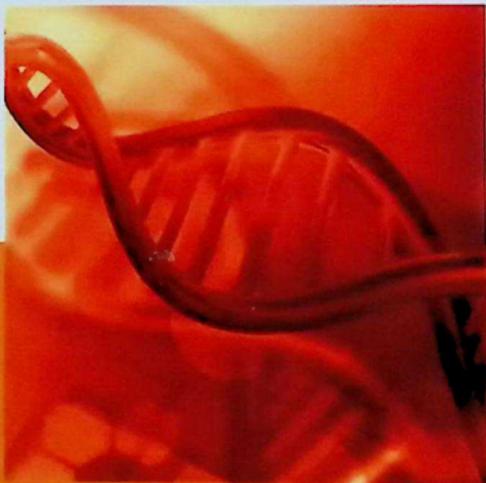


ВЫСШЕЕ ОБРАЗОВАНИЕ

ПРАКТИКУМ ПО ГЕНЕТИКЕ

Е. П. Карманова
А. Е. Болгов
В. И. Митютько



E.LANBOOK.COM

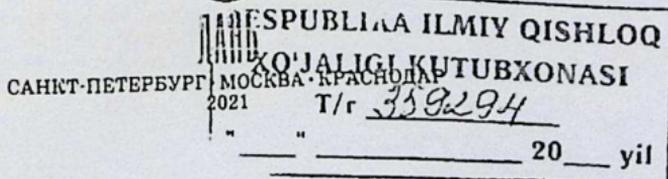
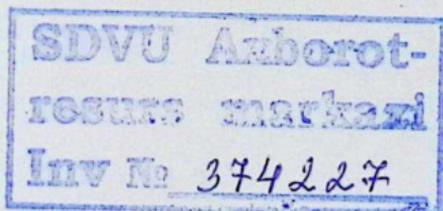
Е. П. КАРМАНОВА,
А. Е. БОЛГОВ,
В. И. МИТЮТЬКО

575
К 24

ПРАКТИКУМ ПО ГЕНЕТИКЕ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

Издание второе, стереотипное



УДК 575
ББК 28.04я73

К 24 Карманова Е. П. Практикум по генетике : учебное пособие для вузов / Е. П. Карманова, А. Е. Волгов, В. И. Митютько. — 2-е изд., стер. — Санкт-Петербург : Лань, 2021. — 228 с. : ил. — Текст : непосредственный.

ISBN 978-5-8114-7823-1

Книга предназначена для использования в качестве учебного пособия для лабораторных, практических занятий и для самостоятельной работы по генетике. Рассматриваются главные проблемы и разделы современной генетики, результаты исследований по частной генетике животных и растений, картированию генов, популяционной генетике, иммуногенетике. По отдельным темам и разделам курса генетики дан краткий теоретический обзор и предложены задания. Представлены 302 задачи с использованием организмов разных видов. При составлении задач использовалось оригинальное обозначение генов, принятое в генетической литературе. Разнообразие задач даст возможность обеспечить каждого студента индивидуальным заданием.

Пособие предназначено для студентов, обучающихся по направлениям подготовки «Зоотехния», «Агрономия», «Водные биоресурсы и аквакультура», «Биология», специальности «Ветеринария», преподавателей вузов, учителей биологии средних школ, колледжей, гимназий.

УДК 575
ББК 28.04я73

Рецензенты:

Т. О. ВОЛКОВА — доктор биологических наук, профессор, директор Института высоких биомедицинских технологий Петрозаводского государственного университета;

П. Н. ПРОХОРЕНКО — академик РАН, зав. отделом генетики и разведения крупного рогатого скота ВНИИГРЖ, заслуженный деятель науки РФ.

Обложка
П. И. ПОЛЯКОВА

- © Издательство «Лань», 2021
© Коллектив авторов, 2021
© Издательство «Лань»,
художественное оформление, 2021

W

ВВЕДЕНИЕ

Настоящее учебное пособие разработано в соответствии с требованиями Государственного образовательного стандарта высшего профессионального образования и учебной программы дисциплин «Генетика и биометрия», «Генетика и селекция», «Генетика и эволюция» по направлениям подготовки 36.03.02 — «Зоотехния», 35.03.04 — «Агрономия», 36.05.01 — «Ветеринария», 35.03.08 — «Водные биоресурсы и аквакультура», 06.03.01 — «Биология».

Структура книги учитывает особенности учебного процесса при изучении генетики: выполнению студентами лабораторных и практических занятий должна предшествовать теоретическая подготовка. Поэтому по отдельным разделам курса генетики дано краткое теоретическое обоснование темы и предложены задания для самостоятельного выполнения.

Учебное пособие состоит из 7 глав. Первая глава посвящена цитологическим основам наследственности. Во второй рассматриваются закономерности наследования при половом размножении. В третьей главе представлена хромосомная теория наследственности. В четвертой изложены молекулярные основы наследственности. Пятая глава посвящена рассмотрению вопросов изменчивости, шестая содержит материалы по генетике популяций. В седьмой главе рассматриваются вопросы иммуногенетики и биохимического полиморфизма.

Основное внимание в учебном пособии сконцентрировано на важнейших проблемах генетики, без знания которых сложно осваивать всю дисциплину. При подготовке практикума использованы результаты исследований по частной генетике животных и растений, учтены достижения по картированию генов.

Авторы стремились к тому, чтобы разработанные темы и задания по генетике содержали проблемные ситуации, способствовали активизации творческой деятельности студентов, приобретению теоретических и практических знаний и навыков в решении конкретных задач при разведении растений и животных как на уровне отдельных

особей, так и на уровне популяций, более глубокому освоению ими этой сложной дисциплины.

Генетические задачи составлены таким образом, чтобы иметь познавательную привлекательность, вызвать интерес студентов и желание самостоятельно их решать. Предложены задачи с использованием животных разных видов (крупный рогатый скот, свиньи, овцы, птицы, собаки, большинство видов зверей и рыб), растений и человека. При составлении задач использовалось оригинальное обозначение генов, принятое в генетической литературе. В каждой главе представлено не менее 30–40 задач. Пользование практикумом может облегчить преподавателю контроль и быструю проверку знаний студентов и их умения решать генетические задачи.

Предлагаемый «Практикум по генетике» обеспечит студентов достаточным учебным материалом для изучения основных разделов генетики. В то же время мы уверены в том, что для обеспечения полноты знаний студентов работа над созданием новых учебных материалов по генетике должна быть продолжена.

ГЛАВА 1

ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

КЛЕТКА И ЕЕ ОРГАНОИДЫ

Все организмы в живой природе подразделяются на два типа: эукариоты — имеющие настоящее ядро, и прокариоты, у которых отсутствует четкое выделение ядра. К первым относятся все организмы, за исключением бактерий и архей.

Наиболее сложная организация свойственна эукариотическим клеткам. Главная особенность эукариот — наличие настоящего ядра, имеющего оболочку, сходную с мембраной самой клетки. Форма, размеры таких клеток зависят от того, является ли организм одноклеточным или многоклеточным. Размеры клеток у животных в большинстве случаев колеблются от 0,5 до 20 мкм, за исключением женских половых клеток. Жидкая часть цитоплазмы — гиалоплазма, вязкость которой может меняться. Основная функция цитоплазмы проявляется в том, что это внутренняя среда клетки, в которой располагаются мембранные системы, органоиды и включения.

Клетка имеет двойную мембрану. Внутренняя образует многочисленные разветвления — эндоплазматическую сеть. В настоящее время принята модель мозаичного строения мембраны. Биологическая мембрана образована фосфолипидами, в которые на разную глубину с наружной и внутренней стороны погружены многочисленные и разнообразные молекулы белка. Цитоплазматическая мембрана выполняет защитную функцию, ограничивает содержимое цитоплазмы от внешней среды. Это полупроницаемая структура, так как в ней имеются поры. Через мембрану в клетку поступают питательные вещества и выделяются продукты жизнедеятельности. Цитоплазматическая мембрана обеспечивает связь между клетками в тканях за счет образования складок и выростов, а также вследствие выделения клетками особого вещества, заполняющего межклеточное пространство.

Эндоплазматическая сеть (ЭПС) представляет собой разветвленную сеть каналов и полостей в цитоплазме клетки, образованную мембранами. Различают два типа

эндоплазматической сети: гладкая (агранулярная) — на ней происходит синтез жиров и углеводов и шероховатая (гранулярная) — здесь синтезируются белки, так как на ней находятся рибосомы.

Комплекс Гольджи обнаружен во всех клетках, кроме эритроцитов и сперматозоидов, и представляет собой систему мембран, образующих пакеты уплощенных цистерн, мелкие пузырьки, локализующиеся рядом с ядром. Основная функция — упаковка и удаление из клеток белков, полисахаридов и других синтезированных веществ.

Митохондрии имеют различную форму: сферическую, овальную, цилиндрическую. Размеры их составляют 0,2–1,0 мкм в диаметре и до 10 мкм в длину. Количество митохондрий в разных тканях неодинаково и зависит от функциональной активности клеток. Внутренняя мембрана имеет выросты, впячивания — кристы. На мембранах крист располагаются многочисленные ферменты, участвующие в синтезе универсального источника энергии — АТФ. Поэтому митохондрии называют энергетическими (силовыми) станциями клетки. В матриксе имеются рибосомы и кольцевая молекула ДНК. Поэтому они способны к самовоспроизведению и обуславливают цитоплазматическую наследственность.

Рибосомы — это сферические частицы диаметром 15–35 нанометров (нм), состоящие из двух субъединиц (микро- и макрочастицы). Мембраны не имеют, содержат примерно равное количество белков и р-РНК (рибосомная РНК). Субъединицы рибосом образуются в ядрышках. В цитоплазме рибосомы могут располагаться свободно или быть прикрепленными к наружной поверхности мембран гранулярной эндоплазматической сети. В зависимости от типа синтезируемого белка рибосомы могут «работать» поодиночке или объединяться в комплексы — полирибосомы.

Функция рибосом — синтез белка. Антибиотики нарушают функции рибосом.

Лизосомы — небольшие овальные тельца, диаметром около 0,4 мкм, окруженные мембраной. В них находится более 30 гидролитических ферментов, способных расщеплять большие молекулы на более мелкие составляющие части, которые затем могут окисляться ферментами ми-

тохондрий. Образуются лизосомы из структур комплекса Гольджи или из эндоплазматической сети. Выполняют пищеварительную и защитную функции.

Клеточный центр находится вблизи ядра и состоит из двух телец цилиндрической формы — центриолей, размером $0,15 \times 0,5$ мкм. Стенка центриоли состоит из девяти групп микротрубочек. Центриоли — самовоспроизводящиеся структуры, содержащие белок, немного ДНК и РНК, играют важную роль в делении клетки. В начале деления клетки центриоли отходят друг от друга к противоположным полюсам, и между ними образуется веретено деления. Имеются только в клетках животных.

Пластиды — особые органоиды растительных клеток, в которых осуществляется синтез различных веществ и, в первую очередь, фотосинтез.

Снаружи хлоропласты ограничены двумя мембранами. Внутренняя мембрана образует выпячивания в виде плоских мешочков, сложенных наподобие столбика монет и образующих грани. В матриксе имеются рибосомы и кольцевая молекула ДНК. Способность пластид к делению обеспечивает их непрерывность в ряду клеточных поколений. У большинства растений пластиды передаются по материнской линии и обеспечивают цитоплазматическую наследственность.

Важнейшей структурой клетки является ядро. Ему принадлежит главная роль в сохранении, передаче и реализации наследственной информации. Ядро отграничено от цитоплазмы ядерной мембраной, через ядерную оболочку проходят метаболиты и другие вещества, некоторые из них связаны с активностью генов и синтезом белка. Ядерная мембрана состоит из двух слоев. Оба слоя состоят из нерастворимых белков. На внешней поверхности ядерной мембраны также находятся рибосомы.

В ядре видны одно или несколько ядрышек. **Ядрышко** не имеет мембраны, представляет собой плотное округлое тельце, образующееся в области вторичных перетяжек некоторых хромосом, в которых закодирована структура р-РНК. Этот участок хромосомы носит название **ядрышкового организатора (ЯО)**, и на нем происходит синтез р-РНК. Кроме накопления р-РНК в ядрышке формируются субъединицы рибосом, которые затем перемещаются

в цитоплазму. Таким образом, ядрышко — это скопление р-РНК и рибосом на разных этапах формирования, поэтому опосредованно принимает участие в реализации наследственной информации — синтезе белка.

Ядерная оболочка и ядрышки существуют в период между делениями клеток. В начале деления клетки эти структуры растворяются, а в результате спирализации хорошо различимыми становятся хромосомы.

Хромосомы — это постоянные компоненты ядра клетки, имеющие особую организацию, индивидуальность, в морфологическом и функциональном отношении способные к воспроизведению и сохранению своих свойств на протяжении ряда клеточных делений. Изучение хромосом позволило установить следующие факты: 1) во всех соматических клетках любого организма число хромосом одинаково; 2) половые клетки всегда содержат вдвое меньше хромосом, чем соматические клетки данного вида организма; 3) у всех организмов, относящихся к одному виду, число хромосом в клетке одинаково.

Хромосомы окрашиваются основными красителями. Отсюда происходит их название, данное Вальдейером в 1888 г. (от *греч.* *chroma* — цвет, окраска, *soma* — тело).

Кариотип — это совокупность количественных и структурных особенностей диплоидного набора хромосом. Он характеризуется определенным числом хромосом, их размером и формой. Разные виды животных и растений имеют неодинаковое число хромосом. Диплоидные наборы хромосом некоторых животных и растений представлены в таблицах 1 и 2. Диплоидное число хромосом является стабильным показателем вида. В любых условиях содержания нутрия будет иметь 21 пару хромосом ($2n = 42$). Однако у некоторых животных и растений имеются отклонения от видового кариотипа. Так, у диких лисиц встречаются особи с 34–38 хромосомами. Полиморфизм в числе хромосом известен у крыс, мышей, у некоторых сумчатых. Менее стабильное число хромосом установлено и у разных представителей рыб. У радужной форели, например, встречаются особи с 58–62 хромосомами.

Таблица 1

Число хромосом (2n) у некоторых животных
(из М. Е. Лобашева, 1967, с дополнением)

Вид	2n	Вид	2n
Человек — <i>Homo sapiens</i>	46	Норка — <i>Mustella vison</i>	30
Лошадь — <i>Equus caballus</i>	64	Нутрия — <i>Myocastor coypus</i>	42
Осел — <i>Equus asinus</i>	62	Кавказский буйвол — <i>Bubalus bubalis</i>	50
Домашняя свинья — <i>Sus scrofa</i>	38	Як — <i>Bos grunniens</i>	60
Дикий кабан — <i>Sus scrofa</i>	36	Зубр — <i>Bison bison</i>	60
Овца — <i>Ovis aries</i>	54	Куры — <i>Callus gallus</i>	78
Европейский крупный рогатый скот — <i>Bos taurus</i>	60	Утки — <i>Anas platyrhynchos</i>	80
Азиатский крупный ро- гатый скот — <i>Bos indicus</i>	60	Гуси — <i>Anser anser</i>	82
Коза — <i>Capra hircus</i>	60	Окунь — <i>Perca fluviatilis</i>	48
Кошка — <i>Felis catus</i>	38	Сазан — <i>Cyprinus carpio</i>	50
Лисица — <i>Vulpes vulpes</i>	38	Радужная форель — <i>Parasalmo mykiss</i>	58-62
Собака — <i>Canis familiaris</i>	78	Плодовая мушка — <i>Droso- phila melanogaster</i>	8
Мышь — <i>Mus musculus</i>	40		
Кролик — <i>Oryctolagus cuniculus</i>	44		

Таблица 2

Число хромосом (2n) у некоторых видов растений
(из М. Е. Лобашева, 1967, с дополнением)

Вид	2n	Вид	2n
Пихта — <i>Abies</i>	24	Свекла обыкновенная — <i>Beta vulgaris</i>	18
Ель — <i>Picea</i>	24	Лук репчатый — <i>Allium cepa</i>	16
Сосна — <i>Pinus</i>	24	Пшеница мягкая — <i>Triticum aestivum</i>	42

Продолжение табл. 2

Вид	2n	Вид	2n
Лиственница — <i>Larix</i>	24	Пшеница твердая — <i>Triticum durum</i>	28
Тополь черный — <i>Populus nigra</i>	57	Рожь — <i>Secale cereale</i>	14
Береза бородавчатая — <i>Betula verrucosa</i>	42	Овес посевной — <i>Avena sativa</i>	42
Морковь — <i>Daucus carota</i>	18	Кукуруза — <i>Zea mays</i>	20
Картофель — <i>Solanum tuberosum</i>	48	Горох посевной — <i>Pisum sativum</i>	14
Томат — <i>Lycopersicon esculentum</i>	24	Хлопчатник обыкновенный — <i>Gossypium hirsutum</i>	52
Огурец — <i>Cucumis sativus</i>	14	Гречиха обыкновенная — <i>Fagopyrum esculentum</i>	16
Арбуз — <i>Citrullus vulgaris</i>	22	Тимофеевка луговая — <i>Phleum pratense</i>	42
Турнепс — <i>Brassica rapa</i>	20	Овсяница луговая — <i>Festuca pratensis</i>	14
Капуста — <i>Brassica oleracea</i>	18	Ячмень обыкновенный — <i>Hordeum vulgare</i>	14

Для каждого вида организмов характерна определенная индивидуальность, которая проявляется в размерах хромосом, форме, расположении вторичной перетяжки и спутников, гетеро- и эухроматиновых участков. Размеры метафазных хромосом варьируют в довольно широких пределах: диаметр изменяется от 0,2 до 3 мкм, длина от 0,2 до 50 мкм. Наиболее крупные хромосомы у однодольных растений, наиболее мелкие — у грибов.

В индивидуальность хромосом включается форма, которая определяется расположением центромеры или первичной перетяжки. Центромера выполняет очень важные функции. Она соединяет две сестринские хроматиды. Велика ее роль в организации веретена деления.

С учетом расположения центромеры выделяют три типа хромосом: метацентрические — имеют два равных пле-

ча, субметацентрические — центромера сдвинута к одному из концов хромосомы, поэтому плечи неравные, и акроцентрические — у них хорошо заметно только одно плечо (центромера находится на конце хромосомы или очень близко от него). Свободный концевой участок каждого плеча хромосомы называется теломерой, благодаря которой концевые участки хромосом не способны соединяться с другими хромосомами и их фрагментами. Типы хромосом представлены на рисунке 1. Выделяют спутничные хромосомы.



Рис. 1

Типы метафазных хромосом

С. Г. Навагин предложил изображать кариотип графически, в виде идиограмм, на которых хромосомы располагаются в ряд по мере убывания их длины, по положению центромеры, вторичной перетяжки и наличию спутников. На идиограмме принято изображать по одной из каждой пары гомологичных хромосом. Для построения идиограммы следует иметь микрофотографии определенных объектов, изображение каждой хромосомы вырезают, наклеивают на бумагу и измеряют.

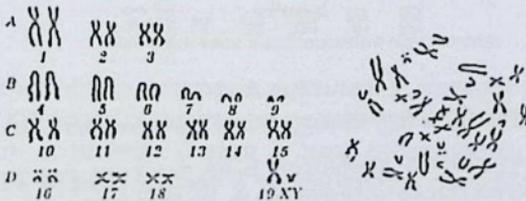


Рис. 2

Кариотип и метафазная пластинка хрыка

Важным этапом цитогенетического анализа является окраска полученных препаратов. Идентификация хромосом может быть выявлена путем дифференциальной окраски, которая основана на применении красителей, специфически связывающихся с участками ДНК определенного строения. С учетом размера и формы каждая хромосома имеет свою нумерацию.

В структуре хромосом, видимых в световой микроскоп, различают более темные участки — гетерохроматин и более светлые — эухроматин. В гетерохроматине хромосомы сильнее спирализованы, функционально менее активны, чем в эухроматине (деспирализованные, светлые участки), где локализована большая часть работающих генов. Гетерохроматин сохраняется в спирализованной форме на протяжении всего клеточного цикла и состоит из плотноупакованных хроматиновых нитей диаметром 25 нм. Эухроматин не виден в интерфазе. Характер распределения этих участков постоянен для каждой хромосомы, что служит дополнительным критерием при их идентификации на цитологических препаратах (рис. 3).

Хромосома состоит из двух нитей — хроматид. Изучают кариотип в метафазе, когда хромосомы расположены в центре клетки.

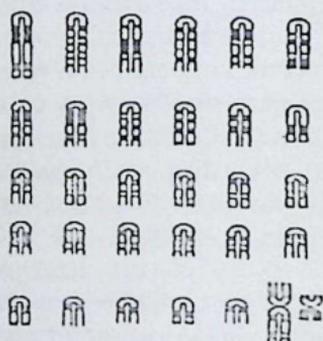


Рис. 3

Идиограмма G окрашенных хромосом крупного рогатого скота

Кроме обычных хромосом в некоторых клетках обнаружены гигантские политенные хромосомы. У дрозофилы, например, политенные хромосомы в 250 раз длиннее обычной соматической хромосомы. Множественный ха-

рактически образуются за счет эндомитоза, при котором удвоение хромосом происходит, но они соединены одной центромерой. В некоторых клетках насчитывают до 1000 нитей. На протяжении гигантской хромосомы встречаются более темные диски, на которых образуются пуффы (вздутия) и междисковое пространство. В районах пуффа хромосомы могут находиться в деспирализованном состоянии, в них могут проходить транскрипция и образование информационной РНК. Политенные хромосомы широко используются для изучения органогенеза, клеточной дифференциации и картирования генов.

Кроме политенных хромосом имеется другая группа крупных хромосом — хромосомы типа ламповых щеток. Они имеют центральную ось и боковые выросты. В боковых выростах также могут быть деспирализация и образование иРНК.

По химическому составу хромосома представляет из себя нуклеопротеид, состоящий из дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) и белка (рис. 4).



Рис. 4

Схематичное изображение нуклеосом

В хромосоме имеются гистоны и негистонные белки. Аминокислотный состав гистонов прежде всего включает аргинин и лизин, всегда в них отсутствует триптофан. В клетке присутствуют 5 типов гистонов: *H1*; *H2A*; *H2B*; *H3*; *H4*. Четыре последних класса гистонов образуют нуклеосому. Сердцевину нуклеосомы обвивает нить молекулы ДНК. Она накручивается на поверхность белковых

частиц. Происходит первый этап упаковки ДНК. В следующий этап упаковки нуклеосомная структура хроматина вовлекается с помощью гистона *H1*. Более высокие уровни компактизации ДНК в хроматине связаны с негистонными белками. Кроме белка и ДНК в состав хромосомы входят железо, кальций, магний.

В покоящейся клетке на стадии интерфазы хромосома находится в расправленном растянутом состоянии и практически невидима в световой микроскоп. Перед началом деления происходит упаковка нити.

Абсолютная и относительная длина хромосомы является критерием для идентификации отдельных хромосом.

Для каждой группы хромосом рекомендуют определять два параметра: общий размер и центромерный индекс. Общий размер L^* вычисляют путем суммирования длины двух плеч ($p + g$). Центромерный индекс J^c равен частному от деления размера короткого плеча (p) на длину всей хромосомы. Отношение умножается на 100:

$$J^c = \frac{p \cdot 100}{p + g}$$

Занятие по теме «Морфология хромосом и кариотип»

Цель работы: познакомиться с типами хромосом и кариотипами разных видов организмов.

Материал для работы: мультимедийный набор гистологических препаратов по изучению кариотипа.

Для работы следует использовать препараты метафазных пластинок различных растительных и животных объектов. Найти у объектов разные типы хромосом, первичную и вторичную перетяжку, спутничные хромосомы.

Иметь увеличенные микрофотографии растений и животных. Из микрофотографий вырезать хромосомы, попарно соединить гомологические хромосомы, измерить и описать их особенности.

Построить идиограмму.

Определить длину хромосом и центромерный индекс.

Вопросы для контроля

1. Что означает понятие «кариотип»?
2. Какой набор хромосом имеет каждая соматическая клетка?

3. Назовите типы хромосом с учетом расположения центромеры.

4. Какие функции выполняет вторичная перетяжка?

5. Как называется хромосома, имеющая спутник?

6. Сколько хроматид имеется в каждой хромосоме?

7. Какие белки входят в состав хромосомы?

8. Сколько типов гистонов имеется в хромосоме?

9. Что понимают под идиограммой, каково ее назначение?

10. Когда происходит стерилизация хромосом?

11. Как называется хромосома, состоящая из многих редуцированных, но не разошедшихся хроматид?

МИТОЗ

Передача наследственной информации при бесполом размножении — митоз. Всякая активно делящаяся клетка претерпевает ряд последовательных изменений, из которых складывается клеточный цикл. При оптимальных условиях длительность клеточного цикла у разных организмов неодинакова. Клеточный цикл состоит из интерфазы (G_1 , S , G_2 стадии) и митоза. В стадию G_1 в клетке идет интенсивное накопление различных веществ: нуклеотидов, аминокислот, ферментов, веществ, служащих источниками энергии, и других, необходимых для стадии синтеза. Это самая продолжительная стадия клеточного цикла. Затем наступает стадия синтеза (S). В эту стадию происходит удвоение молекулы ДНК и редупликация хромосом. Синтезируются в это время и белки, и рибонуклеиновая кислота. После синтеза каждая хромосома состоит из двух хроматид, соединенных центромерой. В третью стадию клеточного цикла (G_2) клетка накапливает энергию для митоза. В интерфазном ядре хромосомы находятся в деконденсированном состоянии, имеют вид тонких деспирализованных нитей.

Далее наступает митоз, продолжительность которого у разных организмов занимает небольшую часть клеточного цикла (1–2 ч).

Митоз — это процесс деления ядра клетки, в результате которого из одной диплоидной клетки образуются две дочерние клетки с двойным набором хромосом. Выделяют

четыре стадии митоза: профаза, метафаза, анафаза и телофаза (рис. 5).

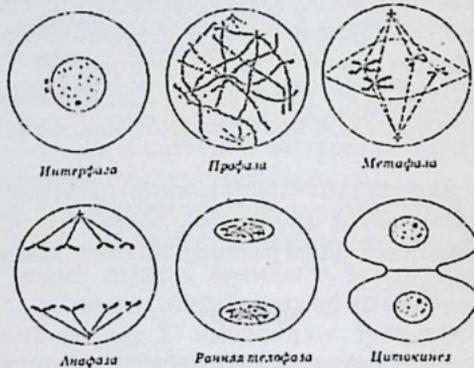


Рис. 5

Схематическое изображение фаз митоза

Профаза. В эту стадию ядро отделено от цитоплазмы ядерной оболочкой. За счет конденсации проявляется видимость хромосом. Они имеют вид тонких нитей. Каждая хромосома состоит из двух нитей — сестринских хроматид, расположенных вдоль друг друга, соединенных центромерой. В стадию профазы постепенно исчезает ядрышко. У большинства организмов начинает разрушаться ядерная мембрана, которая распадается на фрагменты. В стадию профазы образуется веретено. Центромеры прикрепляются к нитям веретена.

Метафаза. Ядерная мембрана полностью разрушена, карิโอплазма смешивается с цитоплазмой, хромосомы располагаются на экваторе клетки. Образовавшаяся метафазная пластинка является наиболее характерной особенностью метафазы. Хромосомы имеют вид бивалентов. В эту стадию хромосомы хорошо просматриваются, поэтому это наиболее удобная стадия для изучения хромосом.

Анафаза. Происходит одновременное разделение центромер всех хромосом.

Расхождение сестринских хроматид к полюсам. Нити веретена оттягивают к противоположным полюсам дочерние однохроматидные хромосомы.

Телофаза. Два набора хромосом группируются на противоположных полюсах. Образуются две ядерные мембраны, исчезают нити веретена. Возникают ядрышки. Хромосомы деспирализуются, становятся невидимыми в световом микроскопе. Завершается цитокинез и образуются две дочерние клетки с диплоидным набором хромосом.

