотипом **OY, dd**

цветовые вариации, даже если они встречаются у одной особи.

Таблица 3 – Характер наследования аллелей гена Dilute у *Felis catus*

№	Фенотипы и генотипы родителей	Число потомков с различными фенотипами и генотипами		
		Норм. пигментация		ослабленная
		DD	Dd	
1	♀ DD x ♂ DD	14	0	0
2	♀ Dd x ♂ DD	9	7	0
3	♀ DD x ♂ Dd	4	5	0
4	♀ DD x ♂ dd	0	11	0
5	♀ dd x ♂ DD	0	17	0
6	♀ Dd x ♂ Dd	5	12	7
7	♀ dd x ♂ dd	0	0	12

Результаты анализа характера наследования аллелей гена Dilute в популяциях *Felis catus* представлены в таблице 3. Из таблицы хорошо видно, что ослабление окраса у кошек определяется рецессивным аллелем **d** и проявляется только у гомозиготных по рецессивному признаку особей. Доминантный аллель **D** определяет окрас с нормальной интенсивностью. Характер наследования четко показывает, что данный признак находится под контролем 2-х аллелей одного аутосомного гена Dilute.

Ген 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 **T** (Tabby). Этот локус проявляется только на фоне аллеля **A** (Agouti) и отвечает за образование полос, пятен и разнообразных рисунков на теле кошки. В данном локусе выделяют два аллеля.

Аллель **T** (тигровый или mackerel tabby) – определяет развитие тонких полос тянущихся по телу кошки параллельно друг другу вниз (рис. 10). 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

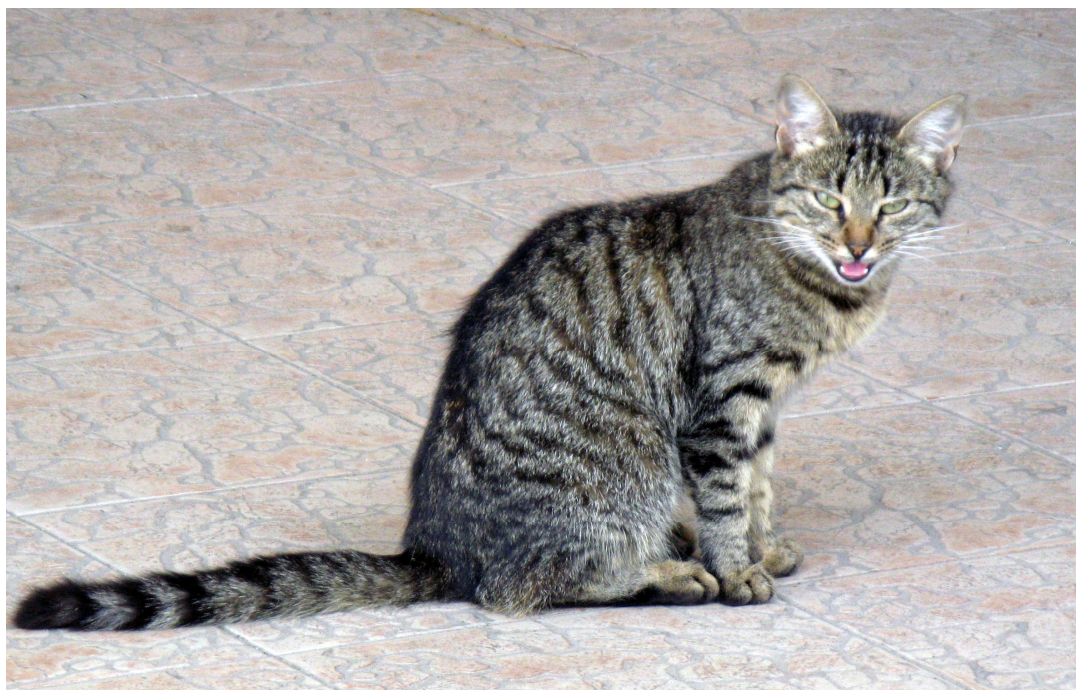


Рис. 10. Кот с окрасом меха «дикого типа»

лесного кота). Этот окрас получил название тигровый полосатый или макрелевый (рис.10). Все наши обыкновенные серые полосатые домашние кошки *Felis catus* имеют в своем генотипе немутантный предковый аллель **T**, также как и аллель **A**.

Аллель t^b (*classic tabby или blotched tabby в Великобритании*). Для кошек гомозиготных по этому мутантному рецессивному аллелю характерен так называемый **мраморный рисунок** из широких темных полос, пятен и колец (рис. 11).



Рис. 11. Участок тела кошки с мраморным окрасом

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 рис. 12 изображена серая кошка с типичным мраморным (пятнисто-полосатым) 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.

Результаты анализа характера наследования аллелей гена Tabby в



Рис. 12. Кошка с мраморным рисунком (**A**-, $t^b t^b$)

популяциях *Felis catus* представлены в таблице 4. Из таблицы хорошо видно, что мраморный окрас у кошек определяется рецессивным аллелем t^b и проявляется только у гомозиготных по рецессивному признаку особей. Доминантный аллель T определяет тигровый окрас. Характер наследования четко показывает, что данный признак находится под контролем 2-х аллелей одного аутосомного гена *Tabby*.

Таблица 4– Характер наследования аллелей гена *Tabby Felis catus*

№	Фенотипы и генотипы родителей	Число потомков с различными фенотипами и генотипами		
		Тигровый табби		мраморный
		TT	Tt^b	$t^b t^b$
1	♀ TT x ♂ TT	14	0	0
2	♀ Tt^b x ♂ TT	9	7	0
3	♀ TT x ♂ Tt^b	4	5	0
4	♀ TT x ♂ $t^b t^b$	0	11	0
5	♀ $t^b t^b$ x ♂ TT	0	17	0
6	♀ Tt^b x ♂ Tt^b	5	12	7
7	♀ $t^b t^b$ x ♂ $t^b t^b$	0	0	12

Ген **White**

Закладка будущих пигментных клеток начинается еще на ранних этапах развития зародыша в области нервной трубки. 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 белошерстная кошка, несущая в своем генотипе доминантный аллель **W**, представлена на рис. 13.

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 кортиевом органе. В итоге образуются голубоглазые (на один или оба глаза) и даже глухие кошки с мутантным аллелем **W**. Снимок такой кошки приведен на рис. 14.



Рис. 13. Белошерстная кошка с желтыми глазами с генотипом **W-, II**

Результаты анализа характера наследования аллелей гена White в популяциях *Felis catus* представлены в таблице 5. Из таблицы хорошо видно, что сплошной белый окрас у кошек определяется доминантным аллелем **W**. Рецессивный аллель **w** проявляется только у гомозиготных по этому аллелю особей и позволяет проявляться другим генам окраса. Характер наследования четко показывает, что данный признак находится



Рис. 14. Белошерстная кошка с глухотой и разным цветом глаз с генотипом **W-**

под контролем 2-х аллелей одного аутосомного гена White.

Таблица 5 – Характер наследования аллелей гена White у *Felis catus*

№	Фенотипы и генотипы родителей	Число потомков с различными фенотипами и генотипами		
		Белый	окрашенный	
		WW	Ww	ww
1	♀ WW x ♂ WW	14	0	0
2	♀ Ww x ♂ WW	9	7	0
3	♀ WW x ♂ Ww	4	5	0
4	♀ WW x ♂ ww	0	11	0
5	♀ ww x ♂ WW	0	17	0
6	♀ Ww x ♂ Ww	5	12	7
7	♀ ww x ♂ ww	0	0	12

Ген Orange

Более сложный характер был установлен в ходе анализа признака определяющего рыжий окрас. Ген, детерминирующий этот признак 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.



Рис. 15. Кот с типичным рыжим окрасом

Аллель **O**. Действие этого мутантного аллеля приводит к прекращению синтеза эумеланина (черного или коричневого пигмента) и у кошек происходит наработка только одного пигмента – оранжевого феомеланина. Самцы в нормальном состоянии несут одну X-хромосому и поэтому для проявления рыжего окраса им достаточно одного аллеля **O**. Типичный рыжий кот гемизиготный по аллелю **O** (генотип **OY**) представлен на рис.15. Самки же содержат две X-хромосомы и поэтому могут быть как гомозиготны так и гетерозиготны. В том случае, если они гомозиготны по доминантному аллелю **O** (генотип **OO**), окрас меха у них будет рыжий, как у кота на рис. 15. Если же кошки являются гетерозиготами (генотип **Oo**), 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 **o**, а в неоранжевых X-хромосома несущая мутантный аллель **O**.

Встречается несколько типов черепаховых кошек. У кошки на рис. 16, имеющей гетерозиготный генотип **Oo** по телу разбросано несколько 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 кошек в неоранжевых фрагментах может проявляться доминантный



Рис. 16. Кошка с черепаховым окрасом (генотип **Oo aa**)

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** гена Piebald spotting. Снимок трехцветной черепаховой кошки с генотипом **Oo**, **aa**, **S-** представлен на рис. 17.

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

Результаты анализа характера наследования аллелей гена Orange в популяциях *Felis catus* представлены в таблице 6. Из таблицы хорошо видно, что признак рыжего окраса у кошек определяется доминантным



Рис. 17. Кошка черепаховая трехцветная (**Oo aa Ss ll**)

аллелем **O**, который в свою очередь является сцепленным с полом.

Таблица 6 – Характер наследования аллелей гена Orange у *Felis catus*

№	Генотипы родителей	Число потомков с различными генотипами				
		♀OO	♀Oo	♀oo	♂OY	♂oY
1	♀OO x ♂OY	5	0	0	5	0
2	♀OO x ♂oY	0	7	0	6	0
3	♀Oo x ♂OY	6	5	0	5	6
4	♀Oo x ♂oY	0	4	3	4	4
5	♀oo x ♂OY	0	5	0	0	6
6	♀oo x ♂oY	0	0	8	0	7

Ген 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. На рисунках 18 и 19 представлены длинношерстные коты черного и серого полосатого окрасов.

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

Результаты анализа характера наследования аллелей гена Long hair в популяциях *Felis catus* представлены в таблице 7. Из таблицы хорошо видно, что длинный мех у кошек определяется рецессивным аллелем **l** и проявляется только у гомозиготных по рецессивному признаку особей. Доминантный аллель **L** определяет короткую длину меха. Характер наследования четко показывает, что данный признак находится под контролем 2-х аллелей одного аутосомного гена Long hair.



Рис. 18. Длинношерстный, черный кот с генотипом **aa, ll**



Рис. 19. Кот с генотипом - II

Таблица 7 – Характер наследования аллелей гена Long hair у *Felis catus*

№	Фенотипы и генотипы родителей	Число потомков с различными фенотипами и генотипами		
		короткий мех		длинный мех
		LL	Ll	ll
1	♀ LL x ♂ LL	14	0	0
2	♀ Ll x ♂ LL	9	7	0
3	♀ LL x ♂ Ll	4	5	0
4	♀ LL x ♂ ll	0	11	0
5	♀ ll x ♂ LL	0	17	0
6	♀ Ll x ♂ Ll	5	12	7
7	♀ ll x ♂ ll	0	0	12

Таким образом, в результате проведенного нами анализа родословных было установлено, что наследование признаков окраса и структуры меха у кошек характерных для популяций Беларуси и России находится под контролем 6 аутосомных и одного сцепленного с полом генов. Впервые показано явление неполного доминирования при наследовании аллелей гена пегости Piebald spotting.

Ранее было показано, что в популяциях Европы и Америки основной вклад в формирование окраски меха у кошек принадлежит 7 аутосомным и одному сцепленному с полом генам [Robinson, 1979, Гончаренко и др., 1985; Christensen, 2000].

III. ЗАКОНЫ МЕНДЕЛЯ ПРИ МОНО- И ДИГИБРИДНОМ СКРЕЩИВАНИИ КОШЕК *FELIS CATUS*

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 копьё 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** (*fili* – 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**. Образуемые 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:

Ⓐ или ⓐ

○ или (l)

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 ($\begin{matrix} A & A & a & AL & AL \\ = & = & = & = & = \\ A & a & a & AL & al \end{matrix}$; $\begin{matrix} = & = & = & = & = \\ = & = & = & = & = \end{matrix}$ и т.д.) выражениях.

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. Иогансен 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

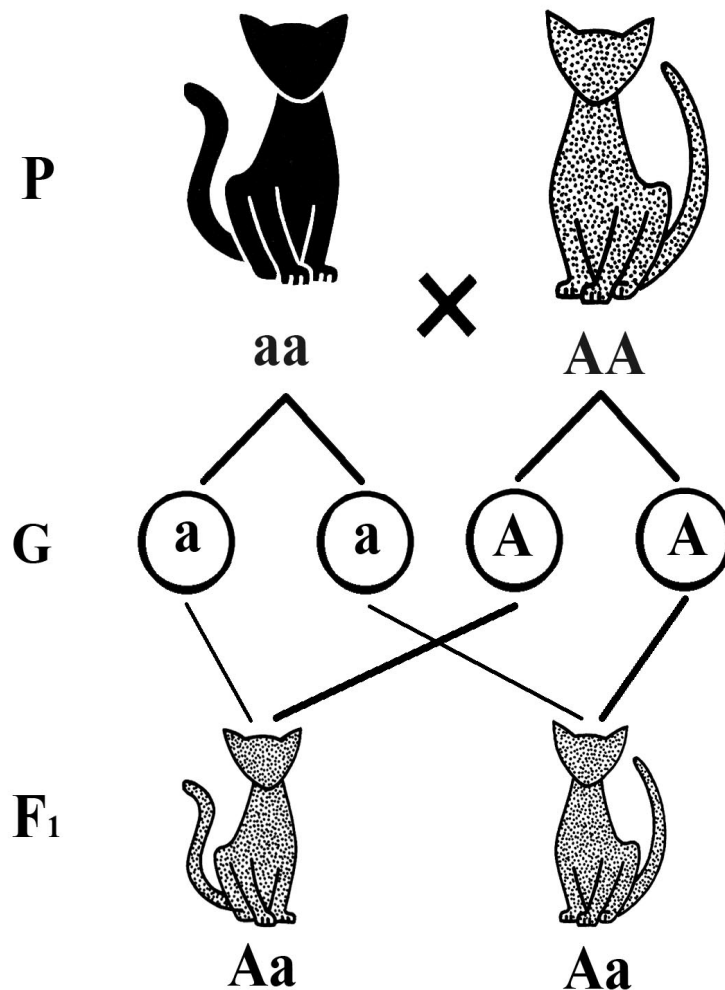


Рис. 20. Схема скрещивания черной кошки и серого кота (Первый закон Менделя)

фенотипически она будет черного окраса. Схема скрещивания черной кошки и серого полосатого кота приведена на рис. 20.

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 (ослабленный рецессивным аллелем d черный) и черного кота все потомство, как по генотипу, так и фенотипу будет **единообразно** (рис. 21).

Иными словами в первом поколении **F₁** 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 **F₁** между собой во втором поколении происходит расщепление признаков по

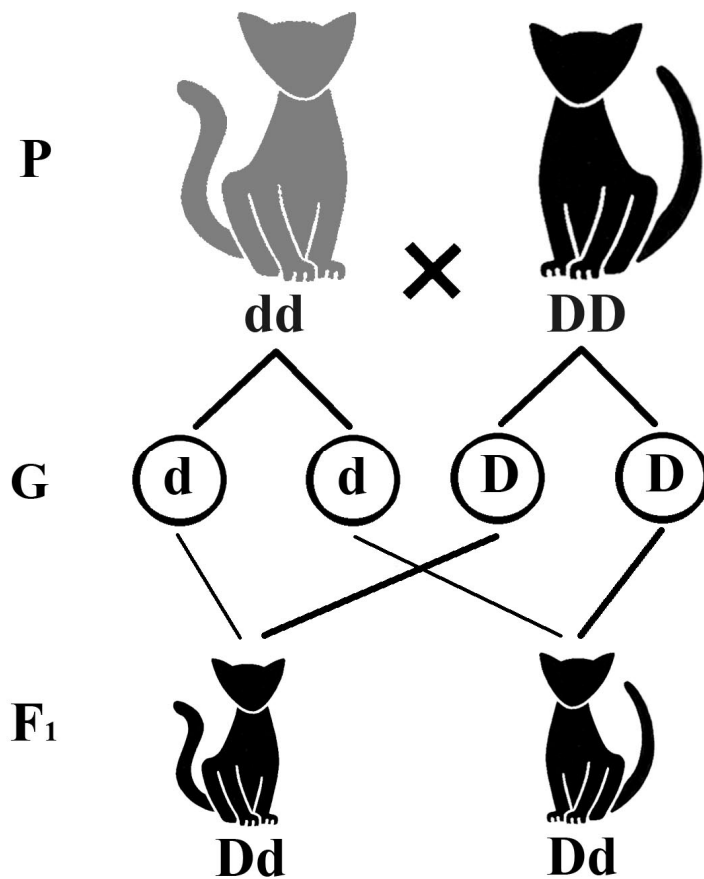


Рис. 21. Схема скрещивания пепельно-голубой кошки и черного кота (Первый закон Менделя)

фенотипу на исходные родительские в отношении **3 : 1**, $3/4$ потомков оказываются с признаками, обусловленными доминантным аллелем, $1/4$ - с признаками рецессивного аллеля. Так, если мы скрестим гетерозиготных серых полосатых кота и кошку (особей F_1 от скрещивания гомозиготных родителей P на рис. 22), то потомство F_2 на 75 % будет серым полосатым, а на 25% - иметь черную окраску меха. Причем, как хорошо видно на схеме из рисунка 22, 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 слия-

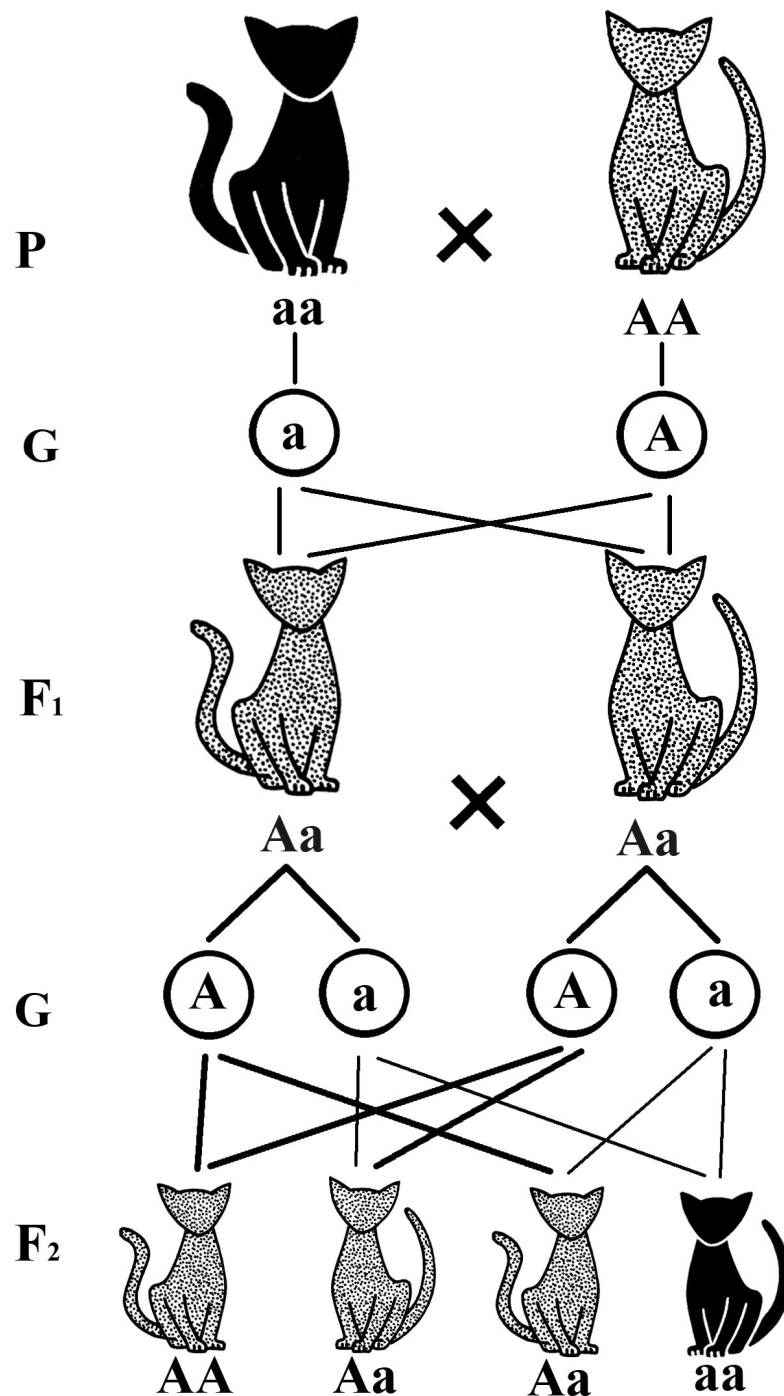


Рис. 22. Схема скрещивания демонстрирующего характер расщепления признаков во втором поколении при моногибридном скрещивании (Второй закон Менделя)

нии этих гамет. Решетка Пеннета, демонстрирующая генотипы кошек F_2 и родительские гаметы, представлена ниже в виде таблицы 8.