Митоз обеспечивает преемственность, постоянство числа и набора хромосом в результате строго закономерного распределения между дочерними клетками материальных носителей наследственности — молекул ДНК, входящих в состав хромосом.

Занятие по теме «Митоз»

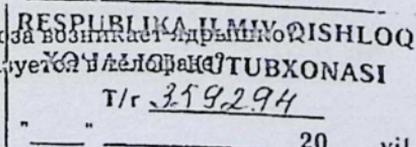
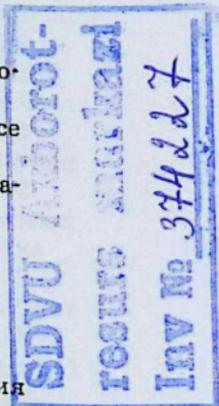
Цель занятия: изучить деление клетки — митоз.

Материал для работы: мультимедийный набор гистологических препаратов по изучению митоза.

1. Рассмотреть на гистологических препаратах все стадии митоза.
2. Найти и зарисовать все стадии митоза, отметить характерные их особенности.

Вопросы для контроля

1. Укажите стадии клеточного цикла.
2. Сколько хромосом имеется у лошади в стадию q_1 ?
3. В какую стадию митоза исчезает ядрышко?
4. В какую стадию митоза начинается деспирализация хроматид?
5. Сколько хроматид имеется у свиньи в стадию q_2 ?
6. Значение стадии q_1 в жизненном цикле клетки.
7. Сколько хромосом определенного вида имеется в клетке в стадию q_1 (n или $2n$)?
8. Сколько хроматид имеется у гороха в стадию q_2 ?
9. В какую стадию митоза кариоплазма смешивается с цитоплазмой?
10. Какая стадия клеточного цикла имеет наибольшую продолжительность?
11. Сколько хромосом имеется у крупного рогатого скота в стадию q_1 ?
12. В какую стадию митоза возникает ядрышко?
13. Сколько клеток образуется в митозе?



14. Сколько хромосом имеется у кукурузы в стадию q_2 ?
15. В какую стадию клеточного цикла происходит удвоение ДНК и редупликация хромосом?
16. Что понимают под кариотипом?
17. Сколько хромосом имеется у моркови в стадию q_2 ?
18. В какую стадию митоза идет наиболее интенсивная спирализация хромосом?
19. В какой период клеточного цикла проходят стадии q_1 , q_2 и S ?
20. Сколько хромосом имеется у капусты в стадию q_1 ?
21. Если в клетке хорошо видно веретено деления и все хромосомы находятся в одной плоскости, то какая это стадия митоза?
22. Какие две стадии митоза взаимно противоположны по протекающим в них процессам?
23. Сколько хромосом имеется у норки в стадию q_1 ?
24. Укажите, отделено ли ядро от цитоплазмы в стадию профазы?
25. В какую стадию митоза хромосомы становятся хорошо видимыми?
26. Сколько хроматид имеется у гречихи в стадию профазы?
27. В какую стадию митоза исчезают нити веретена?
28. В стадию профазы хромосома состоит из одной нити или двух сестринских хроматид?
29. В стадии метафазы сколько имеется хромосом (n или $2n$)?
30. Сколько хромосом представлено в стадию q_1 у овец?
31. Сколько хромосом в кариотипе человека?
32. Сколько хромосом имеется у яка в стадии метафазы?
33. В какую стадию митоза начинается разрушение ядерной оболочки?
34. В какой период интерфазы происходит удвоение генетической информации?
35. Сколько хромосом имеется у кур в стадии q_1 ?
36. На какой стадии митоза удобнее изучать форму и размеры хромосом?
37. Какие структуры клетки помогают расхождению хромосом к полюсам?
38. Сколько хромосом имеется у ржи в метафазе?

39. В какую стадию митоза центромера прикрепляется к нитям веретена?

41. В какую стадию митоза хромосомы расходятся к полюсам?

42. Какой набор хромосом имеется в каждом ядре в телофазе?

43. Сколько хромосом имеется в клетке у картофеля в стадию q_1 ?

44. В какую стадию митоза образуются ядерные мембраны?

45. Сколько хромосом имеется в стадию q , у яка?

46. В чем состоит генетическое значение митоза?

ПЕРЕДАЧА НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИНФОРМАЦИИ ПРИ РАЗМНОЖЕНИИ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК. МЕЙОЗ

Мейоз — это два последовательных деления ядра, которые приводят к образованию гамет. Эти деления обозначают терминами «мейоз I» и «мейоз II». В каждом из двух мейотических делений можно выделить четыре фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу.

Перед мейозом в стадию S интерфазы происходит удвоение хромосом, после чего каждая из них представлена в виде двух сестринских хроматид.

Профаза — наиболее сложная стадия мейоза (рис. 6). Эту стадию разделяют на пять подстадий. Лептонема — стадия тонких нитей. Ядра клеток, вступающих в мейоз, крупнее ядер других клеток. В этих ядрах выявляются очень тонкие и длинные нитевидные хромосомы, на которых появляются хромомеры. Каждая хромосома состоит из двух хроматид.

Зигонема. На стадии зигонемы гомологические хромосомы отцовского и материнского организмов конъюгируют. Такое состояние гомологических хромосом называют синапсисом. Биваленты состоят из двух хромосом или четырех хроматид. Благодаря конъюгации гомологических хромосом появляется возможность обмена участками между гомологическими хромосомами, т. е. прохождению кроссинговера. Появляется синаптемальный комплекс. Заканчивается зигонема образованием бивалентов. Так, у человека в стадию зигонемы образуется 23 бивалента.

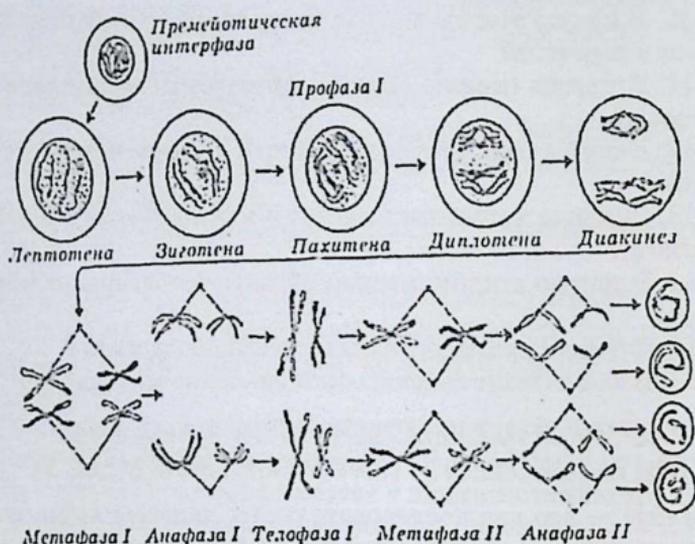


Рис. 6

Схематическое изображение последовательных стадий и фаз мейоза

Пахинема. Происходит укорочение и утолщение бивалентов, они имеют вид толстых нитей. Завершается формирование синоптемального комплекса. Происходит кроссинговер, нарушается сцепление генов в хромосоме.

Диплонема. На этой стадии четко видно, как в биваленте обособляются четыре элемента: две сестринские хроматиды одной хромосомы и две хроматиды другой хромосомы. Такой бивалент называется тетрадой. Начинается расхождение гомологических хромосом. На этой стадии синаптонемальный комплекс разрушается, хромосомы соединены в районе хиазм (X-образная фигура). По количеству хиазм можно судить об интенсивности кроссинговера.

Диакинез. Стадия, завершающая профазу мейоза I. Она является переходной к метафазе. Биваленты укорачиваются и утолщаются. Разрушаются ядро и ядрышки, начинается формирование веретена деления. Хиазмы перемещаются в направлении от центра к концам хромосом и исчезают. В результате к концу диакинеза контакт между хроматидами сохраняется лишь на одном или обоих концах.

Метафаза I. Биваленты выстраиваются в экваториальной плоскости цитоплазмы.

Анафаза I. Идет случайное расхождение отцовских и материнских хромосом к полюсам. В одно ядро могут поступить часть отцовских, часть материнских хромосом, хотя сумма их будет соответствовать определенному виду. Число сочетаний составляет 2^n , где n — гаплоидный набор хромосом.

В связи со случайным расхождением хромосом клетки могут быть генетически неодинаковыми. В анафазе I каждая хромосома состоит из двух сестринских хроматид. Центромеры в эту стадию не делятся. В отличие от митоза, к полюсам расходятся не хроматиды, а гомологичные хромосомы.

Телофаза I. Идет образование двух дочерних ядер, каждое из которых содержит гаплоидное число хромосом. Вокруг каждого набора хромосом образуется ядерная мембрана и клетка делится на две дочерние с гаплоидным набором хромосом. Первое деление мейоза называется редукционным.

Между I и II мейозом может быть стадия покоя — интеркинез.

Почти сразу после завершения редукционного деления начинается второе деление, которое называется эквационным (равным). Синтез новой ДНК в промежутке между делениями первого и второго мейоза не происходит.

Второе деление мейоза происходит по типу митоза. К началу мейоза II клетки имеют гаплоидный набор хромосом, каждая из которых включает две сестринские хроматиды, соединенные центромерой. Обычно профазы II проходят очень быстро. В метафазу II хромосомы прикрепляются центромерами к нитям веретена и располагаются на экваторе, образуя метафазную пластинку. К началу анафазы II каждая центромера делится и сестринские хроматиды расходятся к полюсам. Таким образом, в телофазу II в каждом ядре находится гаплоидное число хромосом. Далее происходит цитокинез, в результате образуется четыре клетки с гаплоидным числом хромосом (гаметы). По генетической информации эти клетки не вполне одинаковы, что объясняется независимым расхождением хромосом в процессе деления и кроссинговером. Таким образом,

мейоз — это важнейшая функция полового процесса, ибо он обеспечивает редукционные и рекомбинационные процессы в организме. Благодаря мейозу не только сохраняется постоянство хромосом в течение нескольких поколений у различных организмов, размножающихся половым путем, но и создается генетическая изменчивость.

Занятие по теме «Мейоз»

Цель занятия: изучить особенности мейоза.

Материал для работы: мультимедийный набор гистологических препаратов по изучению мейоза.

1. На цитологических препаратах идентифицировать и изучить стадии и фазы мейоза I и мейоза II.

2. Зарисовать все стадии и фазы. Отметить особенности, сходство и отличие с митозом.

Вопросы для контроля

1. Из четырех стадий мейоза I какая стадия является наиболее сложной?
2. Какова ploидность клеток, возникших в результате мейоза?
3. Сколько хромосом имеется в клетках собаки в телофазе I?
4. В какую стадию мейоза биваленты выстраиваются на экваториальной пластинке?
5. Сколько хромосом имеется в клетке нутрий в телофазе I?
6. Что значит эквационное деление? В какую стадию мейоза оно происходит?
7. Что понимают под редукционным делением, в первое или второе деление мейоза оно происходит?
8. Сколько хромосом имеется в дочерних клетках моркови после окончания первого деления мейоза?
9. Происходит ли синтез новой ДНК в промежутке между первым и вторым делением мейоза?
10. Какой набор хромосом может быть в клетках ячменя в профазе мейоза I?
11. В какую фазу мейоза II происходит расхождение хромосом к полюсам?
12. Сколько клеток образуется после завершения мейоза II в спермиогенезе?

13. В какой стадии мейоза образуется синаптонемальный комплекс?
14. Когда происходит разделение центромер в мейозе?
15. Сколько сестринских хроматид имеется в клетке норки в метафазе I?
16. На какой стадии профазы I хромосомы имеют вид четкой тетрады?
17. Сколько хромосом в половой клетке лошади?
18. Почему клетки, возникшие в результате мейоза, генетически неодинаковы?
19. В какую фазу мейоза происходит расхождение хромосом к полюсам?
20. Что означает цитокинез?
21. Сколько хромосом может быть в клетках кукурузы в телофазе I?
22. Сколько хромосом может быть в клетках кукурузы в телофазе II?
23. На какой стадии мейоза появляются хиазмы?
24. Что понимают под названием «гомологические хромосомы»?
25. На какой стадии профазы может быть нарушено сцепление генов в хромосоме и произойдет кроссинговер?
26. Сколько сестринских хроматид может быть в профазе мейоза II у крупного рогатого скота?
27. Происходит ли деление центромер в мейозе I?
28. В какую стадию клеточного цикла происходит удвоение хромосом?
29. На какой фазе мейоза впервые появляется видимость хромосом?
30. Сколько хромосом имеется в половой клетке кукурузы?
31. На какой стадии профазы I происходит конъюгация хромосом?
32. Сколько хроматид в клетке дрозофилы в метафазе I?
33. Сколько ядер образуется в телофазу I?
34. Может ли происходить конъюгация между X и Y-хромосомами?
35. Какая стадия завершает профазу I?
36. Сколько сестринских хроматид может быть у томата в метафазе I?

ГАМЕТОГЕНЕЗ У ЖИВОТНЫХ

Гаметогенез у животных — это процесс образования зрелых половых клеток у организмов. В эмбриогенезе животных очень рано обособляются зачатковые клетки, которые обеспечивают процессы размножения.

Процессы образования половых клеток у особей женского и мужского пола имеют много общего, хотя проявляются и различия.

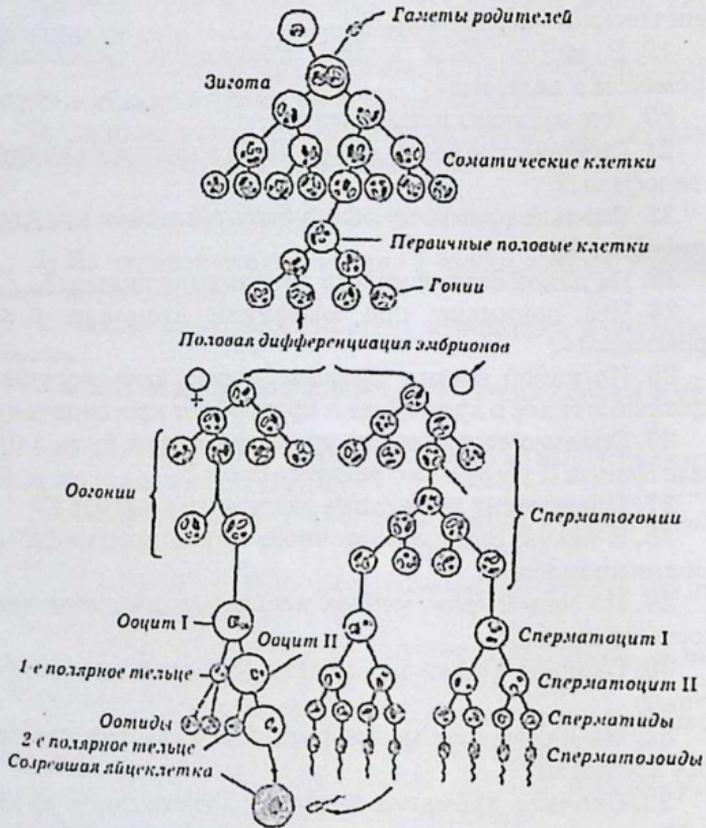


Рис. 7

Схема гаметогенеза у животных

Оогенез — процесс созревания женских половых клеток. В онтогенезе самок он начинается очень рано, еще в эмбриональный период. У всех позвоночных на ранней

стадии развития обособляются первичные половые клетки — оогонии. Процесс оогенеза у самок представлен несколькими стадиями: размножения, роста и созревания. На первой стадии из первичных половых клеток путем митоза образуется большое количество оогоний, которые имеют двойной набор хромосом (2n). После многократных митотических делений оогоний наступает стадия роста. На этой стадии клетки называются ооцитами первого порядка. У млекопитающих мейоз задерживается на профазе I и продолжается только после полового созревания.

Ооцит первого порядка увеличивается в размерах, в нем накапливаются питательные вещества, необходимые для дальнейшего созревания клеток.

Третья стадия оогенеза — стадия созревания. У млекопитающих она завершается после полового созревания самки. В процессе овуляции в ооцитах первого порядка образуется две клетки неравной величины: ооцит второго порядка с гаплоидным набором хромосом и первое полярное тельце. Следовательно, в стадии созревания происходит редукционное деление с образованием гаплоидного ооцита второго порядка.

Второе деление созревания (эквационное), идущее по типу митоза, завершается после внедрения спермия в ооцит второго порядка, образуется яйцеклетка с гаплоидным набором хромосом и второе полярное тельце. Первое полярное тельце может также разделиться, что приведет к появлению нового полярного тельца. Они в дальнейшем дегенерируют, хотя и остаются в пределах яйцеклетки. У некоторых рыб известны случаи слияния женского пронуклеуса с направительным тельцем и образованием диплоидного ядра яйцеклетки. После слияния такого ядра со спермием образуется триплоидная особь.

Аналогичные процессы происходят при созревании мужских половых клеток. Этот процесс называется спермиогенезом, или сперматогенезом. Спермиогенез представлен четырьмя стадиями: размножения, роста, созревания и формирования. В результате многократных митотических делений в первую стадию (размножения) образуется большое число диплоидных клеток — сперматогоний. В стадию роста идет накопление питательных веществ,

образуются сперматоциты первого порядка, в которых сохраняется диплоидный набор хромосом. Наиболее ответственная стадия спермиогенеза — это стадия созревания. В эту стадию проходит редукционное деление, в результате которого образуется две гаплоидные клетки — сперматоциты второго порядка. Затем наступает эквационное деление с образованием сперматид. Завершается спермиогенез формированием четырех спермиев с гаплоидным набором хромосом.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У ЖИВОТНЫХ

Это сложный физиологический процесс соединения двух гаплоидных половых клеток, приводящий к образованию диплоидной зиготы. Возникновение диплоидии обеспечивает процветание эукариот, повышает изменчивость.

Зрелая яйцеклетка покрыта системой оболочек. Это собственно яйцевая оболочка (плазматическая мембрана), прозрачная оболочка (*zona pellucida*) и фолликулярный слой (из клеток фолликула). Потребность клетки в питательных веществах в основном удовлетворяет желток, богатый липидами и белками. В оплазме содержатся все клеточные органеллы белоксинтезирующего аппарата, используемые после оплодотворения для синтеза ДНК и дальнейшего развития.

При естественном и искусственном осеменении в половые пути самки поступает большое количество спермиев различной жизнеспособности. В фаллопиевых трубах происходит первый отбор спермиев с учетом преодоления ими препятствий в половых путях самки и скорости их движения. Из большого числа спермиев только несколько десятков или сотен из них достигают яйцеклетки.

Поступившая в половые пути самки сперма самца не может сразу использоваться в оплодотворении. Она в течение 5–6 ч созревает в яйцеводе. Такое явление называется капацитацией. Только капацитированная сперма способна узнавать ооцит.

Для млекопитающих характерно моноспермное оплодотворение, т. е. через плазматическую мембрану яйца проникает только один спермий. После этого кортикаль-

ные гранулы, находящиеся под плазматической мембраной, выделяют особые вещества, создающие барьер полиспермии. Этому также способствуют изменения в желтке. Заканчивается оплодотворение слиянием мужского и женского пронуклеусов, возникает зигота, в которой резко повышается уровень метаболических процессов.

Ведущая роль в оплодотворении животных принадлежит прозрачной оболочке. Она состоит из трех гликопротеинов, образование которых определяется экспрессией трех генов: ZPA, ZPB и ZPC. Внедрение спермиев в *zona pellucida* является ответственным моментом в оплодотворении. Спермий, неспособный узнавать и связываться с гликопротеинами *zona pellucida*, теряет способность к оплодотворению. Эта зона выполняет селекционные функции к спермиям.

Несмотря на моноспермию, у сельскохозяйственных животных в прозрачную оболочку проникают 10–20 дополнительных спермиев, которые способствуют продвижению в яйце единственного спермия и оказывают положительное влияние на качество развивающегося эмбриона. При их отсутствии качество эмбриона снижается. В процессе эволюции сформировался сложный половой процесс, который включает созревание половых клеток и оплодотворение у животных.

СПОРОГЕНЕЗ, ГАМЕТОГЕНЕЗ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У РАСТЕНИЙ

Развитие половых клеток у покрытосеменных растений включает спорогенез и гаметогенез. Процесс образования мужских спор называется микроспорогенезом. В основе микроспорогенеза лежит мейоз, в результате которого образуются четыре гаплоидные микроспоры, покрытые общей оболочкой, которая затем растворяется и освобождаются микроспоры. С этого момента микроспору называют пыльцевым зерном, которое вначале имеет одно гаплоидное ядро.

Микрогаметогенез. Ядро делится по типу митоза, и в пыльцевом зерне образуется две клетки — вегетативная и генеративная. В дальнейшем в вегетативной клетке происходит накопление веществ, необходимых для разви-

тия генеративной клетки и роста пыльцевой трубки. У злаковых, например, генеративная клетка делится и образуются спермии — мужские гаплоидные гаметы.

Мегаспорогенез (макроспорогенез) у покрытосеменных протекает в семязпочках, расположенных в завязи пестика. В вуцеллусе каждой семязпочки закладывается археспориальная клетка, которая превращается в материнскую клетку мегаспоры. Этот процесс происходит во время цветения. В материнской клетке происходит мейоз, в результате которого образуется четыре гаплоидных мегаспоры. Одна гаплоидная мегаспора развивается в зародышевый мешок, остальные дегенерируют. Мегаспора имеет одно гаплоидное ядро.

Мегагаметогенез (макрогаметогенез). Начинается с процесса формирования зародышевого мешка, в котором образуется яйцеклетка. Ядро мегаспоры претерпевает три последовательных митотических деления, в результате образуется восьмиядерный зародышевый мешок. Ядра занимают строго полярное положение: четыре клетки располагаются в халазальном, а четыре — в микропилярном конце. Затем из противоположных концов зародышевого мешка отходят по одному ядру и сливаются в момент сближения, образуя диплоидное ядро центральной клетки зародышевого мешка. В халазальном конце зародышевого мешка располагаются клетки — антиподы. В микропилярном конце находятся крупная яйцеклетка и две синергиды.

У растений в зрелый зародышевый мешок через микропиле проникает пыльцевая трубка, несущая два спермия. Один из них сливается с яйцеклеткой, происходит процесс оплодотворения. Возникает диплоидная зигота, из которой развивается зародыш семени. Другой спермий сливается с центральным ядром зародышевого мешка и образует первичное ядро эндосперма, состоящее из трех наборов хромосом. Таким образом, для высших растений характерно двойное оплодотворение. Это явление было открыто С. Г. Навашиным в 1898 г.

Занятия по теме «Гаметогенез и оплодотворение»

Цель занятия: изучение стадий ово- и сперматогенеза у животных, спорогенеза и гаметогенеза у растений.

Материал для работы: мультимедийные гистологические препараты по гаметогенезу, спорогенезу, оплодотворению у животных и растений.

1. На гистологических препаратах найти стадии гаметогенеза.

2. Зарисовать этапы гаметогенеза. Отметить особенности в образовании мужских и женских половых клеток у животных и растений.

3. Отметить особенности оплодотворения у животных и растений.

Вопросы для контроля

1. Что такое гаметогенез?
2. В каких органах происходит овогенез и сперматогенез?
3. Стадии овогенеза и их особенности.
4. Стадии сперматогенеза и их особенности.
5. Особенности овогенеза и отличие от сперматогенеза.
6. Генетическая сущность оплодотворения.
7. Спорогенез у растений.
8. Гаметогенез у растений.
9. Особенности оплодотворения у покрытосеменных растений.
10. Сколько лйцеклеток образуется у животных из одного овоцита I порядка?

ГЛАВА 2

ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ ПРИ ПОЛОВОМ РАЗМНОЖЕНИИ

Знание закономерностей наследования свойств и признаков имеет большое значение в селекции. Без них невозможно вести отбор и подбор в животноводстве и растениеводстве для получения необходимых хозяйственно-полезных признаков. Закономерности наследования изучают гибридологическим методом. Для всех эукариот характерны общие закономерности, сформулированные Грегором Менделем:

- скрещиваемые организмы должны принадлежать к одному виду;
- скрещиваемые организмы должны четко различаться по одной, двум и более парам альтернативных, контрастных признаков;
- изучаемые признаки должны быть константны, т. е. воспроизводиться из поколения в поколение при скрещивании в пределах родственной формы;
- должен применяться индивидуальный анализ потомства от каждого гибридного организма;
- необходимо использовать количественный учет гибридных организмов, различающихся по отдельным парам альтернативных признаков в ряду последовательных поколений.

МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ

Это скрещивание двух организмов, различающихся по одной паре контрастных (альтернативных) признаков.

В работе Менделя при скрещивании растений гороха, имеющих желтые семена, с растением с зелеными семенами у гибридного потомства первого поколения проявился только один признак — желтые семена. И по другим признакам, учитываемых Менделем, при скрещивании у гибридов появлялся только один из двух родительских признаков. Проявляющийся признак Мендель назвал доминантным, отсутствующий — рецессивным. На основании этих скрещиваний Мендель обосновал первое правило — правило доминирования. Хотя этот закон чаще называют законом единообразия.

Не зная цитологии, Мендель правильно предугадал правила записи при скрещивании: признаки родителей обозначил двумя факторами (генами), гаметы — одним. Часто для обозначения доминантного гена используют прописные буквы латинского алфавита, а для рецессивного — соответствующие строчные. При записи схемы скрещивания родительские организмы обозначают буквой Р, само скрещивание — знаком умножения \times . Гибридное поколение обозначают латинской буквой F, женский пол — ♀, мужской — ♂.

Пример. Растение, имеющее желтые семена, скрещивали с растением с зелеными семенами. Желтая окраска (А) доминирует над зеленой (а).

РР:	♀АА	×	♂аа
	желтая		зеленая
Гаметы:	А		а
F ₁ :	Аа		
	желтая		

От сочетания двух гамет получается гибридное потомство Аа (желтая окраска).

Исходные родительские формы имели два одинаковых гена в генотипе. Такие организмы называют гомозиготными (АА, аа). Организмы с двумя разными генами в генотипе — гетерозиготными (Аа). Генотип — это совокупность всех генов в организме. Часто под генотипом понимают одну или несколько пар аллельных генов. Совокупность признаков данного организма называют фенотипом. Растение Аа имеет фенотип — желтые семена.

При самоопылении гибрида F₁ вырастает гибридное потомство второго поколения.

РР:	Аа	×	Аа
Фенотип:	желтая окраска		желтая окраска
Гаметы:	А а		А а
F ₂ :	АА	Аа Аа	аа
	желтая	желтая	зеленая

Любая гомозигота дает только один тип гамет, гетерозиготная особь — два. При случайном сочетании гамет могут появиться потомки двух типов по фенотипу:

3 желт.: 1 зелен., т. е. три четверти растений в F_2 будут иметь желтые семена и одна четверть — зеленые. Расщепление в F_2 по генотипу будет $1AA:2Aa:1aa$.

При проведении такого скрещивания Мендель получил расщепление, близкое к 3:1. И для других учитываемых признаков было получено расщепление, близкое к 3:1. Это привело к обоснованию Менделем второго закона — закона расщепления при скрещивании с проявлением в F_2 обоих родительских признаков. Впоследствии было доказано, что законы Менделя справедливы для растений, животных и человека.

АНАЛИЗИРУЮЩЕЕ СКРЕЩИВАНИЕ

Это скрещивание гибридного организма с рецессивной особью. Часто им пользуются для определения чистоты доминантной родительской особи.

РР: ♀Aa × ♂aa → в F_1 появляются потомки двух типов: 50% Aa несут доминантный признак, как у матери, и 50% aa — рецессивный, как у отца. Расщепление у потомства от анализирующего скрещивания составляет 1:1 при учете одной пары признаков. Потомство от анализирующего скрещивания обозначают знаком F_1 или F_1' .