Таблица 8. 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 гибридной гетерозиготной серой полосатой кошки и гомозиготного черного родительского кота (рис. 23). При анализирующем скрещивании расщепление признаков у потомков и по

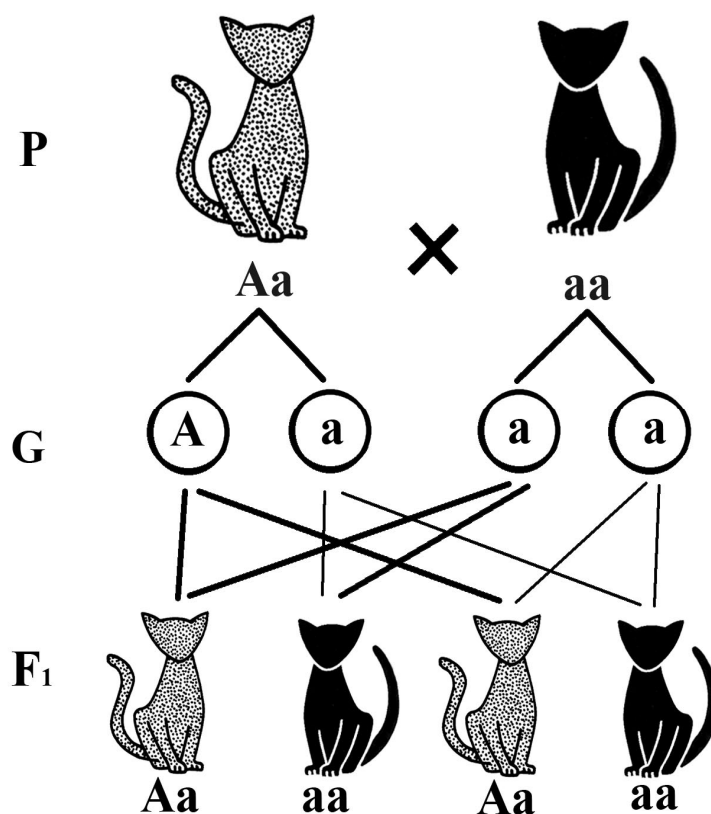


Рис. 23. Схема анализирующего скрещивания серой кошки с черным котом

фенотипу и по генотипу всегда будет в соотношении **1 : 1**. Поэтому половина котят от этого скрещивания будут черными (с генотипом **aa**), а другая половина – серыми (с генотипом **Aa**).

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 рис. 24 приведена схема, иллюстрирующая данное скрещивание. Из рисунка хорошо видно, что все особи от этого скрещивания в **F₁** 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. 24). При скрещивании **дигетерозиготных** серых короткошерстных особей **F₁** между собой у потомков **F₂** произойдет расщепление по альтернативным признакам.

Для простоты расчета возможных генотипов у потомков **F₂** воспользуемся решеткой Пеннета (рис. 24). Из решетки Пеннета видно, что в потомстве **F₂** 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. 24), что составляет со-

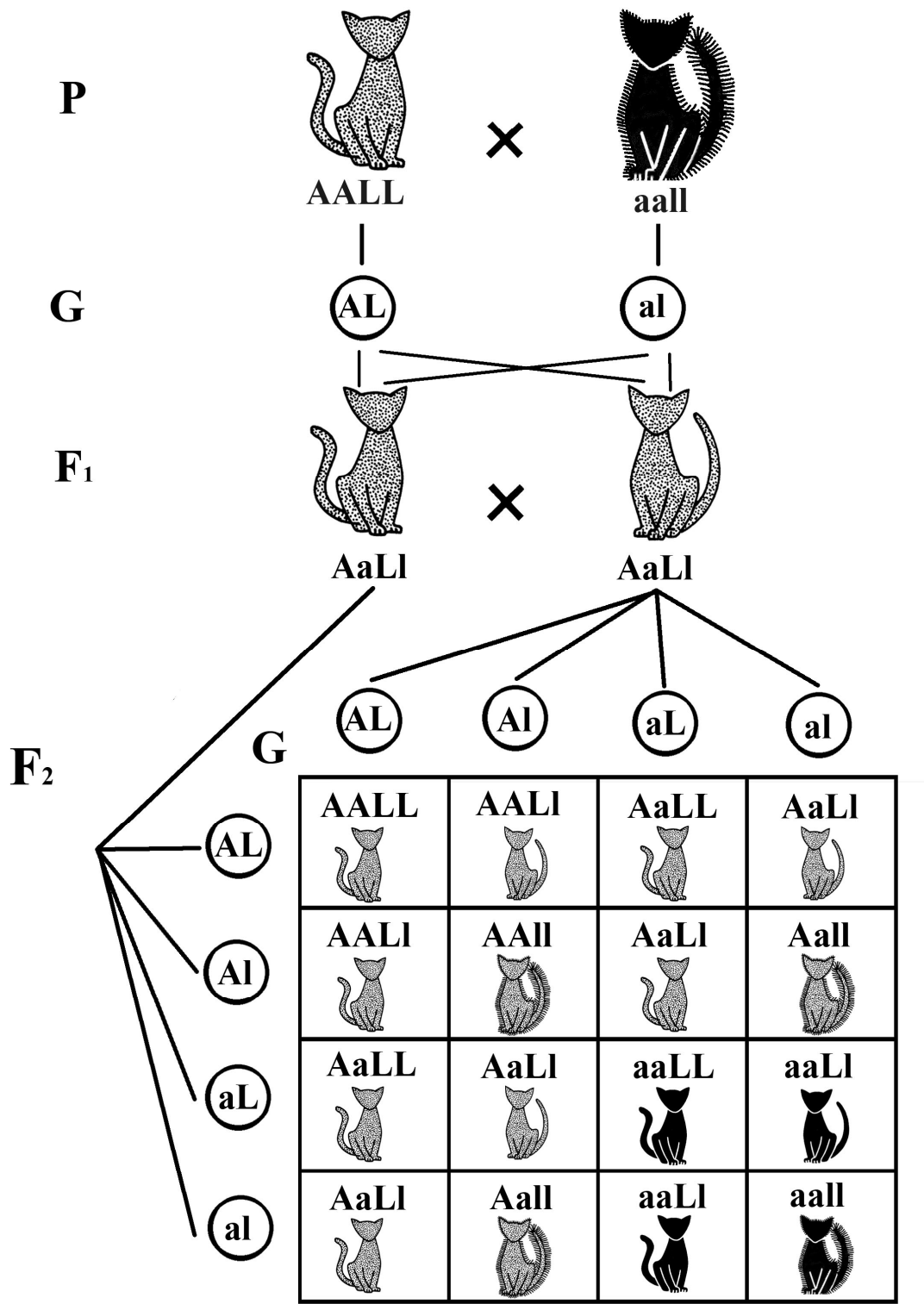


Рис. 23. Генотипы и фенотипы потомков в **F₁** и **F₂** от дигибридного скрещивания серой короткошерстной кошки и черного длинношерстного кота (Третий закон Менделя)

отношение 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)*.

IV. СОСТАВЛЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ФОРМУЛ ОКРАСА ДЛЯ КОШЕК *FELIS CATUS* ПОДНЕПРОВЬЯ

Генетические формулы представляют собой краткую форму записи генотипа анализируемой особи. Составление полных генетических формул окраса и структуры меха у кошек *Felis catus* включает несколько стадий. На каждой стадии анализируется фенотипическое состояние по одному из семи используемых генов. В некоторых случаях определить по фенотипу генотип оказывается сложно. Для таких особей уточнение генотипа осуществлялось нами с помощью метода анализа родословных.

Ниже приводится простейший пример составления генетической формулы для кошки имеющей 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**. Кроме того, окрас у нее не ослаблен, значит – **D-**. Мех короткий – **L-**. Таким образом полная генетическая формула этой кошки будет: **A-, T-, oo, ss, ww, D-, L-**.

Теперь разберем генотип и составим генетическую формулу для более сложного случая – черепаховой кошки с ослабленным окрасом.

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**. 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, L-**.

Используя приведенный выше способ, были составлены полные генетические формулы для домашних кошек Поднепровья по шести аутосомным и одному сцепленному с полом генам. Полученные результаты приведены в таблицах 9, 10, 11 и 12. В таблицах 9 и 10 представлены генетические формулы для длинношерстных небелых кошек и котов. Для кошек было получено 243 возможных комбинации генотипов, а для котов – 162. В таблицах 11 и 12 представлены генетические формулы для длинношерстных белых кошек и котов. Для

кошек было получено 486 возможных комбинации генотипов, а для котов – 324.

Таблица 9 – Полные генетические формулы окраса длинношерстных небелых кошек *Felis catus* Поднепровья

1	AASSDDTTwwOO	34	AaSsDDTtwwOO	67	AaSSdttwwOO	100	AAssddTTwwOo
2	AaSSDDTTwwOO	35	aaSsDDTtwwOO	68	aaSSDdttwwOO	101	AassDdTTwwOo
3	aaSSDDTTwwOO	36	aassDDTtwwOO	69	aaSSdttwwOO	102	AassddTTwwOo
4	AASsDDTTwwOO	37	AASSDdTtwwOO	70	AASsDdttwwOO	103	AaSsDdTTwwOo
5	AAssDDTTwwOO	38	AASSddTtwwOO	71	AASsddttwwOO	104	AaSsddTTwwOo
6	AassDDTTwwOO	39	AaSSDdTtwwOO	72	AAssDdttwwOO	105	aaSsDdTTwwOo
7	AaSsDDTTwwOO	40	AaSSddTtwwOO	73	AAssdttwwOO	106	aaSsddTTwwOo
8	aaSsDDTTwwOO	41	aaSSDdTtwwOO	74	AassDdttwwOO	107	aassDdTTwwOo
9	aassDDTTwwOO	42	aaSSddTtwwOO	75	AassdttwwOO	108	aassddTTwwOo
10	AASSDdTtwwOO	43	AASsDdTtwwOO	76	AaSsDdttwwOO	109	AASSDDTtwwOo
11	AASSddTTwwOO	44	AASsddTtwwOO	77	AaSsddttwwOO	110	AaSSDDTtwwOo
12	AaSSDdTtwwOO	45	AAssDdTtwwOO	78	aaSsDdttwwOO	111	aaSSDDTtwwOo
13	AaSSddTTwwOO	46	AAssddTtwwOO	79	aaSsddttwwOO	112	AASsDDTtwwOo
14	aaSSDdTtwwOO	47	AassDdTtwwOO	80	aassDdttwwOO	113	AAssDDTtwwOo
15	aaSSddTTwwOO	48	AassddTtwwOO	81	aassdttwwOO	114	AassDDTtwwOo
16	AASsDdTtwwOO	49	AaSsDdTtwwOO	82	AASSDDTTwwOo	115	AaSsDDTtwwOo
17	AASsddTTwwOO	50	AaSsddTtwwOO	83	AaSSDDTTwwOo	116	aaSsDDTtwwOo
18	AAssDdTtwwOO	51	aaSsDdTtwwOO	84	aaSSDDTTwwOo	117	aassDDTtwwOo
19	AAssddTTwwOO	52	aaSsddTtwwOO	85	AASsDDTTwwOo	118	AASSDdTtwwOo
20	AassDdTtwwOO	53	aassDdTtwwOO	86	AAssDDTTwwOo	119	AASSddTtwwOo
21	AassddTTwwOO	54	aassddTtwwOO	87	AassDDTTwwOo	120	AaSSDdTtwwOo
22	AaSsDdTtwwOO	55	AASSDDttwwOO	88	AaSsDDTTwwOo	121	AaSSddTtwwOo
23	AaSsddTTwwOO	56	AaSSDDttwwOO	89	aaSsDDTTwwOo	122	aaSSDdTtwwOo
24	aaSsDdTtwwOO	57	aaSSDDttwwOO	90	aassDDTTwwOo	123	aaSSddTtwwOo
25	aaSsddTTwwOO	58	AASsDDttwwOO	91	AASSDdTtwwOo	124	AASsDdTtwwOo
26	aassDdTtwwOO	59	AAssDDttwwOO	92	AASSddTTwwOo	125	AASsddTtwwOo
27	aassddTTwwOO	60	AassDDttwwOO	93	AaSSDdTtwwOo	126	AAssDdTtwwOo
28	AASSDDTtwwOO	61	AaSsDDttwwOO	94	AaSSddTTwwOo	127	AAssddTtwwOo
29	AaSSDDTtwwOO	62	aaSsDDttwwOO	95	aaSSDdTtwwOo	128	AassDdTtwwOo
30	aaSSDDTtwwOO	63	aassDDttwwOO	96	aaSSddTTwwOo	129	AassddTtwwOo
31	AASsDDTtwwOO	64	AASSDdttwwOO	97	AASsDdTtwwOo	130	AaSsDdTtwwOo

32 AAssDDTtwwOO	65 AASSdttwwOO	98 AASsddTTwwOo	131 AaSsddTtwwOo
33 AassDDTtwwOO	66 AaSSDdttwwOO	99 AAssDdTTwwOo	132 aaSsDdTtwwOo
окончание табл.9			
133 aaSsddTtwwOo	162 aassdttwwOo	191 AaSSDDTtwwoo	220 AASsDDttwwoo
134 aassDdTtwwOo	163 AASSDDTTwwoo	192 aaSSDDTtwwoo	221 AAssDDttwwoo
135 aassddTtwwOo	164 AaSSDDTTwwoo	193 AASsDDTtwwoo	222 AassDDttwwoo
136 AASSDDttwwOo	165 aaSSDDTTwwoo	194 AAssDDTtwwoo	223 AaSsDDttwwoo
137 AaSSDDttwwOo	166 AASsDDTTwwoo	195 AassDDTtwwoo	224 aaSsDDttwwoo
138 aaSSDDttwwOo	167 AAssDDTTwwoo	196 AaSsDDTtwwoo	225 aassDDttwwoo
139 AASsDDttwwOo	168 AassDDTTwwoo	197 aaSsDDTtwwoo	226 AASSDdttwwoo
140 AAssDDttwwOo	169 AaSsDDTTwwoo	198 aassDDTtwwoo	227 AASSdttwwoo
141 AassDDttwwOo	170 aaSsDDTTwwoo	199 AASSDdTtwwoo	228 AaSSDdttwwoo
142 AaSsDDttwwOo	171 aassDDTTwwoo	200 AASSddTtwwoo	229 AaSSdttwwoo
143 aaSsDDttwwOo	172 AASSDdTTwwoo	201 AaSSdTtwwoo	230 aaSSdttwwoo
144 aassDDttwwOo	173 AASSddTTwwoo	202 AaSSdTtwwoo	231 aaSSdttwwoo
145 AASSDdttwwOo	174 AaSSdTTwwoo	203 aaSSdTtwwoo	232 AASsDdttwwoo
146 AASSdttwwOo	175 AaSSdTtwwoo	204 aaSSdTtwwoo	233 AASsdttwwoo
147 AaSSDdttwwOo	176 aaSSdTTwwoo	205 AASsDdTtwwoo	234 AAssDdttwwoo
148 AaSSdttwwOo	177 aaSSdTtwwoo	206 AASsddTtwwoo	235 AAssdttwwoo
149 aaSSDdttwwOo	178 AASsDdTtwwoo	207 AAssDdTtwwoo	236 AassDdttwwoo
150 aaSSdttwwOo	179 AASsddTTwwoo	208 AAssddTtwwoo	237 Aassdttwwoo
151 AASsDdttwwOo	180 AAssDdTtwwoo	209 AassDdTtwwoo	238 AaSsDdttwwoo
152 AASsdttwwOo	181 AAssdTtwwoo	210 AassdTtwwoo	239 AaSsdttwwoo
153 AAssDdttwwOo	182 AassDdTtwwoo	211 AaSsDdTtwwoo	240 aaSsDdttwwoo
154 AAssdttwwOo	183 AassddTTwwoo	212 AaSsddTtwwoo	242 aassDdttwwoo
155 AassDdttwwOo	184 AaSsDdTtwwoo	213 aaSsDdTtwwoo	243 aassdttwwoo
156 AassdttwwOo	185 AaSsddTTwwoo	214 aaSsddTtwwoo	
157 AaSsDdttwwOo	186 aaSsDdTtwwoo	215 aassDdTtwwoo	
158 AaSsdttwwOo	187 aaSsddTTwwoo	216 aassddTtwwoo	
159 aaSsDdttwwOo	188 aassDdTtwwoo	217 AASSDDttwwoo	
160 aaSsdttwwOo	189 aassddTTwwoo	218 AaSSDDttwwoo	
161 aassDdttwwOo	190 AASSDDTtwwoo	219 aaSSDDttwwoo	

Таблица 10 – Полные генетические формулы окраса длинношерстных небелых котов *Felis catus* Поднепровья