Таким образом, по характеру расщепления F_1 можно проанализировать генотип гибрида с доминантным проявлением признака. С помощью анализирующего скрещивания можно проверить генотип особи неизвестного происхождения. Поэтому анализирующее скрещивание является очень важным приемом в генетическом анализе и селекции.

РЕЦИПРОКНЫЕ СКРЕЩИВАНИЯ

Анализируя моногибридное скрещивание, мы не обращали внимания на то, какой признак (доминантный или рецессивный) имели материнский и отцовский организмы. Главное, они должны иметь альтернативные признаки.

Доминантный признак проявляется у гибрида независимо от того, приносили ли этот признак мать или отец.

Скрещивание двух форм, различающихся по тому, кто из родителей (самка или самец) вносит в зиготу доми-

нантный или рецессивный аллель (А или а), называют рецессивным. В таких скрещиваниях различают прямое и обратное:

- 1) ♀АА × ♂аа — прямое;
- 2) ♀аа × ♂АА — обратное.

Если результаты этих скрещиваний дают одинаковые результаты, т. е. проявляются независимо от того, кто привносит рецессивный (а) или доминантный (А) признак, то признак аутосомный. Если результаты таких скрещиваний разные, это свидетельствует о сцепленном с полом наследовании.

ТИПЫ ДОМИНИРОВАНИЯ

1. Полное доминирование — у гетерозигот проявляется доминантный признак.

2. Неполное доминирование — при скрещивании двух организмов с альтернативными признаками доминирование может быть неполным. В этом случае у потомства F_1 проявляется промежуточный признак, а в F_2 расщепление по фенотипу будет 1:2:1, т. е. оно совпадает с расщеплением по генотипу.

Так, при скрещивании андалузских кур, имеющих черное и белое оперение, появилось в F_1 потомство с серым оперением. При скрещивании F_1 между собой в F_2 вылупляются цыплята с черным, серым и белым оперением в соотношении 1 (черные):2 (серые):1 (белые). При разведении потомства F_2 получены в F_3 следующие результаты: при разведении черных кур — черное потомство (АА); при разведении белых — белое (аа); при разведении серых кур в F_3 вновь будет расщепление, близкое к соотношению 1:2:1, потомство будет черное, серое, белое.

При неполном доминировании гибридное потомство F_1 всегда бывает промежуточного типа, поэтому закон доминирования чаще называют законом единообразия.

3. Кодоминирование — это проявление у гибридов первого поколения альтернативных признаков одного и другого родителя, выраженное в равной степени и независимо друг от друга, т. е. ни один из генов не доминирует над другим. Однако и здесь гибриды F_1 единообразны.

По этому типу наследуются классические группы крови у человека и животных. У человека имеется три аллели

гена, контролирующего определение группы крови: два кодоминантных I^A и I^B и рецессивный I^O (i). Различное сочетание их в генотипе определяет существование четырех групп крови: I (O) — $I^O I^O$; II (A) — $I^A I^A$, $I^A I^O$; III (B) — $I^B I^B$, $I^B I^O$; IV (AB) — $I^A I^B$. Если человек гетерозиготен $I^A I^B$, то его эритроциты несут оба поверхностных антигена — A и B, что и определяет группу AB (IV), т. е. в этом случае имеет место кодоминирование.

По типу кодоминирования наследуются белки сыворотки крови, молока, ферменты и т. д.

4. Сверхдоминирование — у гибридов первого поколения наблюдается более сильное развитие признака, чем у исходных родительских форм. При сверхдоминировании у гибридов F_1 проявляется гетерозис — явление превосходства потомства над родительскими формами по жизнеспособности, продуктивности, плодовитости и т. д., т. е. гетерозиготное состояние аллелей имеет превосходство над гомозиготным ($AA < Aa > aa$). Это нашло подтверждение при изучении заболеваний крови у человека, связанных с изменением структуры гемоглобина (серповидноклеточная анемия S). Оказалось, что люди, гомозиготные по нормальному гемоглобину (AA), заражаются тропической малярией и тяжело переносят эту болезнь. Люди, гомозиготные по гену гемоглобина S (SS), из-за ненормальной формы эритроцитов погибают в результате кислородной недостаточности. Гетерозиготные (AS) не заболевают тропической малярией или легко ее переносят.

ПЛЕЙОТРОПНЫЙ ЭФФЕКТ ДЕЙСТВИЯ ГЕНА

При скрещивании платиновых лисиц, имеющих гетерозиготный генотип, рождаются только платиновое и серебристо-черное потомство в соотношении 2:1. Гомозиготная форма погибает в период эмбриогенеза за счет действия летальных генов AA.

РР:	$\text{♀}Aa \times$	$\text{♂}Aa$	
	платиновая		
Гаметы:	A a	A a	
F_1 :	AA	2Aa	aa
	погибает	платиновые	серебристо-черные

Это плейотропный эффект действия гена, т. е. влияние гена не только на основной признак, но и на другие признаки, в том числе на жизнеспособность.

СТАТИСТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА РЕЗУЛЬТАТОВ ГИБРИДОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА — МЕТОД χ^2

Для изучения моногенного наследования можно использовать разные линии дрозофилы — 72 (серое тело) и 46 (черное тело).

	Схема скрещивания		
РР:	♀72	x	♂46
	серое тело		черное тело
Генотип:	BB		bb
Гаметы:	B		b
Гибрид F ₁ :	Bb		
	все гибриды имеют серую окраску тела		

Через 10–14 дней проводят скрещивание между гибридами F₁ для получения F₂.

♀Bb × ♂Bb

F₂

	♂		
♀		B	b
B		BB серое тело	Bb серое тело
b		Bb серое тело	bb черное тело

Исходя из случайного сочетания гамет, в F₂ появятся два класса мух: серые (BB и Bb) и черные (bb), т. е. 3/4 мух могут иметь серое тело, 1/4 — черное. По генотипу в F₂ могут быть мухи трех типов: BB:2Bb:bb.

Для оценки степени соответствия фактически полученных в опыте данных теоретически ожидаемым используют критерий соответствия — χ^2 (хи-квадрат). Статистическая оценка разницы между фактически полученными и теоретически ожидаемыми данными дает возможность решить, в каких случаях и насколько эта разница значительна, а в каких — случайная.

Значение χ^2 определяют по формуле

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

где O — фактически полученное количество особей (опытное); E — теоретически ожидаемое количество особей.

При анализе результатов скрещиваний удобнее пользоваться таблицей.

Таблица 3

Вычисление χ^2 при моногибридном скрещивании линий дрозофилы

Фенотипические классы	Потомки			Отклонение $O - E$	$(O - E)^2$	$\frac{(O - E)^2}{E}$
	O	расщепленно	E			
Серое тело	1205	3	1200	+5	25	0,0208
Черное тело	395	1	400	-5	25	0,0625
Итого	1600	4	1600			$\chi^2 = 0,0833$

Результаты анализа показывают, что χ^2 , полученный по опытным данным, составляет 0,0833.

Зная значение χ^2 при любом скрещивании, можно оценить статистическую достоверность расщепления, т. е. соответствие второму закону Менделя.

В примере расщепление F_2 должно соответствовать 3:1 или 1200 серых:400 черных мух.

Чтобы сделать вывод о закономерности или случайности отклонения, полученные значения χ^2 опыт сравнивают с его табличным значением ($\chi^2_{\text{табл}} = \chi^2_{\text{стат}}$).

Величина χ^2 табл зависит от двух величин — числа степеней свободы и уровня значимости (P). Эти уровни показывают вероятность нахождения параметра за пределами доверительных границ, т. е. определяют вероятность ошибки.

Принято пользоваться тремя уровнями значимости: $P_1 = 0,05$; $P_2 = 0,01$; $P_3 = 0,001$.

Таблица 4

Стандартные значения χ^2 при разных уровнях значимости

Число степеней свободы $\nu = n - 1$	Уровни значимости (P)		
	0,05	0,01	0,001
1	3,84	6,63	10,83
2	5,99	9,21	13,82
3	7,81	11,34	16,27
4	9,49	13,28	18,46
5	11,07	15,09	20,52

Чем ответственнее исследования, тем при большем уровне значимости различия должны считаться достоверными, и наоборот.

Если полученное при расчете значение χ^2 не превышает значение его в таблице, то различия между опытными и эмпирическими результатами несущественны.

Если же $\chi^2_{\text{опыт}}$ больше табличного, то опытные данные не соответствуют эмпирическим расчетам.

В приведенном примере $\chi^2_{\text{опыт}} = 0,0833$ значительно меньше $\chi^2_{\text{табл}}$ при всех уровнях значимости ($P = 0,05$; $P = 0,01$; $P = 0,001$).

Это свидетельствует о том, что расщепление в F_2 по окраске тела у дрозофил соответствует второму закону Менделя для моногенного наследования.

Занятие по теме

«Наследование при моногибридном скрещивании»

Цель занятия: освоение гибридологического метода в решении практических задач при моногибридном скрещивании.

Порядок выполнения заданий при решении задач:

- дать условное обозначение доминантных и рецессивных аллелей;
- используя обозначения генов, записать генотипы родителей;
- выписать типы гамет, образуемых родителями;
- выписать генотипы потомков. При необходимости можно воспользоваться решеткой Пеннета;
- дать ответы на вопросы задачи.

Вопросы для контроля

1. Принципы гибридологического анализа.
2. Аллельные и неаллельные гены.
3. Что такое генотип, фенотип, гомо- и гетерозигота?
4. Наследование при полном доминировании.
5. Наследование при неполном доминировании.
6. Моногибридное скрещивание.
7. Первый закон Менделя.
8. Второй закон Менделя.
9. Анализирующее скрещивание.
10. Плейотропный эффект действия гена.

Задания

1. У дрозофилы ген V , отвечающий за развитие нормальных крыльев, доминирует над геном v — зачаточные крылья. При скрещивании мух с нормальными крыльями с особями с зачаточными крыльями гибриды F_1 имели нормальные крылья. В F_2 от скрещивания гибридов F_1 вылетело 1211 потомков с нормальными и 427 с зачаточными крыльями.

- Укажите генотип одного из родителей, имеющего нормальные крылья.
- Сколько гамет может дать любой из родителей?
- Какое соотношение по генотипу может быть в F_2 ?
- Сколько в F_2 могло быть гомозиготных мух с нормальными крыльями?
- Сколько в F_2 могло быть гетерозиготных мух с нормальными крыльями?

2. В одном из опытов Г. Мендель изучил наследование формы семян. Для этого он скрестил растения с гладкими и морщинистыми горошинами. В F_1 все растения имели гладкие семена, среди гибридов второго поколения было 5475 растений с гладкими семенами и 1850 — с морщинистыми (расщепление в F_2 2,96:1, примерно 3:1).

- Сколько типов гамет могли дать растения F_1 ?
- Сколько растений в F_1 были гетерозиготными?
- Сколько типов генотипов было у растений F_2 ?
- Сколько растений F_2 могли быть доминантными гомозиготами?
- Сколько растений в F_2 могли быть гетерозиготами?

3. У собак породы пойнтер узкая грудная клетка доминирует над широкой. Гомозиготный узкогрудый кобель был скрещен с тремя гомозиготными широкогрудыми сучками. В F_1 родилось 14 щенят, половина из которых были женского пола. В дальнейшем самок F_1 скрестили с кобелем такого же генотипа. В F_2 родилось 28 щенят.

- Сколько щенят в F_1 будут гетерозиготными?
- Сколько разных генотипов будут иметь щенята F_1 ?
- Сколько разных фенотипов по строению грудной клетки было у щенят F_2 ?
- Сколько щенят в F_2 могут быть гетерозиготными?
- Сколько щенят в F_2 могли быть широкогрудыми?

4. У собак короткая шерсть доминирует над длинной. Гомозиготная короткошерстная сучка была повязана (спарена) с кобелем, имеющим длинную шерсть. В F_1 родилось 5 щенят женского пола, которых в дальнейшем скрестили с кобелем такого же генотипа, как у самок. В F_2 родилось 24 щенка.

- Сколько щенят в F_1 будут гетерозиготными?
- Сколько разных генотипов могут иметь щенята F_1 ?
- Сколько разных фенотипов по длине шерсти было в F_2 ?
- Сколько щенят F_2 могут быть гетерозиготными?
- Сколько щенят в F_2 могли иметь длинную шерсть?

5. У крупного рогатого скота мясного направления продуктивности обнаружена рецессивная мутация — двойная мускулатура (mh). Лocus этой мутации локализован во второй хромосоме. Общая живая масса у мутантов на 20% выше, чем у нормальных по этому признаку животных.

Спермой быка с двойной мускулатурой ($mhmh$) было осеменено 140 гомозиготных коров с нормальной мускулатурой ($MhMh$). От них родилось 130 телят с нормальной мускулатурой. Через 18 месяцев телочек F_1 осеменили спермой гетерозиготного быка с нормальной мускулатурой. Родилось 64 теленка.

- Сколько телят в F_1 будут гетерозиготными?
- Сколько разных генотипов будут иметь телята F_1 ?
- Сколько разных фенотипов имелось в F_2 по строению мускулатуры?
- Сколько телят в F_2 могут быть гетерозиготными?

- Сколько телят в F_2 могли иметь двойную мускулатуру?

6. У диких лисиц встречаются альбиносы. Их окраска рецессивна по отношению к окраске диких лисиц. От двух белых самок — альбиносов и рыжего самца родилось 8 рыжих щенят. После выращивания гибридных самок F_1 спарили с самцом такого же генотипа, как самки. В F_2 родилось 24 щенка.

- Сколько щенят в F_1 будут гетерозиготными?
- Сколько разных генотипов будут иметь щенки F_1 ?
- Сколько разных фенотипов по окраске было у щенят F_2 ?
- Сколько щенят в F_2 могут иметь рыжий окрас и быть гетерозиготными?
- Сколько щенят в F_2 могли быть альбиносами?

7. Окрас серебристо-соболоиной норки (F) доминирует над коричневой (стандарт — f). Гомозиготность по гену F приводит к гибели щенят. Серебристо-соболоиная норка имеет резкую контрастность в окраске пуховых и кроющих волос.

При скрещивании серебристо-соболоиных норок между собой родилось 63 щенка.

- Сколько типов гамет может быть у материнской особи?
- Сколько генотипов было у щенят F_1 ?
- Сколько фенотипов было у щенят F_1 ?
- Какое расщепление по фенотипу наблюдается у щенят F_1 ?
- Сколько родилось диких (стандартных) щенят?

8. У тонкорунных овец однородная шерсть доминирует над неоднородной. От гетерозиготных родителей тонкорунных овец родилось 48 ягнят.

- Сколько типов гамет могли иметь каждый из родителей?
- Сколько ягнят будут иметь неоднородную шерсть?
- Сколько генотипов может быть у ягнят?
- Сколько фенотипов у ягнят?
- Сколько ягнят могли иметь однородную шерсть?

9. У радужной форели ген G, определяющий золотой окрас, неполно доминирует над нормальной окраской (g). У гибридов F_1 — темно-желтая масть.

Самки темно-желтого окраса были скрещены с нормальным самцом. В F_1 получено 118 темно-желтых потомков и 108 нормальной окраски. В родословной нормальной по окрасу рыб не встречались потомки с золотой окраской. При скрещивании гибридов F_1 между собой появились потомки трех типов.

- Какой генотип был у самок темно-желтого окраса?
- Какой генотип был у самца с нормальным окрасом?
- Сколько типов гамет мог дать гибрид F_1 ?
- Сколько типов генотипов может быть у потомков F_2 ?
- Какое расщепление по фенотипу могло быть в F_2 ?

10. У радужной форели имеется рецессивный аутосомный ген альбинизма — a , окрашенная форма — A .

В специальном опыте в США при оплодотворении икры окрашенной формы форели с самцом-альбиносом все потомство F_1 имело окрашенное тело. При дальнейшем скрещивании гибридов F_1 между собой появилось 22 534 рыбки.

- Сколько типов гамет могут дать гибриды F_1 ?
- Сколько разных генотипов может быть у гибридов F_2 ?
- Сколько разных фенотипов будет в F_2 ?
- Сколько могло быть среди F_2 альбиносов?
- Сколько могло быть окрашенных гомозигот?

11. У рыб известна мутация голубой карп — bl , которая рецессивна по отношению к неголубому карпу — Bl .

Неголубые матки были оплодотворены спермой голубого самца. От скрещивания получили 1300 голубых и 1424 неголубых потомка.

- Какой генотип голубого самца?
- Какой генотип неголубой самки?
- Сколько типов гамет могут дать неголубые самки в F_1 ?
- Сколько типов гамет могли дать неголубые потомки от данного скрещивания?
- От разведения потомков между собой какое расщепление будет по фенотипу?

12. У карпа есть рецессивная мутация g — золотые особи, точнее, красные и оранжевые с черными глазами. Этот ген используют для маркировки линий при скрещивании.

Икру гомозиготного дикого карпа (сазана) оплодотворили спермой золотого карпа. В дальнейшем было проведено скрещивание между гибридами F_1 . Появилось 424 потомка в F_2 .

- Сколько типов гамет могли дать гибриды F_1 ?
- Какое расщепление по фенотипу было у карпов F_2 ?
- Сколько среди гибридов F_2 было гомозиготных?
- Сколько среди гибридов F_2 было золотистых карпов?
- Сколько в F_2 было рыб дикого типа?

13. Среди многообразия окрасов у нутрий встречаются зверьки желтой окраски волосяного покрова — золотистые нутрии. Эта доминантная мутация (V), в гомозиготном состоянии ген летален. Дикая, коричневая окраска детерминирована геном v.

От скрещивания 320 желтых нутрий с самцами такого же генотипа родилось 1060 щенят, из них желтых было в два раза больше, чем коричневых.

- Какой генотип был у желтых маток?
- Сколько желтых самцов были гомозиготными?
- Какой генотип был у коричневых щенков?
- Сколько коричневых самок от данного скрещивания были гомозиготными?
- Сколько желтых щенят были гомозиготными?
- Сколько желтых щенят были гетерозиготными?

14. У английской породы овец дорсет выявлен доминантный мутантный ген Д — суперразвитие мускулатуры. Локализован в 18-й хромосоме. У мутантов масса мускулатуры на 32% выше, чем у нормальных.

От гетерозиготных родителей с суперразвитой мускулатурой родилось 56 ягнят.

- Сколько из них будут иметь суперразвитую мускулатуру?
- Сколько ягнят с суперразвитой мускулатурой будут гетерозиготными?
- Сколько типов гамет мог дать любой из родителей?
- Сколько ягнят будут иметь нормальную мускулатуру?
- Сколько типов гамет может быть у ягнят с нормальной мускулатурой?

15. У собак прямая шерсть доминирует над курчавой. У гибридов F_1 шерсть волнистая (неполное доминирование). Курчавая самка, родители которой имели волнистую шерсть, несколько раз спаривалась с самцом, имеющим волнистую шерсть. В результате родилось 24 щенка.

- Сколько типов гамет может образовать курчавая самка?
- Сколько щенят из 24 могли иметь курчавую шерсть?
- Сколько типов гамет могут иметь щенята с волнистой шерстью?
- Сколько щенят имели волнистую шерсть?
- Сколько щенят имели прямую шерсть?

16. Для кур породы брама характерно медленное оперение (К), которое неполно доминирует над быстрым оперением (к). Последнее проявляется у яичных пород (белый леггорн).

Гомозиготных кур породы брама скрестили с гомозиготными петухами породы леггорн. Потомство F_1 в дальнейшем спаривалось между собой. Вылупилось 840 цыплят F_2 .

- Сколько типов гамет могли дать гибриды F_1 ?
- Какое расщепление по фенотипу было у цыплят F_2 ?
- Сколько среди гибридов F_2 было гомозиготных цыплят?
- Сколько цыплят F_2 имели промежуточную скорость роста перьев?
- Сколько цыплят в F_2 имели быстрое оперение?

17. У аляскинских и карельских лаек встречается карликовость — аутосомная рецессивная мутация (а). При скрещивании карликовых карельских лаек с самцом нормального роста (АА) в F_1 родились нормальные щенята. От спаривания гибридного потомства F_1 между собой родилось 16 щенят, из них 12 имели нормальный рост и 4 карликовый.

- Сколько типов гамет могут образовать гибриды F_1 ?
- Сколько типов гамет может дать карликовое потомство?
- Сколько гибридов F_1 могут быть гетерозиготными?
- Сколько гибридов F_2 могут быть гомозиготными?
- Сколько щенят в F_2 могут быть доминантными гомозиготами?

18. У собак жесткая шерсть (А) доминирует над нормальной (а). Самка с нормальной шерстью, оба родителя которой имели жесткую шерсть, несколько раз спаривалась с гетерозиготным жесткошерстным самцом, в результате получили 16 щенят.

- Сколько типов гамет могут образовывать самки с нормальной шерстью?
- Сколько типов гамет могли дать родители нормальношерстной самки?
- Сколько щенят из 16 могли иметь жесткую шерсть?
- Сколько щенят могли иметь нормальную шерсть?
- Сколько жесткошерстных щенят были гомозиготными?

19. У некоторых пород собак имеется аномальный прикус. Это рецессивно-аутосомный признак. Нормальный прикус доминирует над аномальным.

Сучка породы немецкая овчарка, имеющая аномальный прикус, была повязана (случена) с кобелем с нормальным прикусом. Родилось 5 щенят с нормальным прикусом. Гибридных сучек F_1 скрестили с кобелем такого же генотипа, как самки. Родилось 24 щенка.

- Сколько типов гамет могли дать гибриды F_1 ?
- Какое расщепление по фенотипу могло быть в F_2 ?
- Сколько среди щенят F_2 могло быть гомозиготных?
- Сколько среди гибридов F_2 могло быть щенят с аномальным прикусом?
- Сколько щенят среди гибридов F_2 могли иметь нормальный прикус?

20. У некоторых пород собак встречается олигодонтия (недостаточное число зубов), которая наследуется по рецессивному типу. Нормальный зубной аппарат доминирует над олигодонтией.

Сучек породы доберман, имеющих олигодонтию, повязали (спарили) со здоровым кобелем по данному признаку. От этого спаривания родилось шесть здоровых щенят. Гибридных сучек F_1 скрестили с кобелем такого же генотипа, как сучки. Родилось 30 щенят.

- Сколько типов гамет могут дать гибриды F_1 ?
- Какое расщепление по генотипу может быть в F_2 ?
- Сколько среди щенят F_2 могло быть гомозиготных?
- Сколько среди гибридов F_2 могло быть щенят с олигодонтией?
- Сколько щенят среди гибридов F_2 имели нормальное число зубов?

21. В США выведены бесхвостые овцы — рецессивная мутация (aa).

Бесхвостые матки спаривались с хвостатым самцом. В F_1 родилось 38 хвостатых ягнят и 42 бесхвостых. В родословной маток хвостатых предков не было.

- Сколько типов гамет могут дать матери потомков F_1 ?
- Сколько типов гамет могло быть у отца?
- Сколько ягнят, имеющих хвост, были гетерозиготными?
- Сколько бесхвостых ягнят были гетерозиготными?
- Могут ли появиться у бесхвостых овец в дальнейшем хвостатые?

22. У норок есть мутация джет (N) (сплошная черная), которая неполно доминирует над стандартным типом (n). Окраска гетерозигот носит название «черный янтарь».

При скрещивании стандартных норок с самцами джет родилось гибридное потомство F_1 , которое в дальнейшем спаривалось между собой. Родилось 124 щенка.

- Сколько типов гамет могли дать гибриды F_1 ?
- Какое расщепление по фенотипу могло быть у щенят?
- Сколько среди гибридов F_2 могло быть гомозиготных щенят?
- Сколько щенят F_2 могли иметь окраску черный янтарь?
- Сколько среди гибридов F_2 было щенят стандартного типа?

23. У кур есть мутация голошейка Na. Они не имеют пера и пуха на шее. В некоторых странах голошейки используются в мясном птицеводстве. Мутация неполно доминантная: гетерозиготы имеют на шее пучки коротких перьев.

Скрещивали нормальных кур папа с петухами породы голошейка NaNa. Затем гибридов F_1 скрестили между собой. В F_2 вылупилось 120 цыплят.

- Сколько типов гамет могли дать гибриды F_1 ?
- Какое расщепление по фенотипу было у цыплят в F_2 ?
- Сколько среди гибридов F_2 было гомозиготных цыплят?
- Сколько цыплят в F_2 имели на шее пучки коротких перьев?
- Сколько в F_2 было цыплят с нормальным оперением?

24. У кур породы гудан хохол контролируется неполностью доминантным аутосомным геном Cg , отсутствие хохла — cg .

При скрещивании хохлатых петухов $CgCg$ и кур без хохла ($cgcg$) в F_1 вылупились цыплята с неполно выраженным хохлом. В дальнейшем гибриды F_1 скрещивали между собой. В F_2 вылупилось 100 цыплят.

- Сколько гамет может дать гибрид F_1 ?
- Сколько цыплят в F_2 были хохлатые?
- Сколько цыплят в F_2 имели неполно выраженную хохлатость?
- Сколько цыплят в F_2 не имели хохла?
- Сколько цыплят были гомозиготными в F_2 ?

25. Норки тень имеют сильно осветленную подпушь. Верхний более темный ярус волос, располагаясь над светлой подпушью, создает вуаль. Мутация определяется геном S^h . В гомозиготном состоянии ген S^h летален, ss — стандартный тип.

При скрещивании норок тень ($S^h s$) между собой родилось 24 щенка.

- Сколько типов гамет могли дать норки тень?
- Какое расщепление по фенотипу могло быть у щенят F_1 ?
- Сколько среди гибридов F_1 могло быть гомозиготных щенят?
- Сколько щенят F_1 имели окраску тень?
- Сколько щенят погибает в период эмбриогенеза?

26. В совхозе «Караязский» (Азербайджан) был проведен учет щенков нутрий, полученных от скрещивания 1400 белых азербайджанских самок (доминантная мутация — W) и таких же по генотипу и фенотипу самцов. Ген W в гомозиготном состоянии летален. От этого скрещивания родилось 5308 щенков, из них белых было в два раза больше, чем коричневых (стандарт — w).

- Сколько белых азербайджанских самок были гетерозиготными?
- Сколько белых самцов были гомозиготными?
- Сколько зверей стандартного типа F_1 были гомозиготными?
- Сколько среди белых щенят F_1 было гетерозигот?
- Сколько среди белых щенят F_1 было гомозигот?

27. Сорт ячменя с двурядным колосом скрещивали с многорядным. В F_1 получили 128 растений с двурядным колосом, в F_2 — 496.

- Сколько типов гамет может образовать растение F_1 , имеющее двурядный колос?
- Сколько растений F_1 могли быть гетерозиготными?
- Сколько растений в F_2 могли иметь многорядный колос?
- Сколько растений, имеющих двурядный колос, могло быть в F_2 ?
- Сколько могло быть в F_2 гомозиготных растений?

28. У растения ночной красавицы красная окраска цветков R не полностью доминирует над белой (r). У гибридов F_1 окраска цветков розовая. Гибридные растения F_1 скрестили между собой. Выросло 168 растений F_2 с красными, розовыми и белыми цветками.

- По какому типу наследуется окраска цветков?
- Сколько типов гамет дает растение F_1 ?
- Сколько типов гамет может дать растение F_2 с белыми цветками?
- Сколько растений имели в F_2 розовые цветки?
- Сколько растений в F_2 имели красные цветки?

29. У ячменя имеется ген, обуславливающий появление растений-альбиносов, которые погибают в фазе всходов. Он является рецессивным по отношению к доминантной аллели, обуславливающей нормальное развитие хлорофилла. От скрещивания двух гетерозиготных по данному гену растений ячменя получили 672 плодоносящих растения.

- Сколько типов гамет может образовать гетерозиготное растение?
- Сколько растений могли погибнуть в фазе всходов?
- Сколько плодоносящих растений может дать нерасщепляющееся потомство?
- При скрещивании гетерозиготного растения с гомозиготным зеленым получили 124 растения. Сколько из них могут быть гетерозиготными?
- Сколько растений при таком скрещивании могут иметь зеленую окраску листьев?