1	AASSDDTTwwOY	42	aaSSddTtwwOY	83	AaSSDDTTtwwOY	124	AASsDdTtwwOY
2	AaSSDDTTwwOY	43	AASsDdTtwwOY	84	aaSSDDTTtwwOY	125	AASsddTtwwOY
3	aaSSDDTTwwOY	44	AASsddTtwwOY	85	AASsDDTTtwwOY	126	AAssDdTtwwOY
4	AASsDDTTwwOY	45	AAssDdTtwwOY	86	AAssDDTTtwwOY	127	AAssddTtwwOY
5	AAssDDTTwwOY	46	AAssddTtwwOY	87	AassDDTTtwwOY	128	AassDdTtwwOY
6	AassDDTTwwOY	47	AassDdTtwwOY	88	AaSsDDTTtwwOY	129	AassddTtwwOY
7	AaSsDDTTwwOY	48	AassddTtwwOY	89	aaSsDDTTtwwOY	130	AaSsDdTtwwOY
8	aaSsDDTTwwOY	49	AaSsDdTtwwOY	90	aassDDTTtwwOY	131	AaSsddTtwwOY
9	aassDDTTwwOY	50	AaSsddTtwwOY	91	AASSDdTTtwwOY	132	aaSsDdTtwwOY
10	AASSDdTTwwOY	51	aaSsDdTtwwOY	92	AASSddTTtwwOY	133	aaSsddTtwwOY
11	AASSddTTwwOY	52	aaSsddTtwwOY	93	AaSSDdTTtwwOY	134	aassDdTtwwOY
12	AaSSDdTTwwOY	53	aassDdTtwwOY	94	AaSSddTTtwwOY	135	aassddTtwwOY
13	AaSSddTTwwOY	54	aassddTtwwOY	95	aaSSDdTTtwwOY	136	AASSDDttwwOY
14	aaSSDdTTwwOY	55	AASSDDttwwOY	96	aaSSddTTtwwOY	137	AaSSDDttwwOY
15	aaSSddTTwwOY	56	AaSSDDttwwOY	97	AASsDdTTtwwOY	138	aaSSDDttwwOY
16	AASsDdTTwwOY	57	aaSSDDttwwOY	98	AASsddTTtwwOY	139	AASsDDttwwOY
17	AASsddTTwwOY	58	AASsDDttwwOY	99	AAssDdTTtwwOY	140	AAssDDttwwOY
18	AAssDdTTwwOY	59	AAssDDttwwOY	100	AAssddTTtwwOY	141	AassDDttwwOY
19	AAssddTTwwOY	60	AassDDttwwOY	101	AassDdTTtwwOY	142	AaSsDDttwwOY
20	AassDdTTwwOY	61	AaSsDDttwwOY	102	AassddTTtwwOY	143	aaSsDDttwwOY
21	AassddTTwwOY	62	aaSsDDttwwOY	103	AaSsDdTTtwwOY	144	aassDDttwwOY
22	AaSsDdTTwwOY	63	aassDDttwwOY	104	AaSsddTTtwwOY	145	AASSDdttwwOY
23	AaSsddTTwwOY	64	AASSDdttwwOY	105	aaSsDdTTtwwOY	146	AASSddttwwOY
24	aaSsDdTTwwOY	65	AASSddttwwOY	106	aaSsddTTtwwOY	147	AaSSDdttwwOY
25	aaSsddTTwwOY	66	AaSSDdttwwOY	107	aassDdTTtwwOY	148	AaSSddttwwOY
26	aassDdTTwwOY	67	AaSSddttwwOY	108	aassddTTtwwOY	149	aaSSDdttwwOY
27	aassddTTwwOY	68	aaSSDdttwwOY	109	AASSDDTtwwOY	150	aaSSddttwwOY
28	AASSDDTtwwOY	69	aaSSddttwwOY	110	AaSSDDTtwwOY	151	AASsDdttwwOY
29	AaSSDDTtwwOY	70	AASsDdttwwOY	111	aaSSDDTtwwOY	152	AASsddttwwOY
30	aaSSDDTtwwOY	71	AASsddttwwOY	112	AASsDDTtwwOY	153	AAssDdttwwOY
31	AASsDDTtwwOY	72	AAssDdttwwOY	113	AAssDDTtwwOY	154	AAssddttwwOY
32	AAssDDTtwwOY	73	AAssddttwwOY	114	AassDDTtwwOY	155	AassDdttwwOY
33	AassDDTtwwOY	74	AassDdttwwOY	115	AaSsDDTtwwOY	156	AassddttwwOY
34	AaSsDDTtwwOY	75	AassddttwwOY	116	aaSsDDTtwwOY	157	AaSsDdttwwOY
35	aaSsDDTtwwOY	76	AaSsDdttwwOY	117	aassDDTtwwOY	158	AaSsddttwwOY
36	aassDDTtwwOY	77	AaSsddttwwOY	118	AASSDdTtwwOY	159	aaSsDdttwwOY
37	AASSDdTtwwOY	78	aaSsDdttwwOY	119	AASSddTtwwOY	160	aaSsddttwwOY
38	AASSddTtwwOY	79	aaSsddttwwOY	120	AaSSDdTtwwOY	161	aassDdttwwOY
39	AaSSDdTtwwOY	80	aassDdttwwOY	121	AaSSddTtwwOY	162	aassddttwwOY
40	AaSSddTtwwOY	81	aassddttwwOY	122	aaSSDdTtwwOY		
41	aaSSDdTtwwOY	82	AASSDDTTtwwOY	123	aaSSddTtwwOY		

Таблица 11 – Полные генетические формулы окраса длинношерстных белых кошек *Felis catus* Поднепровья

1	AASSDDTTWWOO	41	aaSSDdTtWWOO	81	aassddttWWOO	121	AaSSddTtWWOo
2	AaSSDDTTWWOO	42	aaSSddTtWWOO	82	AASSDDTTWWOo	122	aaSSDdTtWWOo
3	aaSSDDTTWWOO	43	AASsDdTtWWOO	83	AaSSDDTTWWOo	123	aaSSddTtWWOo
4	AASsDDTTWWOO	44	AASsddTtWWOO	84	aaSSDDTTWWOo	124	AASsDdTtWWOo
5	AAssDDTTWWOO	45	AAssDdTtWWOO	85	AASsDDTTWWOo	125	AASsddTtWWOo
6	AassDDTTWWOO	46	AAssddTtWWOO	86	AAssDDTTWWOo	126	AAssDdTtWWOo
7	AaSsDDTTWWOO	47	AassDdTtWWOO	87	AassDDTTWWOo	127	AAssddTtWWOo
8	aaSsDDTTWWOO	48	AassddTtWWOO	88	AaSsDDTTWWOo	128	AassDdTtWWOo
9	aassDDTTWWOO	49	AaSsDdTtWWOO	89	aaSsDDTTWWOo	129	AassddTtWWOo
10	AASSDdTTWWOO	50	AaSsddTtWWOO	90	aassDDTTWWOo	130	AaSsDdTtWWOo
11	AASSddTTWWOO	51	aaSsDdTtWWOO	91	AASSDdTTWWOo	131	AaSsddTtWWOo
12	AaSSDdTTWWOO	52	aaSsddTtWWOO	92	AASSddTTWWOo	132	aaSsDdTtWWOo
13	AaSSddTTWWOO	53	aassDdTtWWOO	93	AaSSDdTTWWOo	133	aaSsddTtWWOo
14	aaSSDdTTWWOO	54	aassddTtWWOO	94	AaSSddTTWWOo	134	aassDdTtWWOo
15	aaSSddTTWWOO	55	AASSDDttWWOO	95	aaSSDdTTWWOo	135	aassddTtWWOo
16	AASsDdTTWWOO	56	AaSSDDttWWOO	96	aaSSddTTWWOo	136	AASSDDttWWOo
17	AASsddTTWWOO	57	aaSSDDttWWOO	97	AASsDdTTWWOo	137	AaSSDDttWWOo
18	AAssDdTTWWOO	58	AASsDDttWWOO	98	AASsddTTWWOo	138	aaSSDDttWWOo
19	AAssddTTWWOO	59	AAssDDttWWOO	99	AAssDdTTWWOo	139	AASsDDttWWOo
20	AassDdTTWWOO	60	AassDDttWWOO	100	AAssddTTWWOo	140	AAssDDttWWOo
21	AassddTTWWOO	61	AaSsDDttWWOO	101	AassDdTTWWOo	141	AassDDttWWOo
22	AaSsDdTTWWOO	62	aaSsDDttWWOO	102	AassddTTWWOo	142	AaSsDDttWWOo
23	AaSsddTTWWOO	63	aassDDttWWOO	103	AaSsDdTTWWOo	143	aaSsDDttWWOo
24	aaSsDdTTWWOO	64	AASSDdttWWOO	104	AaSsddTTWWOo	144	aassDDttWWOo
25	aaSsddTTWWOO	65	AASSddttWWOO	105	aaSsDdTTWWOo	145	AASSDdttWWOo
26	aassDdTTWWOO	66	AaSSDdttWWOO	106	aaSsddTTWWOo	146	AASSddttWWOo
27	aassddTTWWOO	67	AaSSddttWWOO	107	aassDdTTWWOo	147	AaSSDdttWWOo
28	AASSDDTtWWOO	68	aaSSDdttWWOO	108	aassddTTWWOo	148	AaSSddttWWOo
29	AaSSDDTtWWOO	69	aaSSdtttWWOO	109	AASSDDTtWWOo	149	aaSSDdttWWOo
30	aaSSDDTtWWOO	70	AASsDdttWWOO	110	AaSSDDTtWWOo	150	aaSSdtttWWOo
31	AASsDDTtWWOO	71	AASsddttWWOO	111	aaSSDDTtWWOo	151	AASsDdttWWOo
32	AAssDDTtWWOO	72	AAssDdttWWOO	112	AASsDDTtWWOo	152	AASsddttWWOo
33	AassDDTtWWOO	73	AAssddttWWOO	113	AAssDDTtWWOo	153	AAssDdttWWOo
34	AaSsDDTtWWOO	74	AassDdttWWOO	114	AassDDTtWWOo	154	AAssddttWWOo
35	aaSsDDTtWWOO	75	AassddttWWOO	115	AaSsDDTtWWOo	155	AassDdttWWOo
36	aassDDTtWWOO	76	AaSsDdttWWOO	116	aaSsDDTtWWOo	156	AassddttWWOo
37	AASSDdTtWWOO	77	AaSsddttWWOO	117	aassDDTtWWOo	157	AaSsDdttWWOo
38	AASSddTtWWOO	78	aaSsDdttWWOO	118	AASSDdTtWWOo	158	AaSsddttWWOo
39	AaSSDdTtWWOO	79	aaSsddttWWOO	119	AASSddTtWWOo	159	aaSsDdttWWOo
40	AaSSddTtWWOO	80	aassDdttWWOO	120	AaSSDdTtWWOo	160	aaSsddttWWOo