30. У растения фасоли черная окраска семян (A) доминирует над белой (a).

Растение, гомозиготное по черной окраске, скрещено с белосеменным растением. В F_1 выросло 84 потомка с черной окраской семян. Затем потомство F_1 скрестили с белосеменным растением. Получили 326 растений F_2 .

- Сколько типов гамет могли дать растения F_1 ?
- Сколько растений F_1 могли быть гетерозиготными?
- Сколько разных генотипов могли иметь растения F_2 ?
- Сколько в F_2 могло быть белосеменных растений?
- Сколько в F_2 могло быть растений с черными семенами?

31. У томатов ген, обуславливающий высокий рост, доминирует над геном карликовости.

Гомозиготное высокорослое растение томата было скрещено с карликовым. Гибриды F_1 имели высокий рост. Гибридов F_1 вновь скрестили и получили в F_2 360 потомков.

- Сколько типов гамет могли дать растения F_1 ?
- Сколько растений F_1 могли быть гетерозиготными?
- Сколько разных генотипов могли иметь растения F_2 ?
- Сколько растений в F_2 могло иметь карликовый рост?
- Сколько в F_2 могло быть высокорослых растений?

32. У томатов гладкая кожица плодов доминирует над опушенной.

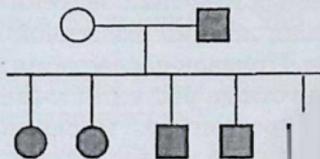
Проведено скрещивание томата с гладкой кожицей плодов и томата с опушенной кожицей. 120 гибридов F_1 имели гладкую кожицу плодов. Далее их скрестили с томатами аналогичного генотипа. Получили в F_2 424 потомка.

- Сколько типов гамет могли дать растения F_1 ?
- Сколько растений F_1 могли быть гетерозиготными?
- Сколько разных генотипов могли иметь растения F_2 ?
- Сколько растений в F_2 могли иметь опушенную кожицу плодов?
- Сколько в F_2 могло быть растений с гладкой кожицей плодов?

33. Голубоглазый мужчина, родители которого имели карие глаза, женился на кареглазой женщине, у отца которой глаза были голубые, а у матери карие. От этого брака родился один ребенок, глаза которого оказались карими.

- Укажите генотип женщины.
- Укажите генотип отца женщины.
- Укажите генотип матери мужа женщины.
- Укажите генотип отца мужа женщины.
- Какой генотип мог быть у ребенка этой супружеской пары?

34. В семейной родословной (рис. 8) встречается полидактилия (лишний палец), которая наследуется как доминантный признак.



Знак:  — полидактилия
 — пятипалость

Рис. 8

Родословная человека

Учитывая число пальцев у детей этой пары, какой может быть генотип у их отца?

- Какой генотип у детей этой пары?
- Если один из сыновей женится на женщине с малым числом пальцев, то какой фенотип будут их детей?
- Если совершается брак между дядей и его племянницей, то могут ли у них появиться дети без полидактилии?
- Какова вероятность, что от этого брака у детей не будет полидактилии?

35. Иммуность к головне у овса доминирует над восприимчивостью к этой болезни.

От скрещивания гомозиготных иммунных растений с особями, поражаемыми головней, появилось потомство,

устойчивое к головне. От скрещивания таких растений между собой у гибридов F_2 выросло 166 растений.

- Сколько типов гамет может дать гибридное потомство F_1 ?
- Сколько иммунных растений было в F_2 ?
- Укажите генотип гомозиготных иммунных растений, сколько их было?
- Сколько гетерозиготных иммунных растений было в F_2 ?
- Сколько поражаемых головней растений было в F_2 ?

36. У растения ячменя ломкий колосовой стержень доминирует над неломким. Признак наследуется моногенно.

Скрещивали гомозиготные растения ячменя с ломким колосовым стержнем с растением, имеющим неломкий стержень. В F_1 все растения имели ломкий колосовой стержень. От скрещивания гибридов F_1 между собой выросло 116 гибридов F_2 , среди которых встречались обе формы колосового стержня.

- Сколько типов гамет может дать растение F_1 ?
- Сколько растений в F_2 могли иметь неломкий стержень?
- Сколько растений, имеющих ломкий колосовой стержень, было в F_2 ?
- Сколько растений F_2 могут быть гетерозиготными?
- Сколько растений F_2 были гомозиготными по доминантному гену?

37. У растения риса редуцированные колосковые чешуи определяются доминантным геном Q , форма удлиненной колосковой чешуи — рецессивным геном q .

Скрещивали гомозиготные растения риса с редуцированными колосковыми чешуями с формой, имеющей удлиненные колосковые чешуи. В F_1 все растения имели редуцированные колосковые чешуи. В F_2 от скрещивания гибридов F_1 между собой выросло 396 потомков, которые имели разные колосковые чешуи.

- Сколько типов гамет может дать растение F_1 , имеющее редуцированные чешуи?
- Сколько растений в F_2 могли иметь удлиненные колосковые чешуи?
- Сколько растений, имеющих редуцированные чешуи, могло быть в F_2 ?

- Сколько растений F_2 являются гетерозиготными?
- Сколько могло быть в F_2 гомозиготных растений?

38. У некоторых образцов сорго оба цветка в плодущем колоске образуют зерновки. Признак двузерности (А) доминирует над однозерностью (а) и контролируется моногенно.

При скрещивании двузернистого растения сорго с однозернистой формой у гибридов F_1 в плодущем колоске развивалась двузернистость. От скрещивания гибридов F_1 между собой в F_2 появилось 256 растений разного типа зернистости.

- Сколько типов гамет может дать растение F_1 , имеющее двузернистость?
- Сколько растений F_2 могли быть однозерными?
- Сколько растений, имеющих двузерность, могло быть в F_2 ?
- Сколько среди растений F_2 могло быть гомозиготных?
- Сколько растений F_2 могли быть гетерозиготными?

39. У чечевицы пурпурная окраска боба доминирует над зеленой. Скрещивали гомозиготные растения, имеющие пурпурную окраску боба, с гомозиготным зеленым растением. 112 гибридов F_1 имели пурпурную окраску бобов. Далее их скрестили с растением чечевицы аналогичного генотипа. В F_2 получили 324 потомка.

- Сколько типов гамет могли дать растения F_1 ?
- Сколько растений F_1 могли быть гетерозиготными?
- Сколько разных генотипов могли иметь растения F_2 ?
- Сколько растений в F_2 могли дать зеленые бобы?
- Сколько растений в F_2 могли иметь пурпурную окраску бобов?

40. Галактоземия (неспособность человеческого организма усваивать молочный сахар) наследуется как рецессивный признак (а). Успехи современной медицины позволяют предупредить развитие болезни и избежать последствий нарушения обмена.

Один из супругов гомозиготен по гену галактоземии, но развитие болезни у него было предупреждено диетой, а второй гетерозиготен по галактоземии.

- Укажите генотип гетерозиготного по галактоземии супруга.

- Сколько разных типов гамет может у него быть?
- Укажите генотип детей, рожденных от этой пары.
- Может ли родиться фенотипически здоровый ребенок у этой супружеской пары?
- Может ли родиться ребенок, больной галактоземией?

ДИГИБРИДНОЕ И ПОЛИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ

Это скрещивание организмов, различающихся по двум парам признаков. Г. Мендель одновременно учитывал наследование двух признаков у гороха. В одном из опытов он скрестил растения с гладкими желтыми семенами с растением, имеющим морщинистые зеленые семена. У гороха гладкие семена доминируют (В) над морщинистыми (b), желтый окрас (А) — над зеленым (а).

Гены А и В — не аллельные, локализованы в разных хромосомах и занимают разные локусы на них.

РР:	ААВВ	×	ааbb
Фенотипы:	желтые гладкие		зеленые морщинистые

Поскольку родительские формы гомозиготные, они могут дать лишь по одному типу гамет (АВ и ab). От сочетания этих гамет появится гибридное потомство F_1 , АаВb. По фенотипу все потомство F_1 будет одного типа — желтые гладкие, наследование идет по первому закону. По генотипу потомство F_1 дигетерозиготное (гетерозиготность по двум генам).

При самоопылении гибридов F_1 в потомстве F_2 Г. Мендель обнаружил присутствие четырех типов семян: 315 гладких желтых, 108 гладких зеленых, 101 морщинистое желтое и 32 морщинистых зеленых. При сокращении это расщепление соответствует соотношению 9:3:3:1. Наряду с родительскими признаками в F_2 появилось два новых сочетания (гладкие зеленые и морщинистые желтые). Сходное расщепление в F_2 было получено Менделем и по другим парам признаков. Расщепление 9:3:3:1 — это типичное расщепление при учете двух признаков.

При самоопылении гибридов гороха F_1 в F_2 появилось более сложное расщепление по генотипу. Гибриды F_1 , АаВb могут дать гаметы четырех типов АВ, Ab, aВ и ab. Каждая

гамета несет два разных гена, так как аллель *A* может комбинироваться с равной вероятностью с аллелью *B* и *b*, аллель *a* — также с *B* и *b*.

Для удобства анализа F_2 воспользуемся решеткой Пеннета.

Гаметы		Фенотипы и генотипы			
		δ	δ	δ	δ
σ	σ	AB	Ab	aB	ab
	AB	AABB желтый гладкий	AABb желтый глад- кий	AaBB желтый гладкий	AaBb желтый глад- кий
Ab	AABb желтый гладкий	AAbb желтый мор- щинистый	AaBb желтый гладкий	Aabb желтый мор- щинистый	
aB	AaBB желтый гладкий	AaBb желтый глад- кий	aaBB зеленый гладкий	aaBb зеленый глад- кий	
ab	AaBb желтый гладкий	Aabb желтый мор- щинистый	aaBb зеленый гладкий	aabb зеленый морщинистый	

Мендель показал, что наследование каждой пары признаков идет независимо от других признаков. Учтем только желтые и зеленые семена. Получим в F_2 12 желтых и 4 зеленых. При сокращении возникает расщепление 3:1 по этому признаку. Гладких было 12, морщинистых 4, и тоже расщепление 3:1 по второму признаку. При перемножении этих данных $(3:1) \times (3:1)$ получим расщепление 9:3:3:1. Полученные результаты дали основание Менделю обосновать третий закон — закон независимого наследования признаков. «Поведение в гибридном соединении каждой пары различающихся признаков независимо от других различий у обоих исходных родителей», — писал Мендель. Как мы увидим далее, этот закон справедлив только тогда, когда гены локализованы в разных хромосомах.

По решетке Пеннета можно видеть, что случайное сочетание гамет способствует проявлению в F_2 девяти различных генотипических классов.

Статистическая обработка данных, полученных Менделем на горохе, представлена в таблице 5.

Для определения теоретически ожидаемого расщепления суммируем ожидаемое соотношение $9 + 3 + 3 + 1 = 16$. Всего учтено 556 горошин. Определяем $1/16$ долю из них. $556 : 16 = 34,75$. Тогда желтых гладких должно быть $34,75 \cdot 9 = 312,5$; желтых морщинистых $34,75 \cdot 3 = 104,25$; столько же зеленых гладких; зеленых морщинистых — $34,75$. Величину степеней свободы (ν) определим по формуле $\nu = n - 1$, $n = 4$, тогда $\nu = 4 - 1 = 3$. Воспользуемся таблицей. Будем пользоваться третьей строкой. При уровне вероятности 0,05 χ^2 может быть 7,81. Эта величина значительно выше 0,47. Следовательно, различия между теоретически ожидаемым и наблюдаемым являются случайными, и наблюдаемое Менделем на горохе расщепление в F_2 соответствует расщеплению 9:3:3:1.

Таблица 5

Результаты количественного анализа наследования окраса и формы семян гороха

Показатели	Желтые гладкие	Желтые морщини- стые	Зеленые гладкие	Зеленые морщи- пистые	Всего
Наблюдаемое Менделем расщепление	315	101	108	32	556
Ожидаемое соотношение	9	3	3	1	
Теоретически ожидаемое расщепление (q)	312,5	104,25	104,25	34,75	
Отклонение фактического расщепления от ожидаемого (d)	2,5	3,25	3,75	2,75	
d^2	6,25	10,562	14,062	7,562	
$\chi^2 = (d^2/q)$	0,02	0,101	0,135	0,218	0,474

Если учитывается более двух признаков, то такое скрещивание называется полигибридным. При скрещивании двух гомозиготных организмов, различающихся по 3 генам, в F_1 все потомство будет одного типа. Введем обозначения этих генов: А — желтые семена; а — зеленые; В — гладкие; в — морщинистые семена; С — пурпурная окраска цветков; с — белая окраска цветков.

РР: ♀ ААВВСС × ♂ ааbbcc
 Гаметы: АВС abc
 Гибриды F_1 АаВbСс

Гибриды имеют желтые гладкие семена и пурпурные цветки. Чтобы определить, сколько типов гамет образует гибридный организм F_1 , можно воспользоваться правилом Менделя. Число сортов гамет, образуемых организмом того или иного генотипа, равно 2, возведенным в степень, равную степени гетерозиготности, т. е. моногетерозигота дает $2^1 = 2$ гаметы, дигетерозигота — $2^2 = 4$, тригетерозигота — $2^3 = 8$. В нашем примере будут следующие 8 гамет: АВС; АВс; AbC; Abc; аВС; аВс; abC; abc. При скрещивании гибридов F_1 может быть 64 комбинации:

- 27 А-В-С- — желтые гладкие семена, пурпурные цветки;
- 9 А-В-аа — желтые гладкие семена, белые цветки;
- 9 ааВ-С- — зеленые гладкие семена, пурпурные цветки;
- 9 А-bbС- — желтые морщинистые семена, пурпурные цветки;
- 3 ааВ-сс — зеленые гладкие семена, белые цветки;
- 3 А-bbcc — желтые морщинистые семена, белые цветки;
- 3 аabbСс — зеленые морщинистые семена, пурпурные цветки;
- 1 аabbcc — зеленые морщинистые семена, белые цветки.

При этом скрещивании могут быть тригетерозиготы, дигетерозиготы, моногетерозиготы и гомозиготные особи.

Особенности наследования в F_2 с учетом разного числа генов представлены в таблице 6.

При анализе полигибридных скрещиваний удобно пользоваться фенотипическими радикалами, т. е. той частью генотипа, которая определяет фенотип.

Таблица 6

Количественные закономерности образования гамет гибридами F_1 и расщепления F_2 при различных типах скрещивания (n — число учитываемых признаков)

Показатели	Тип скрещивания (...гибридоо)		
	Моно	Ди	Поли
Число типов гамет, образуемых гибридом F_1	2	$2^2 = 4$	2^n
Число комбинаций гамет в F_2	4	$4^2 = 16$	4^n
Число фенотипов в F_2	2	$2^2 = 4$	2^n
Число генотипов в F_2	3	$3^2 = 9$	3^n
Расщепление по фенотипу в F_2	3 + 1	$(3 + 1)^2 = 1 + 2 + 2 + 4 + 1 + 2 + 1 + 2 + 1$	$(3 + 1)^n$
Расщепление по генотипу в F_2	1 + 2 + 1	$(1 + 2 + 1)^2 = 1 + 2 + 2 + 4 + 1 + 2 + 1 + 2 + 1$	$(1 + 2 + 1)^n$

Например, генотипы ААВВ, АаВВ, ААВв, АаВв имеют одинаковый фенотип, т. е. будут зеленые гладкие. Поэтому фенотипический радикал таких растений А-В-, вместо второй аллели ставится черточка. Фенотипический радикал зеленых морщинистых А-вв, желтых гладких ааВ-, желтых морщинистых — аавв.

Если учитывать два независимых признака, то скрещивание гибридного организма с рецессивным даст в $F_2 = F_1$ расщепление 1:1:1:1.

РР: АаВв × ааbb
 Гаметы: АВ Ab аВ ab ab
 F_2 : АаВв Аaabb ааВв аaabb
 желтые желтые зеленые зеленые
 гладкие морщинистые гладкие морщинистые

В анализирующем скрещивании при учете двух признаков появятся в F_2 потомки четырех фенотипов и четырех генотипов. Если же учитывают три независимых признака, то в F_2 расщепление по фенотипу и генотипу может

быть 1:1:1:1:1:1:1. Анализирующее скрещивание широко используется при составлении генетических карт.

Занятие по теме «Наследование при дигибридном и полигибридном скрещивании»

Цель занятия: освоение гибридологического анализа при ди- и полигибридном скрещивании.

Вопросы для контроля

1. Что такое ди- и полигибридное скрещивание?
2. Сколько типов гамет образует дигетерозигота?
3. Сколько потомков в F_2 при дигибридном скрещивании?
4. Сколько генотипов в F_2 при дигибридном скрещивании?
5. Третий закон Менделя и его доказательство.
6. Сколько типов гамет образует тригетерозигота?
7. Сколько генотипов в F_2 при тригибридном скрещивании?
8. Какое расщепление по фенотипу в анализирующем скрещивании при учете двух пар признаков?

Задания

41. В одном из опытов Мендель скрестил растения с гладкими желтыми семенами с растениями, семена которых были морщинистые и зеленые. В F_1 все растения имели гладкие желтые семена. От самоопыления гибридов F_1 было получено 556 растений четырех типов.

- Сколько разных генотипов могло быть в F_1 ?
- Сколько типов гамет может дать гибрид F_1 ?
- Сколько разных генотипов могло быть в F_2 ?
- Сколько растений F_2 могли иметь гладкие желтые семена?
- Сколько растений в F_2 могли иметь зеленые морщинистые семена?

42. У морских свинок черная окраска шерсти (В) доминирует над белой (b), грубошерстность (R) — над гладкой шерстью (r). Гены R и B наследуются независимо.

Множественно скрещивали гомозиготных морских свинок черной окраски, имеющих грубую шерсть, с гомозиготными гладкошерстными белыми самцами. Гибридов F_1 скрестили с такими же самцами. Родилось 80 потомков.

- Сколько разных генотипов могло быть у гибридов F_1 от этого скрещивания?
- Сколько разных типов гамет могут дать гибриды F_1 ?
- Какое расщепление по фенотипу было в F_2 ?
- Сколько гибридов F_2 могут иметь белую гладкую шерсть?
- Сколько гибридов F_2 могут иметь черную гладкую шерсть?

43. Черную грубошерстную морскую свинку скрещивали с грубошерстным альбиносом (см. условия предыдущей задачи). В потомстве оказалось 13 черных грубошерстных, 15 грубошерстных альбиносов, 5 черных гладкошерстных и 5 гладкошерстных альбиносов.

- Сколько среди потомков было грубошерстных свинок?
- Сколько типов гамет может дать мать?
- Сколько типов гамет может дать отец?
- Может ли быть расщепление у потомков при дальнейшем скрещивании гладкошерстных альбиносов?
- Сколько типов гамет могут дать черные гладкошерстные морские свинки?

44. У тыквы белая окраска плодов определяется геном W , окрашенность — w ; дисковидная форма плода — S , шаровидная — s . Гены локализованы в разных хромосомах.

От скрещивания гомозиготных растений, имеющих белые плоды шаровидной формы, с гомозиготными растениями, дающими окрашенные плоды дисковидной формы, в F_1 получено 126 растений, в F_2 — 1012.

- Сколько растений F_1 могут иметь белые дисковидные плоды?
- Сколько типов гамет может дать растение F_1 ?
- Сколько растений F_2 могут иметь окрашенные дисковидные плоды?
- Сколько разных генотипов может быть в F_2 ?
- Сколько растений в F_2 могут иметь белые шаровидные плоды?

45. Белое дисковидное растение, скрещенное с белым шаровидным, дает $3/8$ белых дисковидных, $3/8$ белых шаровидных, $1/8$ желтых дисковидных и $1/8$ желтых шаровидных (см. предыдущую задачу). Выросли 176 растений.

- Укажите генотип материнского растения?
- Укажите генотип отцовского растения?
- Сколько типов гамет может дать материнское растение?
- Сколько типов гамет может дать отцовское растение?
- Сколько растений от этих родителей являются гомозиготными по двум генам?

46. У собак короткая шерсть определяется геном L , длинная — l ; укороченная нижняя челюсть (t) рецессивна к нормальной (T). Оба признака наследуются независимо.

Гомозиготный короткошерстный кобель с нормальной челюстью был спарен с тремя гомозиготными сучками, у которых шерсть длинная и укороченная челюсть. Родилось 10 щенят, из которых 5 сучек. Все они были короткошерстными с нормальной челюстью. В дальнейшем гибридных сучек F_1 скрестили с кобелем такого же генотипа. Родилось 16 щенят.

- Сколько потомков F_1 были дигетерозиготными?
- Сколько типов гамет могут дать щенки F_1 ?
- Сколько щенков F_2 были гомозиготными?
- Сколько щенят F_2 были длинношерстными и имели укороченную челюсть?
- Сколько щенят F_2 были короткошерстными и имели нормальную челюсть?

47. У собак короткий хвост (L) доминирует над длинным (l). Гомозигота LL вызывает леталь. Нормальное зрение (R) доминирует над катарактой (r). Гены локализованы в разных хромосомах.

Спаривали короткохвостую сучку, имеющую катаракту (нарушение хрусталика глаза), с короткохвостым кобелем с нормальным зрением (RR). Родилось 6 щенят.

- Сколько типов гамет могла дать мать?
- Сколько типов гамет мог дать отец?
- Сколько щенят могли иметь короткий хвост и нормальное зрение?
- Сколько щенят могли иметь длинный хвост и нормальное зрение?
- Сколько щенят могли иметь оба рецессивных признака?

48. У собак короткий хвост (L) доминирует над длинным (l). Гомозигота LL вызывает леталь. Нормальный

прикус (А) доминирует над аномальным прикусом (а). Гены локализованы в разных хромосомах.

Спаривали короткохвостую сучку с аномальным прикусом с короткохвостым кобелем с нормальным (АА) прикусом. Родилось 6 щенят.

- Сколько типов гамет могла иметь мать?
- Сколько типов гамет мог иметь отец?
- Сколько щенят могли иметь короткий хвост и нормальный прикус?
- Сколько щенят могли иметь длинный хвост и нормальный прикус?
- Сколько щенят могли иметь оба рецессивных признака?

49. У крупного рогатого скота комолость (Р) доминирует над рогатостью (р), черная масть (В) — над красной (b). Признаки наследуются независимо.

Бык и коровы черные комолые. От них получено 36 телят: 19 черных комолых, 7 красных комолых, 7 черных рогатых, 3 красных рогатых.

- Сколько типов гамет могут дать матери телят?
- Сколько типов гамет может дать отец телят?
- Сколько телят были гомозиготными по двум генам?
- Сколько телят были гомозиготными по гену В?
- Сколько телят были гетерозиготными по двум генам?

50. У крупного рогатого скота комолость (отсутствие рогов — Р) доминирует над рогатостью (р), черная масть (В) над красной (b). Локус р локализован в первой хромосоме. Оба гена наследуются независимо.

От осеменения 260 красных рогатых коров спермой гомозиготного комолого черного быка родилось 136 телочек. Этих телок в возрасте полутора лет осеменили спермой комолого черного быка такого же генотипа, как у телок. В F_2 родилось 64 теленка.

- Сколько телок F_1 могли быть гетерозиготными?
- Сколько появилось телят в F_2 с новым сочетанием признаков?
- Сколько телят были гомозиготными по обоим признакам?
- Сколько телят были дигетерозиготными в F_2 ?
- Сколько телят были рецессивными гомозиготами по двум признакам в F_2 ?

51. Среди европейских пород крупного рогатого скота мясного направления продуктивности встречается рецессивная мутация «двойная мускулатура». У этих животных выход мясной продукции на 20% выше, чем у обычного скота. Лocus «двойной мускулатуры» mh локализован во второй хромосоме. Комолость P (отсутствие рогов) доминирует над рогатостью, locus P локализован в 1-й хромосоме.

Спермой рогатого быка с нормальной мускулатурой было осеменено 58 комолых коров с «двойной мускулатурой». Родилось 56 телят, из них: 15 комолых нормальных, 14 рогатых нормальных, 14 комолых с «двойной мускулатурой», 13 рогатых с «двойной мускулатурой».

- Сколько типов гамет могли дать матери телят?
- Сколько типов гамет могло быть у отца?
- Сколько телят были гомозиготными по двум генам?
- Сколько было дигетерозиготных телят?
- Сколько телят были гомозиготными по одному гену P ?

52. Гены линейного зеркального карпа доминируют над голым. Генотип линейного зеркального карпа $SSNn$, у гибридов F_1 — $SsNn$; генотип голого карпа $ssNn$, чешуйчатого карпа $SSnn$ и разбросанного зеркального — $ssnn$. Карпы, имеющие ген N в гомозиготе, погибают на стадии выклеывания или вскоре после выхода личинки из оболочки.

При оплодотворении икры дигетерозиготной самки линейного зеркального карпа спермой самца такого же генотипа появилось 15696 потомков.

- Сколько типов гамет может дать дигибридный линейный зеркальный карп?
- Сколько разных генотипов может быть у гибридов F_1 ?
- Сколько рыб имели генотип линейного зеркального карпа?
- Сколько рыб имели фенотип голого карпа?
- Сколько рыб имели фенотип разбросанного зеркального карпа?

53. Икру дигетерозиготной самки линейного зеркального карпа осеменили спермой разбросанного зеркального карпа. Появилось 504 особи. Обозначения даны в задаче 52.

- Сколько типов гамет может дать мать?
- Сколько генотипов может быть у гибридов F_1 ?

- Сколько потомков F_2 имели фенотип линейного зеркального карпа?
- Сколько потомков F_2 имели фенотип разбросанного зеркального карпа?
- Сколько потомков F_2 имели сплошной чешуйчатый покров?

54. Серебристо-черная лисица имеет генотип NNww. В некоторых странах при разведении серебристо-черных лисиц появлялись более осветленные звери, которых стали называть платиновыми. Осветление окраса определяется геном W^p , генотип платиновой лисицы NNW^pw. Гомозиготная форма (W^pW^p) этой лисицы обладает летальным действием. Гены n и w локализованы в разных хромосомах.

При скрещивании платиновых лисиц между собой родилось 108 щенят.

- Сколько типов гамет может производить каждый из родителей?
- Какое расщепление по фенотипу может быть у щенят?
- Какое расщепление по генотипу может быть у щенят?
- Сколько щенят имели серебристо-черную окраску?
- Сколько щенят имели платиновую окраску?

55. У собак коротконогость (N) доминирует над высоконогостью (n), нормальное число зубов (P) — над частично редуцированной зубной системой (p).

Высоконогая мать с нормальной зубной системой и коротконогий отец с редукцией зубов имеют 5 щенков: 1 — высоконогий с нормальными зубами, 1 — коротконогий с нормальными зубами, 1 — коротконогий с редуцированными зубами, 2 — высоконогих с редуцированными зубами.

- Сколько типов гамет может иметь мать?
- Сколько типов гамет может быть у отца?
- Сколько типов гамет могут дать высоконогие потомки с частично редуцированными зубами?
- Сколько типов гамет может дать коротконогое потомство с нормальными зубами?
- Сколько типов гамет может дать высоконогое потомство с нормальными зубами?

56. Впервые снежные нутрии (генотип t^*t^*Vv) были получены при скрещивании лимонных нутрий (Tt^*Vv) между собой. В потомстве появились щенята разных окрасок и генотипов: $TTvv$ — коричневые стандартные, $TTVv$ — золотистые, Tt^*vv — серебристые, t^*t^*vv — белые итальянские.

При гомозиготе VV — летальный исход.

От скрещивания между самцами и самками лимонных нутрий родилось 216 щенков.

- Сколько типов гамет могли дать родители?
- Сколько щенков от этого скрещивания имели новую окраску — снежные нутрии?
- При дальнейшем разведении снежных нутрий будет ли идти расщепление?
- Сколько щенков в F_1 имели окрас лимонных нутрий?
- Сколько щенков в F_1 имели стандартную окраску меха?

57. Среди многообразия окрасов у нутрий встречаются белые зверьки — снежные нутрии. Их генотип t^*t^*Vv . Они получены в Славском зверосовхозе (Калининградская область). Обозначения даны в задаче 56.

От скрещивания 32 лимонных самок (светложелтая окраска) с такими же лимонными самцами (генотип Tt^*Vv) родилось 84 щенка разных окрасок, в том числе и снежные нутрии. При гомозиготном VV — летальный исход. Могут быть и другие щенята: $TTvv$ — коричневые стандартные; $TTVv$ — золотистые; Tt^*vv — серебристые; t^*t^*vv — белые итальянские.

- Сколько типов гамет могут давать снежные нутрии?
- Сколько типов гамет могут давать лимонные нутрии?
- Из 84 щенят сколько может быть особей снежного типа?
- Сколько родилось коричневых (стандартных) щенят?
- Сколько лимонных щенят родилось?

58. Гернсейская порода крупного рогатого скота молочного направления продуктивности — масть желтая (bb), белые живот, ноги и вымя (Ss). Черно-пестрая порода — масть черная с белыми полосами и отметинами

на теле (BBSs). Гены локализованы в разных хромосомах.

236 коров гернсейской породы (bbSs) были осеменены спермой черно-пестрого быка. Родилось 208 телят.

- Сколько потомков F_1 может быть дигетерозиготными?
- Сколько потомков F_1 может быть моногетерозиготными?
- Сколько типов гамет могли дать дигетерозиготные телки F_1 ?
- Сколько типов гамет могли дать моногетерозиготные телята F_1 ?
- Сколько телят в F_1 могли иметь черную масть с белыми полосами и отметинами на теле?

59. У некоторых пород свиней встречается однопальность (B) — синдактилия, которая доминирует над двупальностью (b) — нормой. Белая масть крупной белой породы (I) доминирует над черной (i), типичной для крупной черной породы свиней.

Белый однопалый хряк был спарен с черными нормальными свиньями. Родилось в F_1 28 белых однопалых поросят. В дальнейшем потомство F_1 скрещивали с черным двупалым хряком. В F_2 родилось 144 потомка.

- Сколько разных генотипов могло быть у гибрида F_1 ?
- Сколько типов гамет могло быть у гибридов F_1 ?
- Сколько разных фенотипов могло быть у поросят F_2 ?
- Сколько потомков F_2 могли быть черными однопальными?
- Сколько поросят в F_2 были гомозиготными по двум генам?

60. У томатов красная окраска плодов обусловлена доминантным геном (Y), а желтая — ее рецессивной аллелью (y); высокие стебли — доминантным геном (D), карликовость — ее рецессивной аллелью (d). Гены Y и D наследуются независимо.

Скрещивали растение, гомозиготное по красной окраске плодов и высокому стеблю, с карликовым растением, дающим желтые плоды. В F_1 получили 48 потомков, в F_2 — 196.

- Сколько разных генотипов могло быть у гибридов F_1 ?
- Сколько разных типов гамет могут дать гибриды F_1 ?

- Какое расщепление по фенотипу могло быть в F_2 ?
- Сколько гибридов F_2 могут быть желтыми карликами?
- Сколько гибридов F_2 могут быть высокорослыми с красными плодами?

61. Растение гороха, имеющее зеленые (а) гладкие (В) семена, было опылено пылью растения, дающего желтые (А) морщинистые (b) семена. Полученное потомство состояло из растений, дающих $1/4$ желтых гладких, $1/4$ желтых морщинистых, $1/4$ зеленых гладких и $1/4$ зеленых морщинистых. Всего выросло 120 растений.

- Сколько типов гамет может дать материнское растение?
- Сколько типов гамет может дать отцовское растение?
- Укажите генотип желтых морщинистых растений в F_2 . Сколько типов гамет могут они дать в дальнейшем?
- Сколько растений F_2 могут быть дигетерозиготными?
- Сколько растений F_2 могут быть моногетерозиготными?

62. У фигурной тыквы белая окраска плодов (W) доминирует над желтой (w), а дисковидная форма плода (S) — над шаровидной (s). Признаки наследуются независимо.

Белое дисковидное растение, скрещенное с желтым шаровидным растением, дает $1/2$ белых дисковидных и $1/2$ белых шаровидных. Выросло 108 растений.

- Какой генотип материнского растения?
- Какой генотип отцовского растения?
- Сколько типов гамет может дать материнское растение?
- Сколько типов гамет может дать отцовское растение?
- Сколько гибридов этих растений являются дигетерозиготными?

63. Растение тыквы с белыми дисковидными плодами скрещено с растением, имеющим белые дисковидные плоды. Получено 56 растений с белыми дисковидными плодами, 18 — с белыми шаровидными плодами, 20 — с желтыми дисковидными и 6 с желтыми шаровидными (обозначения в предыдущей задаче).

- Какому расщеплению соответствуют эти данные?
- Укажите генотипы исходных растений?
- Сколько типов гамет могут дать родительские растения?
- Может ли быть расщепление по данным признакам при скрещивании растений с желтыми шаровидными плодами между собой?
- Сколько типов гамет может дать гомозиготное растение с белыми шаровидными плодами?

64. У растения дурмана пурпурная окраска цветков (P) доминирует над белой (p), колючие семенные коробочки (S) — над гладкими (s). Гены локализованы в разных хромосомах.

Скрещены растения дурмана: гомозиготное пурпурное колючее с белым гладким; гомозиготное пурпурное гладкое с белым гладким.

Гибриды F_1 от первого скрещивания опылены пыльцой гибридов F_1 от второго скрещивания. В F_2 выросло 184 растения.

- Сколько типов гамет дает гибрид F_1 от первого скрещивания?
- Сколько типов гамет дает гибрид F_1 от второго скрещивания?
- Сколько растений в F_2 имели пурпурную окраску цветов и колючие коробочки?
- Сколько растений в F_2 имели белые цветки и гладкие коробочки?
- Сколько растений в F_2 имели пурпурные цветки и гладкие коробочки?

65. У растений флоксов два признака (окраска венчика и форма цветка) наследуются независимо. Скрещивали растения сорта, имеющего белый венчик плоской формы, с растением, имеющим кремовый венчик воронковидной формы. В F_1 получили 110 растений с белой окраской и плоской формой венчика, в F_2 — 648.

- Сколько типов гамет может образовать растение F_1 ?
- Сколько растений F_2 могут иметь белую окраску и воронковидную форму венчика?
- Сколько растений F_2 могут иметь белую окраску и плоскую форму венчика?
- Сколько растений F_2 могут быть дигетерозиготными?

- Сколько растений F_2 могут быть моногетерозиготными?

66. На одного ребенка резус-отрицательного и имеющего группу крови MN претендуют две родительские пары: 1. мать резус-отрицательная с группой крови M и отец резус-положительный с группой крови M; 2. мать резус-положительная с группой крови N и отец тоже резус-положительный с группой крови M.

- Укажите генотип женщины N1.
- Укажите генотип мужчины N1.
- Укажите генотип женщины N2.
- Укажите генотип мужчины N2.
- Какой паре принадлежит ребенок?

67. У человека праворукость доминирует над леворукостью, кареглазость — над голубоглазостью.

Голубоглазый правша, отец которого был левшой, женится на кареглазой правше из семейства, все члены которого в течение нескольких поколений имели карие глаза.

- Укажите генотип отца детей.
- Сколько типов гамет может быть у отца?
- Сколько типов гамет может быть у матери детей?
- Какой фенотип у их детей?
- Сколько разных генотипов было у их детей?

68. У человека курчавые волосы доминируют над прямыми, наличие веснушек — над их отсутствием.

Отец с курчавыми волосами и без веснушек и мать с прямыми волосами и с веснушками имеют троих детей. Все дети имеют веснушки и курчавые волосы.

- Указать генотип отца.
- Указать генотип матери.
- Указать генотип их детей.
- Сколько разных генотипов может быть у их детей?
- Когда дети вырастут, сколько типов гамет может у них быть?

69. У собак короткая шерсть (L) доминирует над длинной (l), прямой хвост (r) рецессивен по отношению к кривохвостости (R), черная масть доминирует (B) над белой (b).

Гетерозиготный черный кобель с длинной шерстью и прямым хвостом многократно спаривался с белой сучкой,

гетерозиготной по короткой шерсти, и с кривым хвостом (Rr). Родилось 24 щенка.

- Сколько типов гамет может дать мать этих щенков?
- Сколько типов гамет может дать отец?
- Сколько щенков были дигетерозиготными?
- Сколько щенков были гомозиготными по трем генам?
- Сколько щенков были гетерозиготными по трем генам?

70. У немецких овчарок короткая лапа (F) (кошачья) доминирует над длинной (f); жесткая шерсть (D) — над нормальной (d); прямая (A) — над волнистой (a). Все гены локализованы в разных хромосомах.

Самец с жесткой прямой шерстью и короткой лапой был спарен с самкой, имеющей нормальную волнистую шерсть и короткую лапу. В нескольких пометах этой пары родилось 9 щенят с жесткой прямой шерстью и короткой лапой, 10 — с жесткой волнистой шерстью и короткой лапой, 3 щенка с жесткой прямой шерстью и короткой лапой и 2 — с жесткой прямой шерстью и длинной лапой.

- Сколько типов гамет может дать мать этого потомства?
- Сколько типов гамет может дать отец этих щенят?
- Сколько щенков были гомозиготными по трем генам?
- Сколько щенков были моногетерозиготными?
- Сколько щенков были дигетерозиготными?

71. У собак длинная шерсть определяется геном l, короткая — L; курчавая шерсть — R, гладкая — r, черная масть — B, белая — b. Гены наследуются независимо.

Самка, имеющая курчавую длинную черную шерсть, многократно была спарена с черным короткошерстным курчавым самцом. В нескольких пометах этой пары родилось 16 курчавых короткошерстных черных щенят, 15 курчавых длинношерстных черных, 5 гладких короткошерстных черных и 4 гладких длинношерстных черных.

- Сколько типов гамет может дать мать этого потомства?
- Сколько типов гамет может дать отец?

- Сколько щенков были гомозиготными по трем генам?
- Сколько щенков были дигетерозиготными?
- Сколько щенков были моногетерозиготными?

72. Среди потомства можно выделить 8 различных типов особей в соотношении 1:1:1:1:1:1:1:1 (можно использовать любые символы).

- Указать генотип материнской формы.
- Указать генотип отцовской формы.
- Сколько типов гамет может дать материнская форма?
- Сколько типов гамет может дать отцовская форма?
- Сколько среди потомков F_1 может быть гомозиготных по трем генам?

73. У крупного рогатого скота нормальная шерсть (L) доминирует над длинной (l), курчавая шерсть (R) — над гладкой (r), комолость (P) — над рогатостью (p). Все три гена локализованы в разных хромосомах.

Комолых коров галловейской породы с длинной и курчавой шерстью осеменили спермой рогатого быка герфордской породы с нормальной и гладкой шерстью. Всего родилось 80 телят, из них 32 комолых теленка с нормальной курчавой шерстью, 30 комолых телят с курчавой длинной шерстью, 10 комолых с гладкой нормальной шерстью и 8 комолых с гладкой длинной шерстью.

- Сколько типов гамет могут дать коровы?
- Сколько типов гамет может дать отец?
- Сколько телят были дигетерозиготными?
- Сколько телят были тригетерозиготными?
- Сколько телят при дальнейшем разведении не дадут расщепления?

74. У кур коротконогость Sr доминирует над нормальными ногами. В гомозиготном состоянии ген Sr летален. Окраска оперения определяется геном C , рецессивный ген c вызывает белую окраску оперения.

Коротконогих кур с коричневым (CC) оперением спаривали с белыми коротконогими петухами. Вывелось 888 цыплят.

- Сколько типов гамет могли дать матери цыплят F_1 ?
- Сколько генотипов могли иметь гибриды F_1 ?
- Сколько разных фенотипов имели гибриды F_1 ?

- Сколько цыплят имели белое оперение и нормальные ноги?
- Сколько цыплят имели нормальные ноги и коричневое оперение?

75. У человека некоторые формы близорукости доминируют над нормальным зрением, праворукость — над леворукостью, фенилкетонурия рецессивна к нормальному состоянию. Все гены наследуются независимо. Фенилкетонурия — это синдром, при котором фенилаланин накапливается в плазме крови, моче и у ребенка нарушается умственное развитие.

Близорукий левша вступает в брак с женщиной, нормальной по обоим признакам. Известно, что у обоих супругов были братья и сестры, страдающие фенилкетонурией, но сами они нормальны по этому признаку. В их семье первый ребенок был нормален в отношении всех трех признаков, второй был близоруким левшой, третий оказался больным фенилкетонурией.

- Определить генотип отца 3-х детей.
- Определить генотип матери 3-х детей.
- Сколько типов гамет может быть у отца детей?
- Сколько типов гамет может быть у матери детей?
- Каковы генотипы всех детей?

76. У человека кареглазость доминирует над голубоглазостью, а большой нос — над нормальным размером носа.

Женщина, имеющая нос нормального размера и карие глаза, выходит замуж за голубоглазого мужчину с большим носом (гетерозиготный по данному признаку). У них родилось четыре ребенка. Первый сын был голубоглазым и с большим носом.

- Сколько типов гамет может быть у матери этих детей?
- Сколько типов гамет может быть у отца?
- Может ли в этой семье родиться кареглазый ребенок с нормальным носом?
- Может ли в этой семье родиться голубоглазый ребенок с нормальным носом?
- Может ли родиться ребенок, имеющий фенотипические и генетические признаки отца?

ТИПЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ НЕАЛЛЕЛЬНЫХ ГЕНОВ

При скрещивании организмов иногда происходит взаимодействие неаллельных генов, приводящее к появлению новых признаков. Наследование при взаимодействии генов подчиняется менделевским закономерностям. Однако механизм этих взаимодействий для большинства организмов неясен. Известно, что при скрещивании происходит взаимодействие не самих генов, а первичных продуктов экспрессии генов. Для изучения механизмов взаимодействия генов наряду с гибридологическим анализом необходимо использовать биохимические и молекулярные методы.

В генетике выделяют несколько типов взаимодействия неаллельных генов: новообразование, комплементарность, эпистаз и полимерия.

Новообразование. Это такой тип взаимодействия неаллельных генов, при котором скрещивание приводит к появлению у потомства нового признака. Примером новообразования является наследование формы гребня у кур. Известно, что ген розовидного гребня доминирует над простым, ген стручковидного гребня — над простым. Каждый ген имеет свое фенотипическое проявление.

При скрещивании кур породы виандот, имеющих розовидный гребень (RR), с петухами породы брама, обладающими стручковидным гребнем (CC), у потомства развивается новая форма гребня — ореховидная.

$$\begin{array}{l}
 \text{PP:} \quad \quad \quad \text{♀RRcc} \quad \times \quad \text{♂rrCC} \\
 \quad \quad \quad \quad \text{розовидная} \quad \quad \text{стручковидная} \\
 \text{Гаметы:} \quad \quad \quad \text{Rc} \quad \quad \quad \text{rC} \\
 \text{F}_1: \quad \quad \quad \quad \quad \text{RrCc} \\
 \quad \quad \quad \quad \quad \quad \text{ореховидная}
 \end{array}$$

Взаимодействие двух неаллельных генов R и C приводит к появлению нового признака — ореховидного гребня. При дальнейшем скрещивании гибридов F₁ между собой появляются гибриды F₂.

$$\begin{array}{l}
 \text{♀RrCc} \times \text{♂RrCc} \\
 \downarrow \\
 \text{F}_2
 \end{array}$$

Гаметы	RC	Rc	rC	Rc
♂				
♀				
RC	RRCC ореховидная	RRcс ореховидная	RrCC ореховидная	RrCc ореховидная
Rc	RRcс ореховидная	Rrcc розовидная	RrCc ореховидная	Rrcc розовидная
rC	RrCC ореховидная	RrCc ореховидная	rrCC стручковидная	rrCc стручковидная
rc	RrCc ореховидная	Rrcc розовидная	rrCc стручковидная	rrcc простая

Присутствие в генотипе двух неаллельных генов R и C обеспечивает новообразование — ореховидную форму гребня, при одном гене R — розовидную форму, при гене C — стручковидную форму, при двух рецессивных генах в генотипе развивается простой гребень.

Скрещивание F_1 между собой способствует образованию в F_2 потомков четырех фенотипических типов по форме гребня:

- 9 с генами R-C- (ореховидная);
- 3 с генами R-cc (розовидная);
- 3 с генами rrC- (стручковидная);
- 1 с рецессивными генами rrcc (простая).

Итак, при новообразовании возникает расщепление по фенотипу в соотношении 9:3:3:1, типичное для дигибридного скрещивания.

Биохимический механизм морфогенеза этого признака пока не изучен. Но по характеру наследования этот тип взаимодействия можно отнести к комплементарности.

Комплементарность — в результате сочетания у одной особи двух доминантных неаллельных генов (A-B) развивается качественно новое проявление признака, отличающееся от действия каждого доминантного гена в отдельности (A-вв, ааВ-). Так, у душистого горошка ген A отвечает за белую окраску и другой неаллельный ген B также — за белую окраску.

При скрещивании растений душистого горошка с белыми цветками в F_1 появились растения с красными цвет-

ками, а в F_2 — расщепление на два фенотипических класса в соотношении 9:7. Сумма единиц в полученном расщеплении составляет $16 = 9 + 7$, что свидетельствует о дигенном различии скрещиваемых форм. Значит, фенотипически сходные формы у душистого горошка имели разные генотипы. Обозначим белую окраску первого растения геном А, а второго —+ геном В.

РР: ♀ААbb × ♂aaBB
 первое растение второе растение
 белые цветки белые цветки

Гаметы: Ab aB

F₁: AaBb
 красные цветки

У гибридов F₁ красные цветки образовались за счет взаимодействия генов А и В. Результаты самоопыления гибридов F₁ представлены на решетке Пеннета.

♀АaBb × ♂АaBb
 Гаметы F₁: АВ Ab aB ab

При данном скрещивании образуется только два фенотипа: красные цветки и белые. Причем красная окраска цветков может быть только тогда, когда в генотипе имеется два неаллельных гена А и В, они дополняют друг друга. Если в генотипе присутствует только один ген, либо А, либо В, то красная окраска не появится и цветки будут белые.

Гаметы	AB	Ab	aB	ab
♂				
♀				
AB	ААВВ красная	ААВb красная	АaВВ красная	АaВb красная
Ab	ААВb красная	ААbb белая	АaВb красная	Аabb белая
aB	АaВВ красная	АaВb красная	aaВВ белая	aaВb белая
ab	АaВb красная	Аabb белая	aaВb белая	aabb белая

Результаты комплементарного взаимодействия генов легко спутать с результатами анализирующего скрещива-

ния, 9 к 7 близко подходит к расщеплению 1:1. Для проверки следует провести анализирующее скрещивание: гибрид скрестить с дигрецессивом.

	♀ AaBb	×	♂ aabb
Гаметы:	AB Ab aB ab		ab
F ₂ :	AaBb Aabb		aaBb aabb
Фенотип:	красные белые		белые белые

Расщепление в F₂ будет 1:3, но не 1:1. Значит, здесь имеет место комплементарное взаимодействие.

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

Эпистаз. Это такое взаимодействие генов, при котором одна пара неаллельных генов подавляет проявление другой. Чаще гены подавители называются эпистатическими, ингибиторами, супрессорами, подавляемые гены — гипостатическими. Эпистатические гены обозначают буквой I, хотя можно вводить любую букву, принятую для данного вида. Гены супрессоры не отвечают за развитие признака, они могут изменять основной признак. При изучении наследования признаков выделяют доминантный и рецессивный эпистаз.

Доминантный эпистаз. Примером такого эпистаза является скрещивание двух пород кур: белый леггорн и белый плимутрок. Окраска белого леггорна определяется геном C, который отвечает за черное оперение. Ген I подавляет действие гена C, и у леггорна окраска оперения белая, отсюда генотип CcIi. Генотип белого плимутрока ccii.

При скрещивании	♀ CcIi	×	♂ ccii
	белые		белые
F ₁ :	CcIi (все белые), присутствует ген подавитель окраски		

В F₂ появляются два фенотипических класса — 13 белых и 3 черных. Сумма единиц 16, значит, здесь имеет место дигибридное скрещивание. Гены супрессоры изменили обычное соотношение 9:3:3:1.

Гибриды F₁ могут дать гаметы четырех типов: CI, cI, Ci, ci. Потомки F₂ представлены в решетке Пеннета.

Гаметы	CI	ci	cI	ci
♀				
♂				
CI	ССИ белая	СсIi белая	СсI белая	СсIi белая
ci	ССИ белая	Ссii черная	СсI белая	Ссii черная
cI	СсII белая	СсII белая	ссII белая	ссIi белая
ci	СсII белая	Ссii черная	ссIi белая	ссii белая

Черная окраска проявляется при отсутствии гена подавителя. Итак, при доминантном эпистазе в F_2 расщепление 13:3.

При доминантном эпистазе в F_2 может быть расщепление 12:3:1. Такое расщепление проявляется при наследовании масти у лошадей. У лошадей вороная масть определяется доминантным геном В, рыжая — b. Ген С обуславливает серую масть и является эпистатичным к генам В и b. Рецессивный ген (с) не влияет на проявление масти у лошадей.

Скрещивали рыжую матку (генотип bbcc) с серым жеребцом (ССВВ). Ген С подавляет проявление вороной масти у жеребца.

$$\begin{array}{l}
 \text{PP:} \quad \quad \quad \text{♀ ccbb} \quad \quad \quad \times \quad \quad \quad \text{♂ ССВВ} \\
 \quad \quad \quad \quad \quad \text{рыжая} \quad \text{серая} \\
 \text{Гаметы:} \quad \quad \quad \text{cb} \quad \text{СВ} \\
 \text{F}_1: \quad \text{СсVb} \\
 \quad \text{серая} \\
 \quad \quad \quad \quad \quad \quad \text{♀ СсVb} \quad \quad \quad \times \quad \quad \quad \text{♂ СсVb}
 \end{array}$$

В F_2 могло появиться 12/16 серых потомков (С-В-), 3/16 вороных и 1/16 рыжих. Вороная масть проявится при отсутствии гена подавителя (iiВ-), рыжая при генотипе iibb.

Рецессивный эпистаз. Возникает в том случае, если эпистатичным является рецессивный ген, аллельный ему доминантный ген способствует проявлению основного признака.

Так, у мышей доминантный ген А определяет серую окраску шерсти, а — черную. Неаллельный ген В способствует проявлению серой масти, рецессивный ген b подавляет окраску.

PP: AABV × aabb
 серая белая
 Гаметы: АВ ab
 F₁: ♀AaBb × ♂AaBb
 серая серая
 Гаметы F₁: АВ Ab aB ab

В этом скрещивании окраска шерсти у самца должна быть черной, но рецессивный ген b подавляет ее, и самец белый. F₁ — мышата серые. От разведения F₁ в «себе» получили F₂.

Гаметы	AB	Ab	aB	ab
♂				
♀				
AB	AABV серая	AABb серая	AaBV серая	AabV серая
Ab	AABb серая	AAbb белая	AaBb серая	Aabb белая
aB	AaBV серая	AaBb серая	aaBV черная	aaBb черная
ab	AaBb серая	Aabb белая	aaBV черная	aabb белая

В F₂ может быть 9 серых A-B-, 3 черных aaB-, 4 белых A-bb и aabb. При рецессивном эпистазе в F₂ расщепление 9:3:4.

Полимерия. Наряду с комплементарным типом взаимодействия генов и эпистазом встречается полимерия. При полимерии развитие признака определяется деятельностью нескольких сходных генов. По полимерному (полигенному) типу наследуются большинство количественных признаков и некоторые качественные признаки. Различают два типа полимерии: кумулятивная и некумулятивная.

Кумулятивная полимерия. Впервые этот тип взаимодействия установил Г. Нильсон-Эле при изучении наследования окраски чешуи овса и окраски эндосперма зерен пшеницы. Так, при скрещивании растений пшеницы, имеющих красный эндосперм зерна, с растением с белым эндоспермом в F₁ все растения имели розовую окраску, а в F₂ наблюдалось расщепление на 15 растений с разной степенью окраски и одного белого. Сумма 15 + 1 равна 16,

$R_1r_1r_2r_2$ — светло-красная окраска. Расщепление по фенотипу сложное — 1:4:6:4:1. Если темно-красную окраску эндосперма зерна (генотип $R_1R_1R_2R_2$) оценить 20 баллами, то доза одного гена R будет $20 : 4 = 5$. Белый цвет зерна не имеет окрашенности, тогда $r = 0$. При генотипе $R_1R_1R_2r_2$ фенотип будет равен 15 — красная окраска, при одном доминантном гене R окрашенность будет оценена баллом 5. Если же рецессивный генотип имеет свою значимость, тогда следует определять дозу рецессивного гена.

В последнее время при изучении наследования количественных признаков чаще используется дисперсионный анализ. При проведении дисперсионного анализа исходят из гипотезы о том, что количественные признаки детерминируются многими генами (полигенные признаки) с аддитивным характером аллелей и генотипов.

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

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

Гаметы	A_1A_2	A_1a_2	a_1A_2	a_1a_2
σ				
φ				
A_1A_2	$A_1A_1A_2A_2$ треугольная	$A_1A_1A_2a_2$ треугольная	$A_1a_1A_2A_2$ треугольная	$A_1a_1A_2a_2$ треугольная
A_1a_2	$A_1A_1A_2a_2$ треугольная	$A_1A_1a_2a_2$ треугольная	$A_1a_1A_2a_2$ треугольная	$A_1a_1a_2a_2$ треугольная
a_1A_2	$A_1a_1A_2A_2$ треугольная	$A_1a_1A_2a_2$ треугольная	$a_1a_1A_2A_2$ треугольная	$a_1a_1A_2a_2$ треугольная
a_1a_2	$A_1a_1A_2a_2$ треугольная	$A_1a_1a_2a_2$ треугольная	$a_1a_1A_2a_2$ треугольная	$a_1a_1a_2a_2$ округлая

Занятие по теме «Изучение наследования признаков при комплементарности, эпистазе и полимерии»

Цель занятия: применение гибридологического анализа при взаимодействии неаллельных генов.

Вопросы для контроля

1. В чем суть взаимодействия неаллельных генов?
2. Что такое комплементарный тип взаимодействия неаллельных генов?
3. Сколько генотипов в F_2 может быть при комплементарном типе взаимодействия?
4. Эпистаз, типы эпистаза.
5. Гены-ингибиторы и гипостатичные гены.
6. Полимерия, типы полимерии.
7. Значение полимерии в сельском хозяйстве.

Задания

77. Норки породы пастель (bbTT) имеют опушение от светло-коричневого до коричневого цвета, несколько светлее по окрасу норки соклот (BBtt').

При их скрещивании в F_1 рождаются коричневые щенки стандартного типа.

От скрещивания F_1 между собой родилось в F_2 254 коричневых щенка стандартного типа, 82 типа пастель, 87 соклот и 27 новой светло-бежевой окраски соклот-пастель.

- Сколько типов гамет могли дать гибриды F_1 ?
- Сколько разных генотипов могло быть в F_2 ?
- Сколько фенотипов было у гибридов F_2 ? Какой тип наследования?
- Сколько в F_2 было полностью гомозиготных генотипов? Какую окраску они имели?
- Сколько среди F_2 было доминантных генотипов по 2 генам?

78. Норки мойл (AAmm) светло-бежевой окраски были спарены с алеутскими самцами черно-голубого окраса (aaMM). В F_1 родились щенята коричневые (стандартного типа). В дальнейшем их спаривали между собой. В F_2 родилось 128 потомков, из них 70 коричневых, 26 мойл, 24 алеутских. Могли появиться также норки новой окраски — лавандовая (mmaa).