161 aassDdtTWoo	203 aaSSDdTtWWoo	245 AaSSDDTTWwOO	287 AASsddTtWwOO
162 aassddttWWoo	204 aaSSddTtWWoo	246 aaSSDDTTWwOO	288 AAssDdTtWwOO
163 AASSDDTTWwOO	205 AASsDdTtWWoo	247 AASsDDTTWwOO	289 AAssddTtWwOO
164 AaSSDDTTWwOO	206 AASsddTtWWoo	248 AAssDDTTWwOO	290 AassDdTtWwOO
165 aaSSDDTTWwOO	207 AAssDdTtWWoo	249 AassDDTTWwOO	291 AassddTtWwOO
166 AASsDDTTWwOO	208 AAssddTtWWoo	250 AaSsDDTTWwOO	292 AaSsDdTtWwOO
167 AAssDDTTWwOO	209 AassDdTtWWoo	251 aaSsDDTTWwOO	293 AaSsddTtWwOO
168 AassDDTTWwOO	210 AassddTtWWoo	252 aassDDTTWwOO	294 aaSsDdTtWwOO
169 AaSsDDTTWwOO	211 AaSsDdTtWWoo	253 AASSDdTTWwOO	295 aaSsddTtWwOO
170 aaSsDDTTWwOO	212 AaSsddTtWWoo	254 AASSddTTWwOO	296 aassDdTtWwOO
171 aassDDTTWwOO	213 aaSsDdTtWWoo	255 AaSSDdTTWwOO	297 aassddTtWwOO
172 AASSDdTTWwOO	214 aaSsddTtWWoo	256 AaSSddTTWwOO	298 AASSDDttWwOO
173 AASSddTTWwOO	215 aassDdTtWWoo	257 aaSSDdTTWwOO	299 AaSSDDttWwOO
174 AaSSDdTTWwOO	216 aassddTtWWoo	258 aaSSddTTWwOO	300 aaSSDDttWwOO
175 AaSSddTTWwOO	217 AASSDDttWWoo	259 AASsDdTTWwOO	301 AASsDDttWwOO
176 aaSSDdTTWwOO	218 AaSSDDttWWoo	260 AASsddTTWwOO	302 AAssDDttWwOO
177 aaSSddTTWwOO	219 aaSSDDttWWoo	261 AAssDdTTWwOO	303 AassDDttWwOO
178 AASsDdTTWwOO	220 AASsDDttWWoo	262 AAssddTTWwOO	304 AaSsDDttWwOO
179 AASsddTTWwOO	221 AAssDDttWWoo	263 AassDdTTWwOO	305 aaSsDDttWwOO
180 AAssDdTTWwOO	222 AassDDttWWoo	264 AassddTTWwOO	306 aassDDttWwOO
181 AAssddTTWwOO	223 AaSsDDttWWoo	265 AaSsDdTTWwOO	307 AASSDdtTWwOO
182 AassDdTTWwOO	224 aaSsDDttWWoo	266 AaSsddTTWwOO	308 AASSddttWwOO
183 AassddTTWwOO	225 aassDDttWWoo	267 aaSsDdTTWwOO	309 AaSSDdtTWwOO
184 AaSsDdTTWwOO	226 AASSDdtTWwOO	268 aaSsddTTWwOO	310 AaSSddttWwOO
185 AaSsddTTWwOO	227 AASSddttWWoo	269 aassDdTTWwOO	311 aaSSDdtTWwOO
186 aaSsDdTTWwOO	228 AaSSDdtTWwOO	270 aassddTTWwOO	312 aaSSddttWwOO
187 aaSsddTTWwOO	229 AaSSddttWWoo	271 AASSDDTtWwOO	313 AASsDdtTWwOO
188 aassDdTTWwOO	230 aaSSDdtTWwOO	272 AaSSDDTtWwOO	314 AASsddttWwOO
189 aassddTTWwOO	231 aaSSddttWWoo	273 aaSSDDTtWwOO	315 AAssDdtTWwOO
190 AASSDDTtWwOO	232 AASsDdtTWwOO	274 AASsDDTtWwOO	316 AAssddttWwOO
191 AaSSDDTtWwOO	233 AASsddttWWoo	275 AAssDDTtWwOO	317 AassDdtTWwOO
192 aaSSDDTtWwOO	234 AAssDdtTWwOO	276 AassDDTtWwOO	318 AassddttWwOO
193 AASsDDTtWwOO	235 AAssddttWWoo	277 AaSsDDTtWwOO	319 AaSsDdtTWwOO
194 AAssDDTtWwOO	236 AassDdtTWwOO	278 aaSsDDTtWwOO	320 AaSsddttWwOO
195 AassDDTtWwOO	237 AassddttWWoo	279 aassDDTtWwOO	321 aaSsDdtTWwOO
196 AaSsDDTtWwOO	238 AaSsDdtTWwOO	280 AASSDdTtWwOO	322 aaSsddttWwOO
197 aaSsDDTtWwOO	239 AaSsddttWWoo	281 AASSddTtWwOO	323 aassDdtTWwOO
198 aassDDTtWwOO	240 aaSsDdtTWwOO	282 AaSSDdTtWwOO	324 aassddttWwOO
199 AASSDdTtWwOO	241 aaSsddttWWoo	283 AaSSddTtWwOO	325 AASSDDTTWwOo
200 AASSddTtWwOO	242 aassDdtTWwOO	284 aaSSDdTtWwOO	326 AaSSDDTTWwOo
201 AaSSDdTtWwOO	243 aassddttWWoo	285 aaSSddTtWwOO	327 aaSSDDTTWwOo
202 AaSSddTtWwOO	244 AASSDDTTWwOO	286 AASsDdTtWwOO	328 AASsDDTTWwOo

329	AAssDDTTWwOo	370	AAssddTtWwOo	411	AassDDTTWwoo	452	AassDdTtWwoo
330	AassDDTTWwOo	371	AassDdTtWwOo	412	AaSsDDTTWwoo	453	AassddTtWwoo
331	AaSsDDTTWwOo	372	AassddTtWwOo	413	aaSsDDTTWwoo	454	AaSsDdTtWwoo
332	aaSsDDTTWwOo	373	AaSsDdTtWwOo	414	aassDDTTWwoo	455	AaSsddTtWwoo
333	aassDDTTWwOo	374	AaSsddTtWwOo	415	AASSDdTTWwoo	456	aaSsDdTtWwoo
334	AASSDdTTWwOo	375	aaSsDdTtWwOo	416	AASSddTTWwoo	457	aaSsddTtWwoo
335	AASSddTTWwOo	376	aaSsddTtWwOo	417	AaSSDdTTWwoo	458	aassDdTtWwoo
336	AaSSDdTTWwOo	377	aassDdTtWwOo	418	AaSSddTTWwoo	459	aassddTtWwoo
337	AaSSddTTWwOo	378	aassddTtWwOo	419	aaSSDdTTWwoo	460	AASSDdtTWwoo
338	aaSSDdTTWwOo	379	AASSDdtTWwOo	420	aaSSddTTWwoo	461	AaSSDdtTWwoo
339	aaSSddTTWwOo	380	AaSSDdtTWwOo	421	AASsDdTTWwoo	462	aaSSDdtTWwoo
340	AASsDdTTWwOo	381	aaSSDdtTWwOo	422	AASsddTTWwoo	463	AASsDDdtTWwoo
341	AASsddTTWwOo	382	AASsDDdtTWwOo	423	AAssDdTTWwoo	464	AAssDDdtTWwoo
342	AAssDdTTWwOo	383	AAssDDdtTWwOo	424	AAssddTTWwoo	465	AassDDdtTWwoo
343	AAssddTTWwOo	384	AassDDdtTWwOo	425	AassDdTTWwoo	466	AaSsDDdtTWwoo
344	AassDdTTWwOo	385	AaSsDDdtTWwOo	426	AassddTTWwoo	467	aaSsDDdtTWwoo
345	AassddTTWwOo	386	aaSsDDdtTWwOo	427	AaSsDdTTWwoo	468	aassDDdtTWwoo
346	AaSsDdTTWwOo	387	aassDDdtTWwOo	428	AaSsddTTWwoo	469	AASSDdttWwoo
347	AaSsddTTWwOo	388	AASSDdttWwOo	429	aaSsDdTTWwoo	470	AASSdttWwoo
348	aaSsDdTTWwOo	389	AASSdttWwOo	430	aaSsddTTWwoo	471	AaSSDdttWwoo
349	aaSsddTTWwOo	390	AaSSDdttWwOo	431	aassDdTTWwoo	472	AaSSdttWwoo
350	aassDdTTWwOo	391	AaSSdttWwOo	432	aassddTTWwoo	473	aaSSDdttWwoo
351	aassddTTWwOo	392	aaSSdttWwOo	433	AASSDDTtWwoo	474	aaSSdttWwoo
352	AASSDDTtWwOo	393	aaSSdttWwOo	434	AaSSDDTtWwoo	475	AASsDdttWwoo
353	AaSSDDTtWwOo	394	AASsDdttWwOo	435	aaSSDDTtWwoo	476	AASsddttWwoo
354	aaSSDDTtWwOo	395	AASsddttWwOo	436	AASsDDTtWwoo	477	AAssDdttWwoo
355	AASsDDTtWwOo	396	AAssDdttWwOo	437	AAssDDTtWwoo	478	AAssdttWwoo
356	AAssDDTtWwOo	397	AAssdttWwOo	438	AassDDTtWwoo	479	AassDdttWwoo
357	AassDDTtWwOo	398	AassdttWwOo	439	AaSsDDTtWwoo	480	AassdttWwoo
358	AaSsDDTtWwOo	399	AassdttWwOo	440	aaSsDDTtWwoo	481	AaSsDdttWwoo
359	aaSsDDTtWwOo	400	AaSsDdttWwOo	441	aassDDTtWwoo	482	AaSsddttWwoo
360	aassDDTtWwOo	401	AaSsddttWwOo	442	AASSDdTtWwoo	483	aaSsDdttWwoo
361	AASSDdTtWwOo	402	aaSsDdttWwOo	443	AASSddTtWwoo	484	aaSsddttWwoo
362	AASSddTtWwOo	403	aaSsddttWwOo	444	AaSSDdTtWwoo	485	aassDdttWwoo
363	AaSSDdTtWwOo	404	aassDdttWwOo	445	AaSSddTtWwoo	486	aassdttWwoo
364	AaSSddTtWwOo	405	aassdttWwOo	446	aaSSDdTtWwoo		
365	aaSSDdTtWwOo	406	AASSDDTTWwoo	447	aaSSddTtWwoo		
366	aaSSddTtWwOo	407	AaSSDDTTWwoo	448	AASsDdTtWwoo		
367	AASsDdTtWwOo	408	aaSSDDTTWwoo	449	AASsddTtWwoo		
368	AASsddTtWwOo	409	AASsDDTTWwoo	450	AAssDdTtWwoo		
369	AAssDdTtWwOo	410	AAssDDTTWwoo	451	AAssddTtWwoo		

Таблица 12 – Полные генетические формулы окраса длинношерстных белых котов *Felis catus* Поднепровья

1	AASSDDTTWwoY	41	aaSSDdTtWwoY	81	aassdttWwoY	121	AaSSddTtWwoY
2	AaSSDDTTWwoY	42	aaSSddTtWwoY	82	AASSDDTTWwoY	122	aaSSDdTtWwoY
3	aaSSDDTTWwoY	43	AASsDdTtWwoY	83	AaSSDDTTWwoY	123	aaSSddTtWwoY
4	AASsDDTTWwoY	44	AASsddTtWwoY	84	aaSSDDTTWwoY	124	AASsDdTtWwoY
5	AAssDDTTWwoY	45	AAssDdTtWwoY	85	AASsDDTTWwoY	125	AASsddTtWwoY
6	AassDDTTWwoY	46	AAssddTtWwoY	86	AAssDDTTWwoY	126	AAssDdTtWwoY
7	AaSsDDTTWwoY	47	AassDdTtWwoY	87	AassDDTTWwoY	127	AAssddTtWwoY
8	aaSsDDTTWwoY	48	AassddTtWwoY	88	AaSsDDTTWwoY	128	AassDdTtWwoY
9	aassDDTTWwoY	49	AaSsDdTtWwoY	89	aaSsDDTTWwoY	129	AassddTtWwoY
10	AASSDdTTWwoY	50	AaSsddTtWwoY	90	aassDDTTWwoY	130	AaSsDdTtWwoY
11	AASSddTTWwoY	51	aaSsDdTtWwoY	91	AASSDdTTWwoY	131	AaSsddTtWwoY
12	AaSSDdTTWwoY	52	aaSsddTtWwoY	92	AASSddTTWwoY	132	aaSsDdTtWwoY
13	AaSSddTTWwoY	53	aassDdTtWwoY	93	AaSSDdTTWwoY	133	aaSsddTtWwoY
14	aaSSDdTTWwoY	54	aassddTtWwoY	94	AaSSddTTWwoY	134	aassDdTtWwoY
15	aaSSddTTWwoY	55	AASSDDttWwoY	95	aaSSDdTTWwoY	135	aassddTtWwoY
16	AASsDdTTWwoY	56	AaSSDDttWwoY	96	aaSSddTTWwoY	136	AASSDDttWwoY
17	AASsddTTWwoY	57	aaSSDDttWwoY	97	AASsDdTTWwoY	137	AaSSDDttWwoY
18	AAssDdTTWwoY	58	AASsDDttWwoY	98	AASsddTTWwoY	138	aaSSDDttWwoY
19	AAssddTTWwoY	59	AAssDDttWwoY	99	AAssDdTTWwoY	139	AASsDDttWwoY
20	AassDdTTWwoY	60	AassDDttWwoY	100	AAssddTTWwoY	140	AAssDDttWwoY
21	AassddTTWwoY	61	AaSsDDttWwoY	101	AassDdTTWwoY	141	AassDDttWwoY
22	AaSsDdTTWwoY	62	aaSsDDttWwoY	102	AassddTTWwoY	142	AaSsDDttWwoY
23	AaSsddTTWwoY	63	aassDDttWwoY	103	AaSsDdTTWwoY	143	aaSsDDttWwoY
24	aaSsDdTTWwoY	64	AASSDdttWwoY	104	AaSsddTTWwoY	144	aassDDttWwoY
25	aaSsddTTWwoY	65	AASSddttWwoY	105	aaSsDdTTWwoY	145	AASSDdttWwoY
26	aassDdTTWwoY	66	AaSSDdttWwoY	106	aaSsddTTWwoY	146	AASSddttWwoY
27	aassddTTWwoY	67	AaSSddttWwoY	107	aassDdTTWwoY	147	AaSSDdttWwoY
28	AASSDDTtWwoY	68	aaSSDdttWwoY	108	aassddTTWwoY	148	AaSSddttWwoY
29	AaSSDDTtWwoY	69	aaSSddttWwoY	109	AASSDDTtWwoY	149	aaSSDdttWwoY
30	aaSSDDTtWwoY	70	AASsDdttWwoY	110	AaSSDDTtWwoY	150	aaSSddttWwoY
31	AASsDDTtWwoY	71	AASsddttWwoY	111	aaSSDDTtWwoY	151	AASsDdttWwoY
32	AAssDDTtWwoY	72	AAssDdttWwoY	112	AASsDDTtWwoY	152	AASsddttWwoY
33	AassDDTtWwoY	73	AAssddttWwoY	113	AAssDDTtWwoY	153	AAssDdttWwoY
34	AaSsDDTtWwoY	74	AassDdttWwoY	114	AassDDTtWwoY	154	AAssddttWwoY
35	aaSsDDTtWwoY	75	AassddttWwoY	115	AaSsDDTtWwoY	155	AassDdttWwoY
36	aassDDTtWwoY	76	AaSsDdttWwoY	116	aaSsDDTtWwoY	156	AassddttWwoY
37	AASSDdTtWwoY	77	AaSsddttWwoY	117	aassDDTtWwoY	157	AaSsDdttWwoY
38	AASSddTtWwoY	78	aaSsDdttWwoY	118	AASSDdTtWwoY	158	AaSsddttWwoY
39	AaSSDdTtWwoY	79	aaSsddttWwoY	119	AASSddTtWwoY	159	aaSsDdttWwoY
40	AaSSddTtWwoY	80	aassDdttWwoY	120	AaSSDdTtWwoY	160	aaSsddttWwoY

161 aassDdtTWWoY	203 aaSSDdTtWwOY	245 AaSSDDTTWwoY	287 AASsddTtWwoY
162 aassddttWWoY	204 aaSSddTtWwOY	246 aaSSDDTTWwoY	288 AAssDdTtWwoY
163 AASSDDTTWwOY	205 AASsDdTtWwOY	247 AASsDDTTWwoY	289 AAssddTtWwoY
164 AaSSDDTTWwOY	206 AASsddTtWwOY	248 AAssDDTTWwoY	290 AassDdTtWwoY
165 aaSSDDTTWwOY	207 AAssDdTtWwOY	249 AassDDTTWwoY	291 AassddTtWwoY
166 AASsDDTTWwOY	208 AAssddTtWwOY	250 AaSsDDTTWwoY	292 AaSsDdTtWwoY
167 AAssDDTTWwOY	209 AassDdTtWwOY	251 aaSsDDTTWwoY	293 AaSsddTtWwoY
168 AassDDTTWwOY	210 AassddTtWwOY	252 aassDDTTWwoY	294 aaSsDdTtWwoY
169 AaSsDDTTWwOY	211 AaSsDdTtWwOY	253 AASSDdTtWwoY	295 aaSsddTtWwoY
170 aaSsDDTTWwOY	212 AaSsddTtWwOY	254 AASSddTTWwoY	296 aassDdTtWwoY
171 aassDDTTWwOY	213 aaSsDdTtWwOY	255 AaSSDdTtWwoY	297 aassddTtWwoY
172 AASSDdTtWwOY	214 aaSsddTtWwOY	256 AaSSddTTWwoY	298 AASSDDttWwoY
173 AASSddTTWwOY	215 aassDdTtWwOY	257 aaSSDdTtWwoY	299 AaSSDDttWwoY
174 AaSSDdTtWwOY	216 aassddTtWwOY	258 aaSSddTTWwoY	300 aaSSDDttWwoY
175 AaSSddTTWwOY	217 AASSDDttWwOY	259 AASsDdTtWwoY	301 AASsDDttWwoY
176 aaSSDdTtWwOY	218 AaSSDDttWwOY	260 AASsddTTWwoY	302 AAssDDttWwoY
177 aaSSddTTWwOY	219 aaSSDDttWwOY	261 AAssDdTtWwoY	303 AassDDttWwoY
178 AASsDdTtWwOY	220 AASsDDttWwOY	262 AAssddTTWwoY	304 AaSsDDttWwoY
179 AASsddTTWwOY	221 AAssDDttWwOY	263 AassDdTtWwoY	305 aaSsDDttWwoY
180 AAssDdTtWwOY	222 AassDDttWwOY	264 AassddTTWwoY	306 aassDDttWwoY
181 AAssddTTWwOY	223 AaSsDDttWwOY	265 AaSsDdTtWwoY	307 AASSDdttWwoY
182 AassDdTtWwOY	224 aaSsDDttWwOY	266 AaSsddTTWwoY	308 AASSddttWwoY
183 AassddTTWwOY	225 aassDDttWwOY	267 aaSsDdTtWwoY	309 AaSSDdttWwoY
184 AaSsDdTtWwOY	226 AASSDdttWwOY	268 aaSsddTTWwoY	310 AaSSdttWwoY
185 AaSsddTTWwOY	227 AASSddttWwOY	269 aassDdTtWwoY	311 aaSSDdttWwoY
186 aaSsDdTtWwOY	228 AaSSDdttWwOY	270 aassddTTWwoY	312 aaSSddttWwoY
187 aaSsddTTWwOY	229 AaSSddttWwOY	271 AASSDDTtWwoY	313 AASsDdttWwoY
188 aassDdTtWwOY	230 aaSSDdttWwOY	272 AaSSDDTtWwoY	314 AASsddttWwoY
189 aassddTTWwOY	231 aaSSdttWwOY	273 aaSSDDTtWwoY	315 AAssDdttWwoY
190 AASSDDTtWwOY	232 AASsDdttWwOY	274 AASsDDTtWwoY	316 AAssdttWwoY
191 AaSSDDTtWwOY	233 AASsddttWwOY	275 AAssDDTtWwoY	317 AassDdttWwoY
192 aaSSDDTtWwOY	234 AAssDdttWwOY	276 AassDDTtWwoY	318 AassddttWwoY
193 AASsDDTtWwOY	235 AAssdttWwOY	277 AaSsDDTtWwoY	319 AaSsDdttWwoY
194 AAssDDTtWwOY	236 AassDdttWwOY	278 aaSsDDTtWwoY	320 AaSsddttWwoY
195 AassDDTtWwOY	237 AassdttWwOY	279 aassDDTtWwoY	321 aaSsDdttWwoY
196 AaSsDDTtWwOY	238 AaSsDdttWwOY	280 AASSDdTtWwoY	322 aaSsddttWwoY
197 aaSsDDTtWwOY	239 AaSsddttWwOY	281 AASSddTtWwoY	323 aassDdttWwoY
198 aassDDTtWwOY	240 aaSsDdttWwOY	282 AaSSDdTtWwoY	324 aassddttWwoY
199 AASSDdTtWwOY	241 aaSsddttWwOY	283 AaSSddTtWwoY	
200 AASSddTtWwOY	242 aassDdttWwOY	284 aaSSDdTtWwoY	
201 AaSSDdTtWwOY	243 aassddttWwOY	285 aaSSddTtWwoY	
202 AaSSddTtWwOY	244 AASSDDTTWwoY	286 AASsDdTtWwoY	

Наличие большего числа возможных генотипов для кошек вызвано тем, что особи женского пола по гену Orange могут иметь три генотипа (**OO, Oo, oo**), в то время как особи мужского, только два (**OY, oY**).