- Указать тип наследования окраса. Сколько типов гамет могли дать гибриды F_1 ?
- Сколько разных генотипов могло быть в F_2 ?
- Сколько разных фенотипов было у гибридов F_2 ?
- Сколько в F_2 могло появиться гомозиготных норок мойл?
- Сколько в F_2 было гомозиготных норок алеутской окраски?

79. Окраска цветка люцерны обуславливается неаллельными генами А (пурпурная) и В (желтая).

При скрещивании двух сортов люцерны с пурпурными (AAbb) и желтыми (aaBB) цветками гибриды имеют зеленые цветки. В F_2 выросло 338 растений с зелеными цветками, 128 — с пурпурными, 130 — с желтыми и 38 — с белыми.

- Указать тип наследования цветков у люцерны.
- Сколько типов гамет могли дать гибриды F_1 ?
- Сколько генотипов могло быть в F_2 по двум доминантным гомозиготным формам?
- Сколько типов гамет могло быть у растений с белыми цветками?
- Сколько растений в F_2 могли иметь рецессивные генотипы по двум генам?

80. Для получения норки сапфир (нежно-голубая окраска) проведено скрещивание между алеутской (aaPP) и серебристо-голубой (AApp) норками.

В F_1 родились коричневые щенки. Затем гибридов F_1 скрестили между собой. Родилось 560 щенков, из них 35 новой окраски сапфир (aapp).

- Сколько типов гамет могли дать гибриды F_1 ?
- Сколько разных генотипов могло быть в F_2 ?
- Сколько фенотипов было у гибридов F_2 ?
- Сколько в F_2 могло быть норок алеутской окраски?
- Сколько в F_2 могло быть серебристо-голубых норок?

81. При скрещивании сортов перца, имеющих желтые и коричневые плоды, в F_1 все плоды были красные. При дальнейшем скрещивании F_1 между собой в F_2 оказались 350 красных, 112 коричневых, 118 желтых и 35 зеленых.

- По какому типу идет наследование окраски плодов?
- Сколько типов гамет могло быть у гибридов F_1 ?

- Сколько генотипов могло быть в F_2 от данного скрещивания?
- Укажите генотип зеленого перца.
- Сколько растений в F_2 могут быть гомозиготными по двум генам?

82. У рыбок гуппи известны два неаллельных аутосомных гена, ответственных за окрас: b (бледные) и r (голубые).

При скрещивании бледных ($RRbb$) гуппи с голубыми ($rrBB$) в F_1 все серые. В дальнейшем при скрещивании F_1 между собой было получено 576 потомков в соотношении 9:3:3:1.

- Сколько типов гамет могли дать гибриды F_1 ?
- Сколько разных генотипов могло быть у гибридов F_2 ?
- Сколько фенотипов могло быть у гибридов F_2 ?
- Сколько в F_2 было рыбок, гомозиготных по двум генам?
- Сколько в F_2 было серых гуппи?

83. У кур ген R отвечает за розовидный гребень, ген P — за гороховидный. Если эти гены одновременно присутствуют в генотипе, то развивается ореховидный гребень. Простой гребень может быть при генотипе $grrr$.

Ореховидная особь, скрещенная с розовидной, дает $3/8$ потомства ореховидных, $3/8$ розовидных, $1/8$ гороховидных и $1/8$ простых. Вывелось 240 цыплят.

- Сколько типов гамет может дать данная ореховидная особь?
- Сколько типов гамет может дать розовидная особь?
- Сколько от этого скрещивания было цыплят с ореховидным гребнем?
- Сколько цыплят имели розовидный гребень?
- Сколько цыплят имели простой гребень?

84. У растений душистого горошка гены S и P порознь вызывают белую окраску цветков, пурпурная окраска получается при наличии в генотипе растений обоих генов. Растение $ssrr$ имеют белую окраску цветков.

Было проведено скрещивание между растениями с пурпурными цветками (генотип $SsPp$) и белыми ($ssPp$). В F_1 выросло 128 растений.

- Сколько типов гамет может дать родительское растение с пурпурными цветками?
- Сколько типов гамет может дать родительское растение с белыми цветками?
- Сколько разных генотипов может быть у потомства от этого скрещивания?
- Сколько растений в F_1 может иметь генотип $CcPp$?
- Сколько растений с белыми цветками в F_1 имеют рецессивный генотип по двум генам?

85. Растения душистого горошка с белыми цветками, скрещенные с растениями, имеющими пурпурные цветки, дали $3/8$ пурпурных и $5/8$ белых потомков. Всего выросло 136 растений. Окраска цветка наследуется по типу взаимодействия генов.

- Укажите генотип родительского растения с белыми цветками.
- Укажите генотип растения с пурпурными цветками.
- Сколько разных генотипов может быть у гибридного потомства?
- Сколько растений от этого скрещивания имели пурпурные цветки?
- Сколько растений имели белые цветки и были рецессивными по двум генам?

86. У душистого горошка при скрещивании двух растений с белыми цветками, имеющими разное происхождение, в F_1 было получено потомство с пурпурными цветками. В F_2 произошло расщепление по окраске цветков в соотношении 9 (пурпурные цветки) к 7 (белых). Всего в F_2 было получено 176 растений.

- Какой тип наследования имеет место в данном скрещивании?
- Сколько типов гамет может быть у гибридов F_1 ?
- Сколько растений в F_2 имели пурпурную окраску цветков?
- Сколько растений, гомозиготных по двум рецессивным генам, в F_2 имели белую окраску цветков?
- Сколько растений F_2 будут гомозиготными по двум генам?

87. Карликовость у кукурузы может быть обусловлена двумя неаллельными генами А и В. При скрещивании двух карликовых гомозиготных растений кукурузы было

получено потомство F_1 нормальной высоты. В F_2 от скрещивания между собой растений F_1 было получено 452 растения нормальной высоты и 352 карликовых.

- Какой тип наследования имеет место по данному признаку?
- К какому соотношению можно отнести эти цифры в F_2 ?
- Сколько типов гамет могут дать гибриды F_1 ?
- Сколько разных генотипов может быть в F_2 ?
- Из 352 карликовых растений в F_2 сколько может быть гомозиготами по двум рецессивным генам?

88. У растения душистого горошка гены С и Р порознь вызывают белую окраску цветков, пурпурная окраска получается при наличии в генотипе растений обеих аллелей. Растения $ccrr$ имеют белую окраску цветков.

При скрещивании двух линий растений душистого горошка с белыми цветками — генотип $CCrr$ и $ccPP$ в F_1 все растения были пурпурные, от скрещивания F_1 между собой в F_2 появилось 192 потомка, из них 108 пурпурных и 84 белых.

- Сколько типов гамет могут дать гибриды F_1 ?
- Сколько разных генотипов может быть у гибридов F_2 ?
- Сколько среди белых растений будет дигетерозигот?
- Сколько растений F_2 с пурпурными цветками являются дигетерозиготами?
- Сколько растений F_2 могли быть двойными гомозиготами с доминантными признаками?

89. У кроликов короткая шерсть (порода рекс) в разных линиях определяется двумя неаллельными генами: в одной — геном С, в другой — D.

При скрещивании гомозиготных кроликов разных линий родились крольчата с нормальной длиной шерсти. В F_2 получено 128 крольчат, из них 74 с нормальной шерстью и 54 рекса.

- Какой тип наследования в данном скрещивании?
- Сколько типов гамет могут дать гибриды F_1 ?
- Сколько разных генотипов может быть в F_2 ?
- Сколько крольчат-рекс в F_2 могут иметь дигетерозиготный генотип?

- Сколько в F_2 крольчат с нормальной шерстью будут иметь гомозиготный генотип по двум доминантным генам?

90. При скрещивании двух сортов левкоя, один из которых имеет махровые красные цветки, а второй — махровые белые, в F_1 все гибриды имеют простые красные цветки. В F_2 наблюдается расщепление: 68 растений с махровыми белыми цветками; 275 — с простыми красными; 86 — с простыми белыми; 213 — с махровыми красными цветками.

- Указать тип наследования формы цветка у левкоя.
- Указать тип наследования по окраске цветков.
- Сколько типов гамет могло быть у F_1 ?
- Сколько среди гибридов F_2 будет растений с красными простыми цветками, гомозиготными по трем доминантным генам?
- Сколько в F_2 будет белых растений с махровой формой цветка, гомозиготных по трем рецессивным генам?

91. У золотых рыбок гены S и s определяют светлую окраску тела, ген M — темную, и он эпистатичен к генам S и s . Взаимодействие двух неаллельных рецессивных генов m и s обуславливает альбинизм.

При скрещивании гомозиготных темных ($MMss$) и светлых ($mmSS$) по окраске рыбок появилось темное потомство F_1 . В дальнейшем при скрещивании F_1 между собой появилось в F_2 320 особей.

- Сколько типов гамет дают гибриды F_1 ?
- Сколько разных генотипов могло быть у гибридов F_2 ?
- Сколько фенотипов могло быть у гибридов F_2 ?
- Сколько особей в F_2 имели темную окраску тела?
- Сколько особей в F_2 были альбиносами?

92. При скрещивании двух сортов тыквы, имеющих белые и зеленые плоды, F_1 также белоплодное, а в F_2 получилось следующее расщепление: 12 белоплодных к 3 желтоплодным и 1 с зелеными плодами.

- Определить, как наследуется окраска плодов.
- Сколько типов гамет может быть у гибрида F_1 ?
- Указать генотип тыкв с зелеными плодами.
- Сколько генотипов может быть в F_2 по двум гомозиготным доминантным генам?
- Сколько разных генотипов может быть в F_2 ?

93. У диких свиней ген А определяет окрашенность по волосу; ген I, находящийся в 8-й хромосоме, подавляет проявление локуса А, и свиньи будут белыми.

При скрещивании белых свиноматок (AAII) с окрашенными хряками (AAii) родились белые поросята. В дальнейшем при скрещивании гибридов F_1 между собой родилось 48 поросят.

- Сколько типов гамет могло быть у хряка, отца гибридов F_1 ?
- Сколько типов гамет могли дать гибриды F_1 ?
- Сколько родилось белых поросят?
- Сколько родилось окрашенных поросят?
- Сколько было в F_2 среди белых поросят гомозиготных по двум генам?

94. У лошадей вороная масть определяется геном В, рыжая — в. Ген С обуславливает серую масть и является эпистатичным по отношению к генам В и в. Рецессивная аллель с не влияет на проявление масти у лошадей.

Скрещивали серых лошадей, имеющих генотип ССВВ, с рыжими (ссbb). Получили 12 гибридов F_1 . От спаривания маток F_1 с жеребцами такого же генотипа в разные годы было получено 32 потомка.

- Сколько гибридов F_1 могли иметь серую масть?
- Сколько фенотипических классов могло быть в F_2 ?
- Сколько гибридов F_2 могли иметь серую масть?
- Сколько в F_2 могло быть гомозиготных генотипов по двум генам?
- Сколько гибридов F_2 могли иметь рыжую масть?

95. У собак имеется локус D — ослабитель окраски. Он представлен двумя аллелями: D и d. Ген D не влияет на основной окрас, d — ослабляет основную окраску. Под его влиянием вместо черной окраски проявляется голубая, вместо коричневой — кремовая.

При скрещивании самки черной масти (BBDD) с кремным самцом (bbdd) от нескольких спариваний родилось 18 щенков. В дальнейшем сучек F_1 скрещивали с самцами такого же генотипа. Родилось 48 щенят.

- Сколько типов гамет могут дать гибриды F_1 ?
- Сколько могло быть черных щенят в F_2 ?
- Сколько могло быть коричневых щенят в F_2 ?

- Сколько могло быть голубых щенят в F_2 ?
- Сколько могло быть кремовых щенят в F_2 ?

96. У домашних свиней (крупная белая порода, ланд-рас) наиболее желательна белая окраска $I^P I^P AA$. Ген I^P подавляет черную масть А. Аллель i не проявляет эпистатического действия к гену А.

Гомозиготные свиньи крупной белой породы были скрещены с гомозиготными хряками крупной черной породы ($iiAA$). Гибридов F_1 скрестили между собой. Родилось 72 поросенка в F_2 .

- Сколько типов гамет могут иметь гибриды F_1 ?
- Сколько поросят F_1 будут иметь белую масть?
- Сколько поросят в F_2 будут иметь черную масть?
- Сколько генотипов было в F_2 ?
- Сколько поросят были гомозиготными по обоим генам?

97. При скрещивании двух форм льна, имеющих гофрированные ($iiAA$) и нормальные лепестки ($IiAa$), в F_1 все растения имели нормальные лепестки. В F_2 выросло 154 растения в соотношении 13:3. Оба гена локализованы в разных хромосомах.

- Сколько типов гамет могут дать гибриды F_1 ?
- Сколько разных генотипов могло быть в F_2 ?
- Сколько растений в F_2 могли иметь гофрированные лепестки?
- Сколько растений с нормальными лепестками венчика в F_2 могли быть гомозиготными по двум рецессивным генам?
- Сколько гибридов F_2 с нормальными лепестками венчика могли быть дигетерозиготными?

98. Скрещивали два сорта льна, один из которых имеет розовую окраску цветка и нормальные лепестки, а другой — белую окраску и нормальные лепестки. В F_1 окраска цветка розовая, лепестки нормальные. В F_2 расщепление: 40 розовых нормальных, 8 розовых гофрированных, 4 белых гофрированных и 14 белых нормальных.

- Как наследуется тип лепестка?
- Как наследуется окраска цветка?
- Сколько типов гамет может дать гибрид F_1 ?
- Сколько генотипов могло быть в F_2 по трем доминантным гомозиготным формам?

- Сколько разных генотипов могло быть в F_2 по трем рецессивным гомозиготным формам?

99. От скрещивания черной нормальношерстной крольчихи с белым короткошерстным самцом родились черные нормальношерстные крольчата. В F_2 получилось следующее расщепление: 31 черный нормальношерстный; 8 черных короткошерстных; 9 голубых нормальношерстных; 3 голубых короткошерстных; 13 белых нормальношерстных; 4 белых короткошерстных.

- Как наследуется окраска шерсти?
- По какому типу идет наследование короткошерстности?
- Сколько типов гамет может дать гибрид F_1 ?
- Сколько белых короткошерстных крольчат в F_2 имеют гомозиготный по трем рецессивным генам генотип?
- Сколько фенотипических классов по окраске шерсти в F_2 может быть у крольчат?

100. При скрещивании белозерной ржи с желтозерной в F_1 зерна зеленые, в F_2 получено 730 зеленозерных, 248 желтозерных и 326 белых.

- Какой тип наследования в данном скрещивании?
- Сколько типов гамет может дать гибрид F_1 ?
- Сколько разных генотипов может быть в F_2 ?
- Сколько из зеленозерного потомства приходится на дигетерозиготы?
- Сколько растений F_2 будут гомозиготными по двум генам?

101. У золотых рыбок альбинизм определяется взаимодействием двух неаллельных рецессивных генов m и s . Ген M эпистатичен к генам S и s и обуславливает темную окраску. Гены S и s определяют светлую окраску.

При скрещивании темных ($MmSs$) и светлых ($mmSs$) рыбок в потомстве появилось 312 темных, 244 светлых и 76 альбиносов.

- Сколько типов гамет могли дать темные материнские особи?
- Сколько типов гамет могли дать светлые отцы?
- Сколько генотипов могли иметь рыбки темной окраски?

- Сколько генотипов могли иметь рыбки светлой окраски?
- Сколько генотипов было у альбиносов?

102. В двух скрещиваниях тыкв, различающихся по окраске плодов, определить генотипы родителей:

а) белоплодное × желтоплодное

↓

F_1 78 растений с белыми плодами,
61 с желтыми и 19 с зелеными

б) белоплодное × зеленоплодное

↓

F_1 145 растений с белыми плодами,
72 с желтыми и 66 с зелеными.

Наследование идет по типу эпистаза.

- Указать генотип материнского белого растения в первом варианте скрещивания.
- Указать генотип отцовского растения в первом варианте скрещивания.
- Сколько гамет может дать отцовское растение в первом варианте скрещивания?
- Сколько гамет может дать материнское растение во втором скрещивании?
- Сколько гомозиготных растений будет в F_1 во втором скрещивании?

103. У пещерных рыб имеются две аутосомные неаллельные мутации, влияющие на окрас тела: a — светлое, b_w — коричневое. B_w определяет темную окраску. Ген A эпистатичен к генам b_w и B_w , при его действии окраска тела становится светлой. Ген A способствует проявлению окраски.

При скрещивании гомозиготных темных ($B_w B_w AA$) и светлых ($b_w b_w aa$) пещерных рыб все потомки темные, а в F_2 появились темные, коричневые и светлые потомки. Всего было в F_2 136 рыбок.

- Сколько типов гамет дают гибриды F_1 ?
- Сколько разных генотипов могло быть в F_2 ?
- Сколько пещерных рыб имели темную окраску?
- Сколько пещерных рыб имели коричневую окраску?
- Сколько рыб имели светлую окраску?

104. При скрещивании двух сортов льна с белыми и голубыми (А) цветками все гибриды F_1 имели голубые цветки. Ген В способствует проявлению окраски, ген b подавляет окраску. При дальнейшем скрещивании гибридов F_1 между собой в F_2 появилось потомство в соотношении 9 голубых, 3 розовых и 4 белых. Всего было получено 276 потомков.

- Сколько типов гамет могут дать гибриды F_1 ?
- Сколько разных генотипов могло быть в F_2 ?
- Сколько в F_2 было гомозиготных генотипов?
- Сколько растений с голубыми цветками в F_2 были гомозиготными по двум доминантным генам?
- Сколько среди гибридов F_2 могло быть особей с белыми цветками, гомозиготными по двум рецессивным генам?

105. При скрещивании двух сортов тыкв, имеющих белые и зеленые плоды, получено $1/2$ белых и $1/2$ желтых плодов. Наследование идет по типу эпистаза.

- Укажите генотип родительских растений с белыми цветами.
- Сколько типов гамет может дать растение с белыми цветами?
- Укажите генотип родительского растения с зелеными плодами.
- Сколько генотипов может быть у растений F_1 ?
- Сколько растений может быть дигетерозиготными в F_1 ?

106. Среди овец встречаются длиннохвостые (24 позвонка) и короткохвостые (10 позвонков). Допустим, различия в длине хвоста зависят от двух пар генов с однозначным действием. Генотип длиннохвостых овец $V_1V_1B_1B_1$, короткохвостых — $b_1b_1b_2b_2$. Спаривали гомозиготных длиннохвостых овец с гомозиготными короткохвостыми.

- Определить дозу гена В у длиннохвостых овец.
- Определить дозу гена b у короткохвостых овец.
- Определить число позвонков у ягнят в F_1 .
- Указать генотип гибрида F_1 .
- Сколько позвонков будет у гибрида F_2 при генотипе $V_1b_1b_2b_2$?

107. Золотая рыбка является домашней разновидностью серебристого карася. У личинок черный пигмент

развивается нормально. В возрасте 2–3 месяцев происходит депигментация и мальки приобретают золотистую окраску. Процесс депигментации контролируется двумя доминантными неаллельными генами, локализованными в разных хромосомах — D-1 и D-2. Рецессивные гены d_1 и d_2 определяют черную окраску, их называют «черными маврами». Наличие в генотипе рыбок любого из генов D определяет золотую окраску.

При скрещивании золотой рыбки ($D_1D_1D_2D_2$) с «черным мавром» ($d_1d_1d_2d_2$) все потомство золотое. При скрещивании F_1 между собой в F_2 вывелось 240 золотых и 15 пигментированных рыбок.

- Сколько типов гамет дают гибриды F_1 ?
- Сколько разных генотипов могло быть в F_2 ?
- Сколько разных фенотипов могло быть в F_2 ?
- Сколько в F_2 могло быть гомозиготных генотипов по двум рецессивным генам?
- Сколько в F_2 было рыбок с золотой окраской, имеющих доминантные гены в гомозиготном состоянии?

108. У кукурузы длина початка обусловлена двумя парами кумулятивных генов. Предположим, что доминантный ген обуславливает 5 см, а рецессивный ген — 2 см длины початка.

Скрещивали две гомозиготные линии кукурузы, из которых одна имела длину початка 8 см, а другая — 20 см. В F_1 получили 160 растений, которые от самоопыления дали 960 гибридов F_2 .

- Какую длину початка могли иметь растения F_1 ?
- Сколько разных фенотипов может быть в F_2 ?
- Какую длину початка могут иметь растения, в генотипе которых содержится три доминантных гена?
- Сколько таких растений может быть в F_2 ?
- Какую длину початка могут иметь растения с одним доминантным геном?

109. По типу кумулятивной полимерии наследуется цвет кожи человека. Цвет кожи тем темнее, чем больше доминантных генов в генотипе.

Два мулата ($A_1a_1A_2a_2$) вступают в брак. У них родилось несколько детей.

- Сколько типов гамет может дать мулат?

- Может ли от этого брака появиться белый ребенок? Указать его генотип.
- Может ли от этого брака появиться негр? Указать его генотип.
- Ребенок какого генотипа будет очень близок по цвету кожи к белому?
- Какой цвет кожи будут в основном иметь дети от этого брака?

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

- Определить окраску зерновок при скрещивании растений $A_1a_1A_2a_2 \times A_1a_1a_2a_2$.
- Сколько типов гамет может дать материнское растение?
- Сколько типов гамет может дать отцовское растение?
- Какой фенотип у материнского растения?
- Будут ли от этого скрещивания получены темно-красные зерна?
- Будут ли от этого скрещивания получены белые зерновки?

111. В природных популяциях рыбки молли имеют однотипную серую окраску и лишены черных пятен. Аквариумные рыбки имеют черный рисунок, который определяется генами N и M с аддитивным действием. Увеличение числа этих генов усиливает черную пигментацию, которая обязана большому количеству свободных аминокислот в тканях.

Скрещивали дигетерозиготных самок и самцов ($NnMm$) между собой. Родилось 176 потомков.

- Сколько гибридных потомков будут иметь 3 аддитивных доминантных гена (дать в %) и наиболее темную пигментацию?
- Сколько гибридных потомков будут иметь два аддитивных гена и менее темную окраску?
- Сколько потомков от данного скрещивания будут иметь в генотипе один аддитивный ген (%)?
- Сколько потомков от данного скрещивания не будут иметь черной пигментации (%)?

- Потомки каких генотипов имеют наибольшее количество свободных аминокислот в тканях?

112. У растений пастушьей сумки встречается две формы стручка: треугольная и округлая. При скрещивании растений с гомозиготной треугольной формой стручка с растением, имеющим округлую форму, гибриды F_1 имеют треугольную форму. В F_2 — расщепление 15:1. При этом наследовании доза доминантного гена не влияет на проявление треугольной формы стручка. Такой тип взаимодействия В. Шелл назвал некумулятивной полимерией.

При скрещивании растений $A_1A_1A_2A_2$, имеющих треугольную форму стручка, с растением с округлой формой плода ($a_1a_1a_2a_2$) выросло 80 гибридов F_1 и 192 — растений F_2 .

- Какая форма стручка будет у растений F_1 ?
- Сколько типов гамет может дать растение F_1 ?
- Какая форма стручка будет в F_2 у гомозиготного растения по двум рецессивным генам?
- Сколько растений в F_2 будут иметь округлую форму стручка?
- Укажите генотипы растений, от скрещивания которых у потомков будет расщепление: три треугольных и один округлый тип стручка.

113. У подсолнечника устойчивость к ржавчине определяется неаллельными генами R_1 и R_2 . Она доминирует над восприимчивостью к ржавчине (r_1 и r_2).

Скрещивали устойчивый к ржавчине сорт ($R_1R_1R_2R_2$) с сортом, восприимчивым к заболеванию ($r_1r_1r_2r_2$). Были получены гибриды F_1 , устойчивые к болезни, которые в дальнейшем скрестили между собой. Получили 236 потомков.

- Сколько типов гамет может дать растение F_1 ?
- Сколько генотипов может быть в F_2 ?
- Сколько фенотипов может быть в F_2 ?
- Сколько растений будут обладать восприимчивостью к ржавчине?
- Сколько растений в F_2 будут иметь все гены устойчивости к болезни?

114. Формы проса имеют различия по длине веточек метелки, которые определяются двумя неаллельными генами. Гены Bg_1 и Bg_2 определяют развитие длинных веточек метелки, bg_1 и bg_2 — коротких веточек.

Скрещивали две формы проса, различающихся по длине метелок. Одна из них была гомозиготна по двум доминантным генам B_1, B_1, B_2, B_2 , вторая имела рецессивный генотип br_1, br_1, br_2, br_2 . От скрещивания этих форм были получены гибриды F_1 , имеющие длинные веточки. Далее было проведено анализирующее скрещивание. Выросло 116 растений F_2 .

- Сколько типов гамет может дать гибрид F_1 ?
- Сколько растений в F_2 имели длинные веточки в метелках?
- Сколько растений в F_2 имели короткие веточки?
- Сколько растений в F_2 имели два неаллельных доминантных гена?
- Сколько растений проса в F_2 имели длинные веточки, но в их генотипе был только один доминантный ген?

115. У растения гречихи имеются красноцветковая (B_1, B_1, B_2, B_2) и белоцветковая (b_1, b_1, b_2, b_2) формы венчика. В F_1 все растения имеют розовую окраску венчика. В F_2 происходит расщепление 15:1.

Скрещивали гомозиготные красноцветковые и белоцветковые формы гречихи. В F_1 все потомки имели розовую окраску венчика. В F_2 от скрещивания F_1 между собой выросло 176 растений, по окраске венчика было расщепление 15:1.

- Какой тип наследования здесь проявился?
- Сколько типов гамет могли дать растения F_1 ?
- Сколько растений имели белый венчик?
- Сколько растений имели красную окраску венчика, в генотипе которых все гены были доминантными?
- Сколько растений имели разную степень розовой окраски венчика?

116. У некоторых сортов клещевины встречаются зеленая (A_1, A_1, A_2, A_2) и светлая (a_1, a_1, a_2, a_2) окраски коробочек.

При скрещивании растений клещевины, имеющих зеленые коробочки, с растением со светлыми коробочками появилось потомство с неполным доминированием (A_1, a_1, A_2, a_2). При дальнейшем скрещивании F_1 между собой в F_2 наблюдалось расщепление на 15 зеленых с разной степенью проявления зеленой окраски и 1 светлый. Всего выросло 186 растений.

- Какой тип наследования в данном скрещивании?
- Сколько типов гамет может дать гибрид F_1 ?
- Сколько растений имели светлые коробочки?
- Сколько растений имели зеленые коробочки и четыре доминантных гена?
- Сколько растений имели промежуточную окраску коробочек?

117. Большинство признаков у растения риса определяется взаимодействием двух и более генов. Так, признак остистости контролируется тремя доминантными генами An_1 , An_2 и An_3 . При наличии всех указанных генов ости длинные, гомозиготы по рецессивным аллелям — безостые. У растений с одним-двумя доминантными генами ости короткие или средней длины. Наследование идет по типу кумулятивной полимерии.

При скрещивании гомозиготного растения риса $An_1An_1An_2An_2An_3An_3$ с рецессивной формой $an_1an_1an_2an_2an_3an_3$ появились гибриды F_1 , имеющие среднюю длину ости. При анализирующем скрещивании гибридов F_1 с трирецессивной формой риса появилось 368 растений с разной длиной ости и безостые.

- Сколько типов гамет могли дать гибриды F_1 ?
- Сколько растений в F_2 не имели ости?
- Сколько растений F_2 имели длинные ости?
- Сколько растений F_2 имели в генотипе один доминантный ген и поэтому короткие ости?
- Сколько растений F_2 имели в генотипе два доминантных гена и средней длины ости?

ГЛАВА 3

ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Хромосомная теория наследственности была обоснована Т. Г. Морганом и его сотрудниками в 1910–1920 гг. и имела огромное значение для дальнейшего развития генетики. Основные положения хромосомной теории заключаются в следующем:

- гены расположены в хромосомах в линейном порядке на определенном расстоянии друг от друга;
- признаки, гены которых локализованы в одной хромосоме, наследуются сцепленно;
- кроссинговер может нарушить сцепление генов, что приводит к появлению потомства кроссоверного типа;
- на основе линейного расположения генов в хромосоме и частоты кроссинговера можно построить генетические карты хромосом.

СЦЕПЛЕННОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ

Закон независимого наследования признаков, обоснованный Менделем, проявляется лишь тогда, когда гены расположены в разных хромосомах. Если же гены локализованы в одной хромосоме, то они наследуются вместе, сцепленно. Совместное наследование признаков, ограничивающих их свободное комбинирование, называется сцеплением. Группу генов, локализованных в одной хромосоме, принято называть группой сцепления. Число групп сцепления у каждого организма равно гаплоидному набору хромосом. Так, у крупного рогатого скота кариотип составляет 60 хромосом, следовательно, у этого вида животных имеется 30 групп сцепления.

Рассмотрим пример наследования признаков при полном сцеплении генов. Ген D доминирует над геном d, ген F — над геном f. Гены локализованы в одной хромосоме (рис. 9).

Если бы гены находились в разных хромосомах, то в F_2 было бы расщепление 9:3:3:1, а при анализирующем скрещивании 1:1:1:1. При сцепленном наследовании двух признаков в F_2 расщепление по фенотипу будет 3:1. При

решении задач по сцепленному наследованию неаллельные гены одной хромосомы нужно писать вместе. Поскольку гены d и f тесно сцеплены, то гибриды F_1 могут дать лишь два типа гамет: DF и df . При скрещивании F_1 между собой появятся потомки F_2 трех генотипов в соотношении 1:2:1. Расщепление по фенотипу будет 3:1. Такое расщепление соответствует моногибридному скрещиванию, что свидетельствует о совместном наследовании двух генов.

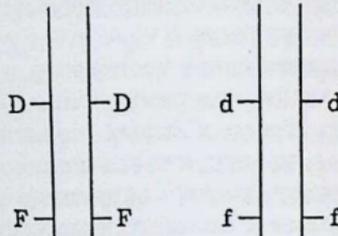


Рис. 9

Гомологичные хромосомы женской и мужской особи

При сцепленном наследовании генотипы лучше записывать так:

PP:	♀	DF	x	♂	df
		=			=
		DF			df
Гаметы		DF			df
	F_1 :	DF			DF
		=			=
		df			df

Гаметы F_1 у самки DF и df и такие же у самца. Расщепление по фенотипу 3:1, по генотипу 1:2:1.

F_2 :	DF	DF	df
	1 =	2 =	1 =
	DF	df	df

Если учесть три и более генов, находящихся в одной хромосоме, то расщепление по фенотипу и генотипу будет соответствовать результатам моногибридного скрещивания.

И при анализирующем скрещивании сцепленные гены наследуются вместе, расщепление в F_2 будет 1:1 по фенотипу и генотипу.

$$PP: \begin{array}{c} \text{♀ DF} \\ = \\ \text{df} \end{array} \times \begin{array}{c} \text{♂ df} \\ = \\ \text{df} \end{array} \longrightarrow F_b: \begin{array}{c} \text{DF} \\ = \\ \text{df} \end{array} \text{ и } \begin{array}{c} \text{df} \\ = \\ \text{df} \end{array}$$

КРОССИНГОВЕР

Полное сцепление проявляется редко. Наиболее часто встречается неполное сцепление, которое обязано кроссинговеру. Кроссинговер — это обмен между гомологическими участками несестринских хроматид. Так, в работе Т. Моргана при скрещивании самок дрозофилы, имеющих серое тело (C) и зачаточные крылья (d), с черными самцами (c) с нормальными крыльями (D) родилось потомство, имеющее серое тело и нормальные крылья. Далее проведено анализирующее скрещивание: были отобраны гибридные самки F_1 и спарены с рецессивными самцами. В F_2 должно быть два класса мух, так как гены C и d локализованы в одной хромосоме. Оказалось четыре класса с неравным числом потомков (41,5%; 41,5%; 8,5% и 8,5%). Два класса мух с признаками родителей \underline{Cd} и \underline{cd} ; два

класса потомков с новыми свойствами: серое тело и нормальные крылья (\underline{CD}) и черное тело и зачаточные крылья \underline{cd}

$\underline{(cd)}$
cd

PP:	♀	Cd	x	♂	cD				
		=			=				
		Cd			cD				
	F ₁ :	Cd			cd				
		=			=				
		cD			cd				
		серое тело нормальные крылья			черное тело зачаточные крылья				
	Гаметы F ₁ :	Cd cD CD cd			cd				
	F ₂ :	Cd			cD	CD	cd		
		=			=	=	=		
		cd			cd	cd	cd		
		серое тело зачаточные крылья			черное тело нормальные крылья	серое тело нормальные крылья	черное тело зачаточные крылья		

Новые классы возникли в результате рекомбинации генов в процессе кроссинговера, приведшего к появлению новых гамет у гибрида F_1 (CD и cd). Потомство, несущее признаки родителей, называют родительским, а гаметы Cd и cD — родительскими. Таких потомков может быть более 50%. Гаметы, возникшие в результате кроссинговера, называют кроссоверными, а потомство — кроссоверами (кроссоверное). Число последних потомков всегда менее 50%. Кроссинговер может быть одиночный, двойной, множественный. О кроссинговере судят по появлению рекомбинантных гамет и особей.

На основании полученных данных в опыте с дрозофилой Морган пришел к выводу, что появление новых форм зависит от частоты перекрестов между гомологичными хромосомами, которая определяется по следующей формуле:

$$\text{Частота рекомбинации} = \frac{\text{Число форм} \times 100}{\text{Общее число потомков}}, \%$$

Частота кроссинговера зависит от расстояния между генами, она относительно постоянна для каждого признака, хотя и другие факторы оказывают влияние на этот показатель. К ним относится возраст животных, влияние ионизирующих излучений, гормонов, лекарственных веществ и других.

Кроссинговер возникает в профазе первого мейотического деления. В стадию зигонемы гомологические хромосомы сближаются, образуется синаптонемальный комплекс, в стадию пахинемы наблюдаются разрывы и обмен между гомологическими хромосомами. После обмена между гомологическими участками и расхождения образуются кроссоверные гаметы с новым сочетанием генов и новое рекомбинационное потомство.

Единица рекомбинации — 1% кроссинговера или одна морганида. Если единица кроссинговера выражена в долях единицы, то ее называют сантиморганом (сМ).

Кроссинговер осуществляется с участием многих ферментов. Так, эндонуклеаза обеспечивает разрывы в нитях ДНК двух хроматид гомологических хромосом. ДНК-полимераза устривает разрывы в ДНК после обмена гомологическими участками. ДНК-лигаза сшивает нити ДНК.

Кроссинговер обычно происходит у всех организмов, и у самцов и у самок, во всех парах гомологичных хромосом. Однако у самцов многих видов насекомых, в том числе и у дрозофилы, кроссинговер не проходит, и рекомбинационные гаметы не возникают.

Локализация генов в группе сцепления. Благодаря кроссинговеру можно определить расстояние между генами, следовательно, построить хромосомную карту. Но предварительно необходимо выяснить, к какой группе сцепления относится та или иная мутация. Для этого проводится скрещивание с использованием генов-маркеров, группа сцепления которых известна. Допустим, ген-маркер А локализован в первой хромосоме, мутация f — неизвестна.

Р: ♀FFAA × ♂ffaa → F₁ → F₂. В F₂ расщепление 9:3:3:1.

Установление независимости наследования позволяет исключить принадлежность анализируемого гена к одной группе сцепления. Тогда скрещивание следует записать так:

$$\text{РР: } \underset{\text{F A}}{\text{♀ } \underline{\text{F A}}} \times \underset{\text{f a}}{\text{♂ } \underline{\text{f a}}} \longrightarrow \text{F}_1 \longrightarrow \text{F}_2$$

В случае сцепленного наследования признаков можно сказать, к какой группе сцепления принадлежит ген, если для гена-маркера известна группа сцепления. Например, ген В локализован во второй хромосоме, а f — неизвестно.

РР: ♀BBFF × ♂ffbb → F₁ → F₂, расщепление 3:1.

Значит, ген f относится к одной группе сцепления и записать генотипы следует так:

$$\text{РР: } \underset{\text{BF}}{\text{♀ } \underline{\text{BF}}} \times \underset{\text{bf}}{\text{♂ } \underline{\text{bf}}} \longrightarrow \text{F}_1 \longrightarrow \text{F}_2$$

Конечно, метод последовательных скрещиваний трудоемкий и требует наличия многих генов-маркеров. Сейчас используются и другие методы определения локализации генов в хромосоме.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ КАРТЫ ХРОМОСОМ

Первые генетические карты были составлены Т. Морганом и его учеником А. Стертеваном на дрозофиле. Был сделан вывод, что гены расположены в хромосомах в линейном порядке на определенном расстоянии друг от друга. К настоящему времени составлены карты хромосом для растений и животных разных видов. Генетическая карта — это относительное расположение генов в хромосоме. Для ее расшифровки надо иметь не менее трех генов, знать тип кроссинговера и использовать анализирующее скрещивание. Лучше эти расчеты рассматривать на примере. Сошлемся на экспериментальные данные Э. Синиота и Л. Денна. У китайской примулы надо локализовать гены: L — короткий пестик, l — длинный; R — ярко-красная окраска венчика, r — темно-красная; S — рыльце пестика зеленое, s — красное. Скрещивали гомозиготное растение, имеющее все доминантные гены, с трирецессивным растением. Затем проведено анализирующее скрещивание гибрида F₁ с рецессивным по трем генам растением. Все гены находятся в одной хромосоме. В F₂ было получено следующее потомство:

- 1) короткий пестик, ярко-красная окраска венчика, зеленое рыльце — 1063;
 - 2) короткий пестик, темно-красная окраска венчика, красное рыльце — 156;
 - 3) длинный пестик, ярко-красная окраска венчика, зеленое рыльце — 180;
 - 4) короткий пестик, ярко-красная окраска венчика, красное рыльце — 634;
 - 5) длинный пестик, темно-красная окраска венчика, зеленое рыльце — 526;
 - 6) короткий пестик, темно-красная окраска венчика, зеленое рыльце — 89;
 - 7) длинный пестик, ярко-красная окраска венчика, красное рыльце — 54;
 - 8) длинный пестик, темно-красная окраска венчика, красное рыльце — 1032.
- Всего: 3634

Итак, исходные растения:

$$\begin{array}{l} \text{PP: } \hat{=} \text{ LRS} \quad \times \quad \hat{\sigma} \quad \text{lrs} \\ \quad \quad \quad = \\ \quad \quad \quad \text{LRS} \quad \quad \quad \text{lrs} \end{array}$$

$$\begin{array}{l} \text{F}_1: \quad \text{LRS} \\ \quad \quad \quad = \\ \quad \quad \quad \text{lrs} \end{array}$$

$$\begin{array}{l} \text{F}_2: \quad \hat{=} \text{ LRS} \quad \times \quad \hat{\sigma} \quad \text{lrs} \\ \quad \quad \quad = \\ \quad \quad \quad \text{lrs} \quad \quad \quad \text{lrs} \end{array}$$

При сцепленном наследовании трех генов в F_2 должно быть два типа потомков, а в F_1 — два типа гамет. Фактически появилось 8 типов потомков, значит, гибриды F_1 образовали 8 типов гамет, а это возможно в процессе кроссинговера. Потомство от анализирующего скрещивания имеет один и тот же знаменатель (lrs), который не оказывает существенного влияния на проявление признака, поэтому тип каждой гаметы F_1 можно приравнивать к соответствующему фенотипу.

Представим полученные данные в таблице 7. Прежде всего следует выделить родительское потомство, которое определяют по наибольшему числу особей (LRS — 1063 и lrs — 1032). Всего 2095 — это 56,9% от общего числа растений F_2 . Для установления кроссинговера каждое кроссоверное потомство следует сравнивать с генотипом F_1 . По порядку записи первое кроссоверное потомство имеет короткий пестик, темно-красную окраску венчика и красное рыльце.

Таблица 7

Гаметы и фенотипические классы потомства, получаемые при анализирующем скрещивании

Гаметы F_1	Генотипы F_2 без рекомбинации	Число потомков в F_2	Кроссинговер	Расстояние между генами, %
LRS lrs	LRS lrs	1063 1032 2095	потомки родительского типа	—
Lrs Lrs	Lrs LRS	156 130 286	одиночный, между генами L-R	$\frac{330 \times 100}{3084} = 0,1$

Продолжение табл. 7

Гаметы F ₁	Генотипы F ₁ без радикалов	Число потомков в F ₁	Кроссинговер	Расстояние между генами, %
LrS lrS	LRs lrS	634 526	}1160 одиночный, между генами R - S	R - S = 31,5
LrS lRs	LrS lRs	39 54		

У потомства появилось новое сочетание признаков: короткий пестик, темно-красная окраска венчика и красное рыльце, их генотип Lrs. Потомство с таким сочетанием признаков могло появиться в результате одиночного кроссинговера в F₁ между генами L и R. При таком кроссинговере появляется и вторая комплементарная гамета и второе потомство lRs. Сумма таких кроссоверных потомков равна 156 + 180 = 336 растений. Расстояние между генами

$$L-R = \frac{336 \times 100}{3684} = 9,1\%$$

Следующая кроссоверная пара также имеет новое сочетание признаков: короткий пестик, ярко-красная окраска венчика, красное рыльце, генотип LRs — 634 растения. И вторая пара — длинный пестик, темно-красная окраска венчика, зеленое рыльце. Генотип lrS — 526 растений. Потомство с новыми сочетаниями признаков возникло в результате одиночного кроссинговера между генами R и S. Сумма растений, возникших за счет кроссинговера второй пары, равна 1160, расстояние между генами R и S = 31,5%. Зная расстояние между генами L и R и R и S, можно определить расстояние между генами L и S, ген R находится между ними. Оно равно 31,5 + 9,1 = 40,6%.

Третья пара кроссоверных потомков появилась в результате двойного кроссинговера между генами L-R и R-S. Двойной кроссинговер обычно образуется редко, поэтому минимальная частота встречаемости особей какого-либо класса может служить маркерами того, что именно они являются продуктами двойного кроссинговера. Расстояние между генами L-R от двойного кроссинговера равно

ют генеалогический метод на обширных родословных. Однако наибольшие успехи достигнуты при переходе на молекулярно-генетические и биохимические методы. В настоящее время изучены все 24 группы сцепления (22 аутосомы и две половые хромосомы).

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ, СЦЕПЛЕННЫХ С ПОЛОМ

У всех двуполовых организмов имеются два типа хромосом. Первый тип — аутосомы (неполовые хромосомы). Они одинаковы у организмов женского и мужского полов. Второй тип — половые хромосомы, по ним имеются различия у организмов по полу: у женских особей имеется две одинаковые хромосомы — XX, у мужских две разные — XY. Такой тип пола называется гомогаметным. Он характерен для большинства млекопитающих, некоторых рыб, некоторых насекомых. Второй тип пола — гетерогаметный: самки имеют две разные хромосомы — XY, самцы две одинаковые хромосомы — XX. В отличие от гомогаметного пола, хромосомы гетерогаметного пола могут иметь другое обозначение: самки — ZW, самцы — ZZ.

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

Если гены локализованы в X-хромосоме, а Y-хромосома генетически инертна, то такой тип наследования признаков называется наследованием, сцепленным с полом. Этот тип наследования был обнаружен Т. Г. Морганом при использовании реципрокных скрещиваний у дрозофилы, различающейся по окраске глаз. Красные глаза у дрозофилы доминируют над белоглазостью. Так, при скрещивании красноглазых (w^+) самок с белоглазыми самцами (w) гибридное потомство F_1 было красноглазое,

в F_1 , от скрещивания мух F_1 между собой наблюдалось расщепление в соотношении: $3/4$ мух были красноглазые и $1/4$ белоглазые, все белоглазые мухи были самцами. Можно сказать, что в прямом скрещивании подтвердился закономерности Менделя.

При обратном скрещивании, где самки были белоглазые, а самцы красноглазые, Морган обнаружил отклонения от менделевских правил, что видно на схеме:

PP:	♀	w	x	♂	w ⁺
		=			>
		w			
		белоглазые			красноглазые
F ₁ :		w ⁺			w
		=			>
		w			
		все самки		все самцы	
		красноглазые		белоглазые	

Все гибридные дочери F_1 были похожи на отца, а сыновья на матерей. Такое наследование получило название крисс-кросс (крест-накрест) наследование: сыновья наследуют признак матери, дочери — признак отца. Вместо проявления единообразия в F_1 произошло расщепление 1:1. И во втором поколении было расщепление по полу и окраске глаз 1:1.

Морган показал, что полученные отклонения возникают потому, что ген белоглазости (w) локализован в половой хромосоме — X. Самка F_1 наследует две X-хромосомы: одну от матери (w) и вторую от отца (w⁺). Самец F_1 наследует от матери только одну хромосому — X с рецессивным геном white. Этот ген у самцов проявляется, потому что Y-хромосома генетически инертна, не имеет соответствующей гомологической аллели. Генетически инертную хромосому Y по данному гену обозначают знаком > или G. Если гены представлены только в одной хромосоме, а вторая — генетически инертна, то такие организмы называются гемизиготами.

Наследование признаков, сцепленных с полом, встречается у человека, животных, рыб, насекомых, растений, у которых мужской пол гетерогаметный. У человека известно около 150 признаков, сцепленных с полом. К ним отно-

сятся наследование гемофилии, мышечной дистрофии (тип Дюшена), цветная слепота, дальтонизм и другие. Гемофилия и мышечная дистрофия встречаются у собак.

У птиц, бабочек, некоторых рыб, у которых именно самки гемизиготны, известны примеры практического использования этого явления. Так, в птицеводстве изучена рецессивная, сцепленная с полом, мутация карликовости (d).

Карликовые куры являются более экономичными для разведения, так как меньше потребляют кормов и занимают меньшую площадь содержания. Потомство от карликовых кур имеет нормальную массу. Интересные исследования проводятся в шелководстве, получена линия, в которой выводятся только самцы.

Рассмотрим пример по изучению признаков, гены которых локализованы в половой хромосоме и аутосоме. Признаки, сцепленные с полом, можно записывать и другим способом.

У кур породы плимутрок ген В сцеплен с полом, и птица имеет поперечную исчерченность пера, b — черную окраску пера. Ген W локализован в первой хромосоме и определяет белую кожу, ген w — желтую кожу. Гены В и W локализованы в разных хромосомах, записывать их следует отдельно.

Условия задачи: гомозиготный черный белокожий петух скрещен с полосатой гетерозиготной по белой окраске кожи курицей. Определить генотипы и фенотипы потомства.

PP:	$\text{♀ } X^b Y W w$	×	$\text{♂ } X^h X^h W W$
Гаметы:	$X^b w$ $X^b W$		$X^h w$
	$Y W$ $Y w$		
F ₁ :	$\text{♂ } X^h X^h W W$	$\text{♂ } X^h X^h W w$	$\text{♀ } X^b Y W W$ $\text{♀ } X^b Y W w$
	полосатые белая кожа	полосатые белая кожа	черные белокожие черные белокожие

Ответ: дщлята F₁ имели 4 генотипа, по фенотипу — все петушки полосатые с белой кожей, все курочки черные с белой кожей.

Занятие по теме «Хромосомная теория наследственности»

Цель занятия:

1. По результатам гибридологического анализа научиться определять независимое и сцепленное наследование генов, сцепленное с полом наследование.
2. Уметь применять анализирующее скрещивание для определения расстояния между генами и построения генетических карт хромосом.

Вопросы для контроля

1. Реципрокные скрещивания и особенности наследования аутосомных и сцепленных с полом признаков.
2. Какие гаметы называются кроссоверными и некроссоверными?
3. Что такое полное и неполное скрещивание?
4. В каких единицах измеряется расстояние между генами в хромосоме?
5. Основные положения хромосомной теории.
6. Кем и на каком объекте разработана хромосомная теория наследственности?
7. На основании каких данных составляются генетические карты хромосом?
8. Значение и практическое применение признаков, сцепленных с полом.

Задания

118. У человека катаракта (помутнение хрусталика) и полидактилия обусловлены доминантными аутосомными генами.

Одна молодая женщина унаследовала катаракту от своей матери, а полидактилию от отца. Ее муж был нормальным в этом отношении. Если оба признака тесно сцеплены, то каких от них можно ожидать детей?

- Укажите генотип молодой женщины.
- Укажите генотип ее мужа.
- Сколько типов гамет может быть у молодой женщины?
- Сколько генотипов может быть у их детей?
- Укажите фенотипы их детей.

119. У кур ген R , отвечающий за гороховидный гребень, локализован в 1-й хромосоме, ген r — простой гребень.

бень. В этой же хромосоме расположен ген O , определяющий голубой окрас скорлупы, белая скорлупа — o .

Гетерозиготные по гороховидному гребню курочки, несущие яйца с белой скорлупой, были спарены с гетерозиготным по гороховидному гребню петухом, в родословной которого курочки несли яйца только с голубой скорлупой. Вылупилось 128 цыплят.

- Сколько генотипов могло быть у цыплят?
- Сколько фенотипов было у цыплят?
- Сколько цыплят в своем генотипе имели ген голубой окраски?
- Сколько цыплят имели простой гребень?
- Сколько цыплят имели гороховидный гребень?

120. У кукурузы гены, обуславливающие роговидный эндосперм (w) и зеленый цвет проростков (v), расположены в 9-й хромосоме.

Скрещивали растения с нормальным эндоспермом (W) и зеленым цветом проростков (v) с растением, имеющим роговидный эндосперм (w) и желтые проростки (V). Выросло 126 растений в F_1 и 212 в F_2 .

- Какой генотип будут иметь растения F_1 ?
- Какой фенотип будут иметь растения F_1 ?
- Сколько растений в F_2 , полученных от скрещивания F_1 между собой, будут иметь нормальный эндосперм и желтые проростки?
- Какое расщепление по фенотипу будет в F_2 по окраске проростков?
- Сколько растений F_2 имели роговидный эндосперм и зеленый цвет проростков?

121. Скрещивали гомозиготное растение томата с доминантными генами высокорослости (H), шаровидной формы плодов (P) с растениями, имеющими карликовый рост (h) и грушевидную форму плодов (p). В F_1 получили 118 растений, в F_2 — 1124. Гены тесно сцеплены.

- Сколько высокорослых растений с шаровидными плодами может быть в F_1 ?
- Сколько типов гамет может образовать растение F_1 ?
- Сколько разных генотипов может быть в F_2 ?
- Сколько растений F_2 могли иметь карликовый рост и грушевидные плоды?
- Сколько групп сцепления может иметь томат?

122. У кур ген Ср (коротконогость) тесно сцеплен с геном розовидного гребня R. В гомозиготном состоянии ген Ср проявляет летальное действие. Розовидный гребень доминирует над простым (листовидным) — аутосомный признак.

Гетерозиготные по обоим генам куры были спарены с петухами, имеющими листовидный гребень и нормальные ноги. Вылупилось 416 цыплят.

- Сколько генотипов могло быть у потомства?
- Сколько фенотипов могло быть у потомства?
- Сколько цыплят имели розовидный гребень и были коротконогими?
- Сколько цыплят имели простой гребень и нормальные ноги?
- Сколько групп сцепления может быть у кур?

123. У цыплят имеется рецессивная мутация sh-трясуны, при которой проявляется частое дрожание головы и шеи. Она локализована в половой хромосоме на расстоянии 14 сМ от другого гена — Na-голошейка (отсутствие пера на шее). Для мутации Na характерно неполное доминирование, у гетерозигот на шее появляются пучки коротких перьев.

При скрещивании здоровых кур (Sh), у которых отсутствовали перья на шее (Na), с петухами-трясунами (shsh) с нормальным развитием пера на шее (папа), вылупилось 272 цыпленка.

- Сколько генотипов может быть у потомства?
- Сколько курочек были трясунами с нормальным развитием пера?
- Сколько петушков имели пучки коротких перьев на шее и не были трясунами?
- Сколько вылупилось петушков?
- Сколько вылупилось курочек?

124. Сколько групп сцепления может быть у крупного рогатого скота, домашних свиней, диких свиней, овец, собак.

Сколько групп сцепления может быть у ржи, овса, кукурузы, гречихи обыкновенной, фасоли обыкновенной?

125. У гороха стелющаяся форма стебля (P) доминирует над прямостоячей (p), опушенность растения (N) — над отсутствием опушения (n), пурпурная окраска цветков

(А) — над белой. Все три гена локализованы в одной хромосоме.

Скрещивали гомозиготное опушенное со стелющимся стеблем и белыми цветками растение с гомозиготным непущенным растением, имеющим прямостоячий стебель и красные цветки. В F_1 получили 960 растений. От самоопыления гибридов F_1 получили в F_2 1660 растений.

- Сколько разных типов гамет может образовать растение F_1 ?
- Сколько разных генотипов может быть в F_2 ?
- Сколько разных фенотипов может быть в F_2 ?
- Сколько растений F_2 могли быть опушенными со стелющимися стеблями и белыми цветками?
- Сколько групп сцепления может быть у гороха?

126. Гены d и f расположены в третьей хромосоме, а гены n и m — в первой.

Особь, гомозиготную по доминантным аллелям DF и NM , скрещивали с особью, рецессивной по всем этим генам. При дальнейшем скрещивании гибридов F_1 между собой в F_2 получили разнообразное потомство.

- Сколько типов гамет может быть у гибрида F_1 ?
- Сколько генотипов в F_2 будут гомозиготными по четырём генам?
- Сколько разных генотипов может быть в F_2 ?
- Сколько в F_2 может быть дигетерозиготных генотипов?
- Сколько в F_2 может быть гомозиготных генотипов по четырём рецессивным генам?

127. Гены d и f расположены в третьей хромосоме, а гены n и m — в первой.

Особь, гомозиготную по доминантным аллелям $DFNM$, скрещивали с особью, рецессивной по всем этим генам. Гибриды F_1 скрещивали с особью, рецессивной по всем аллелям.

- Сколько типов гамет может быть у гибрида F_1 ?
- Сколько генотипов может быть в F_2 ?
- Сколько в F_2 может быть тетрагетерозиготных особей?
- Сколько в F_2 может быть моногетерозиготных особей?
- Сколько в F_2 будет рецессивных гомозигот?

128. Гены a и b расположены во 2-й хромосоме, гены c и d в 4-й. Особь, гомозиготную по доминантным аллелям A, B, C и D , скрещивали с особью, рецессивной по всем этим генам. Далее гибридов F_1 скрестили с гомозиготной по рецессивным генам особью.

- Сколько типов гамет может быть у гибридов F_1 ?
- Сколько возможных генотипов будет в F_2 ?
- Сколько фенотипов может быть в F_2 ?
- Сколько особей в F_2 могут иметь гомозиготный генотип по четырём рецессивным генам?
- Сколько генотипов в F_2 могут быть тетрагетерозиготными?

129. У душистого горошка ген P определяет пурпурную окраску цветка, ген p — белую. Удлиненная пыльца (L) доминирует над округлой. Гены P и L локализованы в одной хромосоме и тесно сцеплены.

От скрещивания душистого горошка, имеющего пурпурные цветки и удлиненную пыльцу, с растением с белыми цветками и круглой пыльцой, появилось потомство в F_1 , имеющее пурпурные цветки и удлиненную пыльцу. Далее было проведено анализирующее скрещивание F_1 с двойным рецессивом. Получено 116 растений.

- Укажите генотип гибрида F_1 .
- Сколько типов гамет может дать гибрид F_1 ?
- Сколько в F_2 может быть разных генотипов?
- Сколько в F_2 может быть разных фенотипов?
- Сколько в F_2 может быть растений с пурпурной окраской цветка и удлиненной пыльцой?

130. У кролика один из типов пятнистости доминирует над сплошной окраской, а нормальная шерсть — над ангорской.