В вышеприведенных таблицах (табл. 9-12) представлены все возможные генотипы для длинношерстных кошек Поднепровья. Но для полного обозначения генотипов к каждой из 1215 формул необходимо добавить символ **П**, который для удобства и краткости был опущен.

Количество возможных генотипов для короткошерстных кошек будет в два раза больше, чем для длинношерстных и составит 2430. Это связано с тем, что у особей с короткой шерстью возможно два генотипа по гену Long hair – **LL** и **Ll**. Полные формулы для генотипов короткошерстных кошек в основной части будут совпадать с приведенными выше в таблицах 9-12, но к каждому из 1215 надо добавить **LL**, и еще к 1215 – **Ll**. Таким образом, общее количество полных генотипов для кошек Поднепровья составит 3645.

Приведенный перечень полных генотипов позволяет составлять справочные таблицы для любых типов скрещивания с целью получения потомков с нужными окрасами.

В ряде случаев недостающую информацию о генотипе животного мы можем получить, зная внешний облик родителей. Если **мать описываемой нами черепаховой кошки** была короткошерстной агути с **мраморным рисунком (рис. 12)**, а отец длинношерстным кремовым и **мраморным**, то аллельное состояние локусов **L** и **T** у нашей 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.

V. СОСТАВЛЕНИЕ СПРАВОЧНЫХ ТАБЛИЦ СКРЕЩИВАНИЙ

В процессе составления справочных таблиц первым делом необходимо определить генотипы родителей (так, как это было сделано выше в главе IV). Затем полученные данные вносят в таблицу. За основу любой справочной таблицы взята хорошо нам знакомая решетка Пеннета. К примеру, нам нужно составить таблицу скрещивания черепаховой кошки с генотипом (**aa, Oo, ss, ww, dd, Ll**) с котом, имеющим следующий генотип: **aa, oY, ss, ww, Dd, 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 гена, состояние которого нам неизвестно – **T** – то им в этом конкретном случае также можно пренебречь, поскольку от двух особей без агутти-фактора тэбби 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 прочитать окрас (табл. 13).

Таблица 13. 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
	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
	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.14).

Таблица 14. Справочная таблица, характеризующая распределение окрасов в потомстве от скрещивания белой голубоглазой 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 (А-) котят к черным (аа) 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** x ♂ **Aa ww oY**, что позволяет правильно расписать гаметы родителей и генотипы потомков в справочной таблице, построенной на основе решетки Пеннета (табл. 14).

Подводя итог, следует еще раз отметить, что в подготовленном нами справочном пособии дана характеристика генов контролирующих окрас и структуру меха у кошек *Felis catus* обитающих в естественных популяциях Поднепровья. Приведены генетические формулы для всех окрасов кошек данного региона. На конкретном материале показаны способы и приведены примеры составления справочных таблиц скрещиваний на основе решеток Пеннета, позволяющие определять генотипы всех возможных потомков.

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 *тирозиназы* (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.).

Аутбридинг (англ. *out* - вне, *breeding* – разведение) – скрещивание или система скрещиваний неродственных форм одного вида. При этом могут скрещиваться организмы, принадлежащие как к одной и той же породе (внутрипородное скрещивание), так и к разным (межпородные скрещивания). При скрещивании неродственных особей вредные рецессивные мутации переходят в гетерозиготное состояние и гибриды первого поколения часто оказываются более жизнеспособными и устойчивыми к заболеваниям, чем родители, и имеют повышенную плодовитость. С помощью аутбридинга комбинируют различные ценные признаки при создании новой породы животных.

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

В

Вибриссы (от лат. *vibrate* – дрожать) – в просторечии – усы на мордочке кошки. Растут по одному, рядами на верхней раздвоенной губе, а также над глазами и на щеках. Относятся к органам осязания, к ним подходит огромное количество нервных окончаний.

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 X-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

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

Дикий тип окраса – 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 аберрации (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

Инбридинг (англ. *in* - внутри, *breeding* - разведение) – инбридинг, инцухт. Близкородственное скрещивание - скрещивание особей в искусственных условиях (например, в сельскохозяйственной практике), находящихся в более близком родстве, чем это имеет место при случайном скрещивании. **И.** наиболее часто связан со скрещиванием особей, являющихся потомками одной пары родителей (сибсы) или имеющих одного общего родителя (полусибсы) (тесный **И.**).

Инверсия – тип хромосомной перестройки, заключающийся в развороте участка хроматиды между двумя разрывами на 180° , при этом центромера может захватываться (перичентрическая **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

Макрель – обозначение тигрового окраса в английской и американской фелинологической литературе по аналогии с полосатой окраской макрели (скумбрии).

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 редуцированных 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

Окрас – термин, характеризующий, тон, рисунок и цвет шерсти (иногда глаз) кошки, который обусловлен определенным набором генов.

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. Йоганзенем 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 и рыжем (красном) окрасах.

Расщепление – появление в потомстве особей (клеток) разного генотипа, обусловленное генотипическим различием 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 (от лат. *recessus*- отступление, удаление) – 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 X- 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 *c* (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.

Торби (англ. сокращение *tortie-tabby*) – черепаховые кошки характеризующиеся мозаичным рыже-серым пятнистым окрасом с рисунком *тэбби* (см).

Торти (англ. *tortie* – черепаховый)– черепаховые кошки, характеризующиеся чередующимися пятнами черного и рыжего цвета на шерсти.

Тэбби (англ. *tabby* – муар, рисунок из полос и пятен) – название группы окрасов кошек, имеющих характерный рисунок из полос и пятен на морде, корпусе, конечностях и хвосте (классифицируются на тигровый – *maskered*, пятнистый – *spotted*, мраморный – *blotched*).

Траскрипция – 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 аминокислотирования 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.** Кошки и гены / П.М. Бородин. – Москва: Зоосалон, 1995. – 144 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. **Гончаренко, Г.Г.** Генетика. Анализ наследственных закономерностей на генах меха кошек *Felis catus* / Г.Г. Гончаренко, С.А. Зятыков. – УО «ГГУ им. Ф. Скорины». – Гомель, 2007. – 108 с.
4. **О'Брайен, С.** Генетика кошки / С. О'Брайен, Р. Робинсон, А.С. Графодатский, А.В. Таранин. – Новосибирск: Наука, 1993. – 212 с.
5. **Шустрова, 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. **Fyfe, J.C.** Glycogen storage disease Type IV: Inherited deficiency of branching enzyme activity in cats / J.C. Fyfe, U. Giger, T. Winkle, M.E. Haskins, S.A. Steinberg, P. Wang, D.F. Patterson // Ped. Res., 1992. – 32. – P.719–725.
9. **Gilbert, D.A.** Chromosomal mapping of lysosomal enzyme structural genes in the domestic cat / D.A. Gilbert, J.S. O'Brien, S.J. O'Brien, 1988. – Genomics. – 2. – P.329–336.
10. **Jackson, C.E.** Feline arylsulfatase B (ARSB): Isolation and expression of the cDNA, comparison with human ARSB and gene localization to feline

chromosome A1 / C.E. Jackson, N. Yuhki, R.J. Desnick, M.E. Haskins, S.J. O'Brien, E.H. Schuchman // *Genomics*, 1992. – 14. – P. 403–411.

11. 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

12. 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.

13. Nicholas, F.W. Mendelian inheritance in animals (MIA) / F.W. Nicholas, S.C. Brown, P.R.L. Tissier // Sydney: Department of Animal Science, University of Sydney, 1998.

14. 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.

15. Robinson, R. Genetics for Cat Breeders / R. Robinson. – London: Pergamon Press, 1979. – 202 p.

16. Searle, A. G. Comparative genetics of coat color in mammals / A. G. Searle. – London: New York: Logos press, Academic press, 1968.

17. Thibos, L.N. Ocular pigmentation in white and Siamese cats / L.N. Thibos, W.R. Levick, R. Morstyn // *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.*, 1980. – Vol. 19. – № 5. – P. 475-486.

18. Vařejčko, J. Atlas plemen koček / J. Vařejčko. – Praha: Státní zemědělské nakladatelství, 1984. – 176 s.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
I. Происхождение кошек <i>Felis catus</i>	5
II. Пигментогенез и характер наследования мутантных генов окраски и структуры меха.....	9
Пигментогенез.....	9
Гены, контролирующие окрас и структуру меха у кошек.....	10
III. Законы Менделя при моно- и дигибридном скрещивании кошек <i>Felis catus</i>	25
Генетическая символика.....	25
Моногибридное скрещивание.....	26
Дигибридное скрещивание.....	31
IV. Составление генетических формул окраса кошек <i>Felis catus</i>	34
Поднепровья	
V. Составление справочных таблиц скрещиваний.....	44
Глоссарий	47
Литература	55

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

ГОНЧАРЕНКО Григорий Григорьевич
ЗЯТЬКОВ Сергей Александрович
ЛЫСЕНКО Анастасия Николаевна

**ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ФОРМУЛЫ ОКРАСА И
СПРАВОЧНЫЕ ТАБЛИЦЫ СКРЕЩИВАНИЙ ДЛЯ
КОШЕК *FELIS CATUS* ПОДНЕПРОВЬЯ**

**СПРАВОЧНОЕ ПОСОБИЕ
(ПРЕПРИНТ)**



В авторской редакции

Подписано в печать 12.10.2008 Бумага офсетная
Формат 60x84¹/₁₆. Гарнитура Таймс. Ризография.

Усл. п. л. 3,9. Уч.-изд. л. 3,1. Тираж 50 экз.

Заказ № 3 р

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