Скрещивают пятнистого нормальношерстного кролика со сплошь окрашенной ангорской крольчихой. В потомстве от скрещивания гибридов F_1 со сплошь окрашенными ангорскими кроликами получено 16 пятнистых ангорских крольчат, 72 сплошь окрашенных ангорских, 76 пятнистых с нормальной шерстью и 13 сплошь окрашенных с нормальной шерстью.

- Сколько типов гамет может дать гибрид F_1 ?
- Сколько типов кроссоверных гамет может дать гибрид F_1 ?

- Сколько разных генотипов может быть в F_2 ?
- Сколько разных фенотипов может быть в F_2 ?
- Как наследуются пятнистость и длина шерсти по отношению друг к другу?

131. У кроликов белая пятнистость шерсти (А) доминирует над сплошной окраской (а), короткая шерсть (L) — над длинной (l). Гены локализованы в одной хромосоме.

При скрещивании гомозиготных самок с доминантными признаками с рецессивными самцами получили потомство F_1 , в дальнейшем провели анализирующее скрещивание и получили: пятнистых короткошерстных — 72; пятнистых длинношерстных — 11; крольчат со сплошной окраской и длинношерстных — 69; крольчат с короткой шерстью и сплошной окраской — 3.

- Сколько типов гамет может дать гибрид F_1 ?
- Сколько гамет кроссоверного типа может быть в F_1 ?
- Какой тип наследования (полное или неполное сцепление генов)?
- Определить расстояние между генами а и l.
- Какой генотип в F_2 может быть у кроликов с короткой шерстью и сплошной окраской?

132. У томатов высокий рост (D) доминирует над карликовым (d), гладкие плоды (P) — над опушенными (p). Гены локализованы в одной хромосоме.

Проводили анализирующее скрещивание с растениями томата, гетерозиготными по доминантным генам, в F_2 получено следующее потомство: высокие гладкие — 161; высокие опушенные — 5; карликовые гладкие — 5; карликовые опушенные — 128.

- Как наследуются два неаллельных гена (полное или неполное сцепление)?
- Сколько родительских типов гамет может дать гибрид F_1 ?
- Сколько типов гамет в F_1 могут быть кроссоверными?
- Сколько потомков в F_2 могут быть кроссоверными?
- Каково расстояние между генами d-p?

133. У томатов высокий рост (D) доминирует над карликовым (d), гладкие плоды (P) — над опушенными (p). Гены локализованы в одной хромосоме.

Проводили анализирующее скрещивание растений томата, гетерозиготных по доминантным генам. В F_2 получено следующее потомство: высокие гладкие — 7; высокие опушенные — 138; карликовые гладкие — 165; карликовые опушенные — 4.

- Как наследуются два неаллельных гена (полное или неполное сцепление)?
- Сколько типов гамет может дать гибрид F_1 ?
- Сколько типов гамет в F_1 могут быть кроссоверными?
- Сколько потомков в F_2 могут быть кроссоверными?
- Каково расстояние между генами D и p?

134. У мышей ген с отвечает за белую окраску шерсти, С — за темную. Темная окраска глаз определяется геном Р, розовая — р. Гены локализованы в одной хромосоме.

Мыши, гомозиготные по гену белой окраски шерсти и темным глазам, были скрещены с гомозиготными самцами, имеющими темную окраску шерсти и розовые глаза. Далее гибридные самки F_1 скрещивались с самцами, гомозиготными по обоим мутантным генам. Родилось 579 мышат, из них: с белой шерстью и темными глазами — 240; с белой шерстью и розовыми глазами — 31; с темной шерстью и темными глазами — 34; с темной шерстью и розовыми глазами — 274.

- Как наследуются два неаллельных гена: полное или неполное сцепление?
- Сколько типов гамет может дать гибрид F_1 ?
- Сколько в F_2 может быть кроссоверных типов гамет?
- Сколько потомков в F_2 могут быть кроссоверного типа?
- Определить расстояние между генами с и Р.

135. Гены с и d локализованы в одной хромосоме. Гомозиготная по генам с и d особь скрещивалась с нормальной CD. Далее использовалось анализирующее скрещивание F_1 с двойным рецессивом. Получено в F_2 следующее потомство:

703 C-D-

698 ccdd

98 C-dd-

92 ccD-

- Укажите генотип гибрида F_1 .

- Сколько типов гамет может дать гибрид F_1 ?

- Сколько из них могут быть кроссоверными?
- Сколько являются родительскими гаметами?
- Указать расстояние между генами с и d.

136. Особь, гомозиготная по генам А и В, скрещена с рецессивной особью aabb. Гибриды F_1 вновь скрещены с ди-рецессивной особью. В F_2 получено 2017 потомков, из них:

А-В — 903

aabb — 898

aaВ — 102

А-bb — 114

- Укажите генотип гибрида F_1 .
- Сколько типов гамет дает гибридная особь F_1 ?
- Укажите гаметы, возникшие в результате кроссинговера.
- Определите расстояние между генами а-b.
- Каковы были бы результаты от этого скрещивания в случае независимого распределения генов а и b?

137. У растений окрашенный цветок доминирует над неокрашенным, желтая окраска растения рецессивна к зеленой. Два гетерозиготных растения скрещены с рецессивной гомозиготной формой, в результате получено следующее потомство:

Окраска цветка	Окраска растения	1-е растение	2-е растение
Окрашенный	Зеленая	88	23
Окрашенный	Желтая	12	170
Неокрашенный	Зеленая	8	190
Неокрашенный	Желтая	92	17

- Каковы генотипы обоих гетерозиготных растений?
- Сколько типов гамет дают гетерозиготные растения №1 и №2?
- Сколько из них кроссоверных?
- Рассчитайте величину кроссинговера для первого растения F_1 .
- Рассчитайте величину кроссинговера для второго растения F_1 .

138. У кроликов доминантный ген В отвечает за черный пигмент в окраске меха, ген b — за коричневый пигмент. Ген С отвечает за распределение пигмента в меховом покрове. В этом гене локализованы две аллели: c^{ch} (окра-

ска шиншиллы) и c^h (гималайский тип). Гены В и С локализованы в одной хромосоме.

Гомозиготные самки с шиншилловым черным мехом ($BBc^h c^h$) были спарены с гомозиготным гималайским коричневым самцом ($bbc^h c^h$). В F_1 все потомство обладало черным шиншилловым мехом. Затем кроликов F_1 скрещивали с коричневыми гималайскими самцами. Родилось 720 потомков: черные шиншилловые — 244; коричневые шиншилловые — 134; черные гималайские — 109; коричневые гималайские — 233.

- Как наследуются два неаллельных признака: полное или неполное сцепление?
- Сколько типов гамет может дать гибрид F_1 ?
- Какие потомки F_2 являются кроссоверными?
- Сколько потомков в F_2 получены в результате кроссинговера?
- Каково расстояние между генами b и c ?

139. У кукурузы зеленые проростки (Gl) доминируют над желтыми (gl), матовые листья (St) — над блестящими (st). Гены сцеплены.

От скрещивания гомозиготных растений кукурузы, имеющих желтые проростки и блестящие листья, с растениями, имеющими зеленые проростки и матовые листья, получили гибриды F_1 . От скрещивания гибридов F_1 с линией — анализатором в F_2 получили: 310 растений с признаками доминантной родительской формы; 287 — рецессивной родительской формы; 69 — с желтыми матовыми листьями; 60 — с зелеными блестящими.

- Какой процент некроссоверных растений был среди гибридов F_2 ?
- Сколько фенотипических классов было получено в F_2 ?
- Какой процент растений был в F_2 с зелеными проростками и блестящими листьями?
- Какой процент растений в F_2 имел желтые проростки и матовые листья?
- Какое расстояние (в %) будет между генами gl и st ?

140. Изобразите положение генов в хромосоме и выпишите гаметы у особи $LlDdAaBb$, если между генами L и D наблюдается полное сцепление, а между генами A и B , расположенными в другой хромосоме, произошел кроссинговер.

- Сколько типов гамет может дать данная особь?
- Сколько из них кроссоверных?
- Сколько гамет имели все доминантные гены?
- Сколько гамет имели все рецессивные гены?
- Постройте на хромосомной карте расположение генов.

141. У кроликов гены С и D локализованы в одной хромосоме, и расстояние между ними равно 12 морганид.

Генотип исходных кроликов $\frac{Cd}{cD}$.

- Укажите гаметы родительского типа.
- Какова их доля в общем числе гамет этого организма?
- Укажите кроссоверные гаметы.
- Какова их доля в общем числе гамет?

142. У кур гены А и В локализованы в одной хромосоме, и расстояние между ними равно 8 морганидам.

Генотип исходных птиц $\frac{AB}{ab}$.

- Укажите гаметы родительского типа.
- Какова их доля в общем числе гамет этого организма?
- Укажите кроссоверные гаметы.
- Какова их доля в общем числе гамет?

143. У томатов известны следующие признаки: опушенность (H) доминирует над отсутствием опушенности (h), узловатость стебля (I) — над гладкостебельностью (i), устойчивость к *Cladosporium* (C) — над чувствительностью (c).

Линия, гомозиготная по опушенности, узловатости и чувствительности к *Cladosporium*, была скрещена с линией, гомозиготной по отсутствию опушенности и узловатости и наличию устойчивости к *Cladosporium*. Растения F₁ были скрещены с растениями, гомозиготными по отсутствию опушенности и узловатости и чувствительности к болезни. В потомстве от анализирующего скрещивания было получено растений:

- а) опушенных, узловатых, чувствительных — 342;
- б) опушенных, узловатых, устойчивых — 80;
- в) неопушенных, узловатых, чувствительных — 78;
- г) неопушенных, узловатых, устойчивых — 7;
- д) опушенных, гладкостебельных, чувствительных — 11;

- е) опушенных, гладкостебельных, устойчивых — 84;
 ж) неопушенных, гладкостебельных, чувствительных — 72;

з) неопушенных, гладкостебельных, устойчивых — 326.

Определить:

- Генотип гибрида F_1 .
- Сколько типов гамет может дать гибрид F_1 от этого скрещивания?
- Сколько кроссоверных гамет может быть у гибрида F_1 ?
- Указать взаимное расположение этих генов.
- Расстояние между генами.

В анализирующем скрещивании знаменатель в каждом генотипе потомства является рецессивным и не оказывает влияние на проявление признака, поэтому во многих задачах гамету F_2 будем приравнивать к генотипу, опуская знаменатель:

В F_2 должно быть $\frac{ABC}{abc}$, $\frac{aBC}{abc}$, $\frac{AbC}{abc}$ и т. д.

Удобнее писать без знаменателя: ABC, aBC, AbC и т. д.

144. У дрозофилы серое тело (B) доминирует над черным (b), красные глаза (E) — над киноварными (e), нормальные крылья (V) — над зачаточными (v). Все эти гены расположены во 2-й хромосоме.

Гомозиготная по генам bev самка скрещена с гомозиготным нормальным самцом (BEV). В анализирующем скрещивании гибридная самка F_1 скрещена с самцом, рецессивным по трем генам. В F_2 было получено следующее потомство:

BEV — 1270	bev — 1275
Bev — 53	bEV — 58
BeV — 21	bEv — 24
BEv — 42	beV — 44

Определить:

- Генотип дрозофилы F_1 .
- Число типов родительских гамет в F_1 .
- Число кроссоверных гамет в F_1 .
- Порядок расположения генов в хромосоме.
- Расстояние между генами.

145. У томатов известны следующие признаки: плод округлый (O) и плоский (o), опушенный (p) и неопушен-

ный (P), цветки одиночные (S) и собранные в соцветия (s). Все три гена локализованы во второй хромосоме.

Растения, гомозиготные по трем доминантным генам, были скрещены с растением, рецессивным по трем генам. Далее было проведено анализирующее скрещивание и получены в F_2 следующее потомство:

OPS — 435	Ops — 88
ops — 455	opS — 60
OPs — 55	OpS — 1
oPS — 90	oPs — 3

Определить:

- Число типов родительских гамет в F_1 .
- Общее число типов гамет в F_1 .
- Расстояние между генами.
- Порядок расположения генов в хромосоме.

146. У дрозофилы в 3-й хромосоме локализованы гены p, ss, e. Ген p детерминирует развитие розовых глаз, P — красных; ген ss — коротких щетинок, SS — длинных щетинок; e — черную окраску тела, E — серую. Гетерозиготные мухи были скрещены с линией — анализатором. В F_2 получены следующие потомки:

PSSE — 441	psse — 429
pSSE — 76	Psse — 80
PssE — 5	pSSe — 8
PSSe — 48	pssE — 51

Определить:

- Генотип дрозофилы F_1 .
- Общее число типов гамет в F_1 .
- Расстояние между генами p-ss.
- Расстояние между генами p-e.
- Расстояние между генами ss-e.

147. Скрещивали черных кроликов (A) с белой окраской жира (B) и нормальной длиной шерсти (D) с самцами, рецессивными по трем генам. Эти гены локализованы в одной хромосоме. Гетерозиготные самки скрещивались с рецессивными по трем генам самцами. В F_2 получено следующее потомство:

aBд — 212	ABд — 22
авд — 3	ABд — 26
авД — 28	AvД — 220
aBД — 22	ABД — 5

На основании результатов анализирующего скрещивания определить генотип гибрида F_1 и указать:

- Число типов гамет у гибридов F_1 .
- Число типов кроссоверных гамет у гибридов F_1 .
- Расстояние между генами а-в.
- Расстояние между генами а-д.
- Расстояние между генами в-д.

148. Растение кукурузы, гетерозиготное по трем генам, было скрещено с растением, гомозиготным по трем рецессивным аллелям этих генов. В потомстве F_2 наблюдалось следующее расщепление по фенотипу:

ABC — 64
 авС — 30
 авс — 72
 АВс — 28
 АвС — 3

- Укажите генотип гибрида F_1 .
- Сколько родительских гамет может дать гибрид F_1 ?
- Укажите расположение генов в этом скрещивании.
- Укажите расстояние между генами.
- Укажите причину образования лишь 3 типов кроссоверных потомков.

149. Скрещивали гомозиготную линию кукурузы, имеющей неокрашенный алейрон (С) зерновки, гладкую форму (Sh) и светлый перикарп (Bp), с линией, у которой все признаки были рецессивными. Три гена локализованы в 9-й хромосоме. Гибриды F_1 скрещивали с линией анализатором и в F_2 получили:

CShBp — 359	cshbp — 334
cShBp — 43	Cshbp — 49
CshBp — 3	cShbp — 2
CShbp — 81	cshBp — 70

Определить:

- Общее число типов гамет в F_1 .
- Число кроссоверных гамет в F_1 .
- Расстояние между генами c-sh.
- Расстояние между генами c-bp.
- Расстояние между генами sh-bp.

150. У дрозофилы красные глаза (W) доминируют над белыми (w), прямые крылья (F) — над вильчатыми (f), длинные крылья (M) — над уменьшенными (m). Гены локализованы в X-хромосоме.

Гетерозиготных мух по трем генам скрестили с гомозиготными самцами по трем рецессивным генам. В F_1 получено следующее потомство:

Wfm — 162	wfM — 64
WfM — 38	wfm — 530
WFM — 542	wFM — 166
WFm — 68	wFm — 30

На основании результатов анализирующего скрещивания определить генотип F_1 и указать:

- число типов гамет у гибрида F_1 ;
- число типов кроссоверных гамет в F_1 ;
- расстояние между генами окраски глаз и размерами крыльев;
- расстояние между генами окраски глаз и формы щетинок;
- расстояние между генами размеров крыльев и формы щетинок.

151. В анализирующем скрещивании было получено:

ABD — 3	aBD — 72
ABd — 0	aBd — 8
AbD — 6	abD — 1
Abd — 68	abd — 2

На основании анализирующего скрещивания определить:

- генотип F_1 ;
- число типов гамет у гибрида F_1 ;
- число кроссоверных гамет у гибрида F_1 ;
- расстояние между генами a-b, d-b, a-d;
- построить хромосомную карту.

152. У кукурузы окрашенный эндосперм (A) доминирует над бесцветным (a), гладкий эндосперм (B) — над морщинистым (b), восковидный эндосперм (D) — над крахмалистым (d).

Гибридные растения F_1 , имеющие окрашенный гладкий и восковидный эндосперм, были скрещены с рецессивной формой по трем генам, которые локализованы в одной хромосоме, и дали следующее потомство: бесцветных морщинистых крахмалистых — 253; окрашенных гладких восковидных — 271; окрашенных гладких крахмалистых — 12; бесцветных морщинистых восковидных — 14; окрашенных морщинистых восковидных — 4;

бесцветных гладких крахмалистых — 2; окрашенных гладких крахмалистых — 60; бесцветных морщинистых восковидных — 62.

На основании результатов анализирующего скрещивания определить генотип растения F_1 и указать:

- число типов гамет у гибрида F_1 ;
- число типов родительских гамет в F_1 ;
- расстояние между генами бесцветности и морщинистости;
- расстояние между генами бесцветности и восковидности;
- расстояние между генами морщинистости и восковидности.

153. У дрозофилы красные глаза (R) доминируют над красновато-коричневыми (r), дикий тип щетинок (G) — над щетинками, которые над глазами собраны в пучки (g), серый цвет тела (E) — над черным (e). Гены расположены в одной хромосоме.

Мух дикого типа скрещивали с самцами, рецессивными по трем генам. Гибриды F_1 вновь скрещены с самцами, рецессивными по трем генам.

В F_1 получено следующее потомство:

RGE — 144 rge — 130

RGe — 41 rGE — 9

RgE — 1 rGe — 5

Rge — 11 rgE — 48

На основании результатов анализирующего скрещивания определить генотип гибрида F_1 и указать:

- число типов гамет у гибридов F_1 ;
- число типов кроссоверных гамет у гибрида F_1 ;
- расстояние между генами r-g;
- расстояние между генами r-e;
- расстояние между генами g-e.

154. У мышей курчавая шерсть (Ca) доминирует над прямой (ca), шерстистость (H) — над бесшерстностью (h), отсутствие белого пояса (Bt) — над наличием (bt).

При скрещивании мышей, имеющих все доминантные гены, с рецессивными мышами по трем генам родилось гибридное потомство, которое в анализирующем скрещивании дало:

CaHbt — 245 cahbt — 214
 caHbt — 87 Cahbt — 105
 CaHbt — 39 cahBt — 41

- Определить генотип гибрида F_1 .
- Определить число типов гамет, которых может дать генотип F_1 .
- Определить расстояние между генами ca-h, h-bt, ca-bt.
- Определить порядок расположения генов в хромосоме.
- Почему в F_2 имеется 6 классов потомков, а не 8.

155. У кукурузы имеются следующие признаки: нормальная фертильность (F) доминирует над пониженной фертильностью (f), матовые листья (G) — над блестящими (g), проростки с нормальным хлорофиллом (A) — над бесхлорофилльными (a).

Гетерозиготные растения кукурузы по трем генам скрестили с гомозиготными растениями по трем рецессивным генам. В F_2 получено следующее потомство:

aGf — 280 AGf — 30
 agf — 6 Agf — 25
 GF — 27 AgF — 300
 agF — 35 AGF — 8

На основании результатов анализирующего скрещивания определить генотип F_1 и указать:

- число типов гамет у гибрида F_1 ;
- число типов кроссоверных гамет в F_1 ;
- расстояние между генами g-f;
- расстояние между генами g-a;
- расстояние между генами f-a.

156. При анализирующем скрещивании тригетерозиготы в F_2 установлено следующее расщепление:

ABC — 150 Abc — 37
 abc — 143 aBC — 42
 ABc — 70 AbC — 8
 abC — 65 aBc — 6

- Установить генотип гибрида F_1 .
- Определить число типов гамет, которые может дать генотип F_1 ?
- Определить расстояние между генами c-a; c-b; a-b.
- Определить порядок расположения генов в хромосоме.
- Какой ген находится между генами c-a?

157. У китайской примулы короткий пестик (L) доминирует над длинным (l), ярко-красная окраска венчика (R) — над темно-красной (r), зеленое рыльце пестика (S) — над красным (s). Гены локализованы в одной хромосоме.

Проведено скрещивание между растениями, имеющими короткий пестик, ярко-красную окраску венчика и зеленое рыльце пестика, с рецессивными растениями по трем генам. От скрещивания гибридов F_1 с трирецессивными растениями в F_2 было получено:

LRS — 1086	lrs — 1022
IRS — 146	Lrs — 160
LRs — 334	lrS — 516
LrS — 30	lRs — 46

- Установить генотип гибрида F_1 .
- Определить число типов гамет, которые может дать гибрид F_1 .
- Определить расстояние между генами l-r, r-s, l-s.
- Определить порядок расположения генов в хромосоме.
- Какой ген находится между генами l и s?

158. У кукурузы ген v отвечает за желтые проростки, ген V — за зеленые проростки; ген gl — за гляцевые листья, ген Gl — за матовые листья; sl — за надрезанные листья, Sl — за нормальную форму листа. Все гены локализованы в одной хромосоме.

При скрещивании растений разных линий в F_1 гибриды имели зеленые проростки, матовые листья, нормальные листья. При анализирующем скрещивании получено: 235 растений с доминантными признаками; 270 растений с рецессивными признаками; 29 — с желтыми проростками, матовыми и нормальными листьями; 26 — с зелеными проростками, гляцевыми и надрезанными листьями; 4 — с зелеными проростками, гляцевыми и нормальной формой листа; 6 — с желтыми проростками, матовыми и надрезанными листьями; 71 — с зелеными проростками, матовыми и надрезанными листьями; 66 — с желтыми проростками, гляцевыми и нормальной формой листьями.

Определить:

- число типов родительских гамет в F_1 ;
- общее число гамет в F_1 ;

- расстояние между генами v-g;
- расстояние между генами v-s;
- расстояние между генами g-s.

159. Проводится анализирующее скрещивание тригетерозиготы AaBbCc с тройным рецессивом aabbcc. Для фенотипов потомства получились следующие соотношения:

abc — 64	AbC — 3
abC — 11	Abc — 17
aBc — 2	ABc — 14
aBC — 18	ABC — 71

- Напишите генотипы обоих родителей.
- Укажите число кроссоверных гамет у гибридного организма F₁.
- Определить расстояние между генами c-b, c-a, b-a.
- Определить порядок расположения генов в хромосоме.
- Какой ген находится в центре хромосомы?

160. В анализирующем скрещивании было получено следующее соотношение фенотипов:

XYZ — 5	xYZ — 72
Xyz — 1	xYz — 28
XyZ — 26	xuZ — 3
Xyz — 68	xuz — 6

- Укажите генотип гибрида F₁.
- Сколько родительских гамет может дать гибрид F₁?
- Сколько типов кроссоверных гамет может дать гибрид F₁?
- Укажите расположение генов в этом скрещивании.
- Определить расстояние между генами.

161. У дрозофилы ген редуцированных крыльев (vg) рецессивен и расположен в аутосоме; ген желтой окраски (y) также рецессивен и локализован в половой хромосоме.

Гомозиготную по рецессивным генам самку скрестили с нормальным серым самцом. Было получено 144 потомка.

- Сколько типов гамет может дать самец?
- Сколько родилось самок в F₁ с нормальными крыльями и серым телом?
- Сколько родилось самцов в F₁ с нормальными крыльями и желтым телом?

• Сколько типов гамет может дать самка F_1 ?

• Сколько типов гамет может дать самец F_1 ?

162. У дрозофилы ген белой окраски глаз (w) локализован в половой хромосоме, красноглазость доминирует над белоглазостью. Ген окраски тела находится в аутосоме, серое (B) тело доминирует над черным (b).

Скрещивается белоглазая самка, имеющая серое тело, с красноглазым черным самцом. Вывелось 172 мухи.

• Сколько в F_1 вывелось красноглазых мух, какого пола они были?

• Сколько в F_1 вывелось белоглазых мух, какого пола они были?

• Сколько гамет может дать гибридная самка F_1 ?

• Сколько гамет может дать гибридный самец F_1 ?

• Сколько родилось мух серого тела?

163. У кур ген B локализован в X -хромосоме и отвечает за рябой тип окрашиваемости. Этот ген доминантен по отношению к сплошному типу окрашиваемости (b).

Рябая курица была спарена с гетерозиготным петухом. Вылупилось 80 цыплят.

• Сколько появилось рябых кур при скрещивании?

• Сколько было курочек со сплошным типом окрашиваемости?

• Сколько было гомозиготных петухов со сплошным типом окрашиваемости?

• Сколько было рябых цыплят?

• Сколько цыплят имели сплошную окраску?

164. Черная (B) и рыжая (b) окраска шерсти обусловлены у кошек сцепленными с полом аллелями B и b . Черная кошка — черепаховая окраска.

Черная кошка принесла четырех котят, один из которых имеет черепаховую окраску, а три — черную.

• Какой фенотип отца этих котят?

• Какого пола были черные котята?

• Какой пол имеет черепаховую окраску?

• Могут ли коты иметь черепаховую окраску?

• Какой генотип отца этих котят?

165. У бронзовых индеек иногда наблюдается дрожание тела, которое называется вибрированием. Эта аномалия обусловлена сцепленным с полом рецессивным геном v .

От скрещивания гетерозиготных по данному гену самцов с аномальными самками получили 44 гибрида.

- Сколько разных генотипов могли иметь гибриды?
- Сколько среди них может быть самочек?
- Сколько гибридов могут иметь аномалию?
- Сколько самочек может быть нормальными?
- Сколько самцов могут иметь аномалию?

166. У кур полосатость окраски оперения определяется сцепленным с полом доминантным геном В, а отсутствие полосатости — его рецессивной аллелью в.

Скрещивали кур с полосатой окраской оперения с белым петухом. Вылупилось 74 цыпленка. В дальнейшем гибриды F_1 спаривались между собой, вывелось 124 цыпленка.

- Сколько в F_1 вылупилось курочек белого оперения?
- Сколько в F_1 вылупилось петушков с полосатым оперением?
- Сколько в F_2 было разных генотипов у курочек?
- Сколько в F_2 было фенотипов у курочек?
- Сколько в F_2 было фенотипов и генотипов у петушков?

167. У собак породы золотистый ретривер обнаружена мутация мускульной дистрофии, гомологичная мускульной дистрофии Дюшена у человека. Мутация является рецессивной и сцеплена с полом.

При спаривании здоровой гетерозиготной по мускульной дистрофии матки со здоровым кобелем родилось 12 щенят.

- Сколько типов гамет могло быть у матери?
- Сколько типов гамет мог дать отец?
- Сколько разных генотипов могло быть у щенят?
- Сколько из рожденных сучек могли иметь ген мускульной дистрофии?
- Сколько самцов помета могли иметь мускульную дистрофию?

168. У рыбки пецилии аллель N вызывает сильное потемнение хвостовой части тела, n — светлый хвост. Окраска хвостовой части тела локализована в X и Y хромосомах.

От спаривания гомозиготной светлой самки с гомозиготным окрашенным самцом в F_1 вывелось 28 потомков, в F_2 — 88.

Сколько рыбок в F_1 имели черную окраску хвостовой части тела?

- Сколько разных фенотипов было в F_2 ?
- Сколь рыбок F_2 имели черную окраску?
- Сколько рыбок-самок в F_2 имели черную окраску?
- Сколько рыбок-самцов имели светлую окраску хвоста?

169. У кур породы плимутрок ген В сцеплен с полом и обуславливает поперечную исчерченность пера, b — черную окраску. Ген R локализован в аутосоме и определяет розовидный гребень, r — листовидный.

Гомозиготный черный петух с розовидным гребнем скрещен с полосатой курицей с листовидным гребнем. Вывелось 6 полосатых петушков с розовидным гребнем, 5 полосатых петушков с листовидным гребнем, 5 черных курочек с розовидным гребнем и 6 черных курочек с листовидным гребнем.

- Сколько типов гамет могла дать курочка?
- Сколько типов гамет мог дать петух?
- Сколько разных генотипов могло быть у цыплят?
- Сколько фенотипов было у цыплят?
- Сколько было гомозиготных петушков?

170. У кур породы плимутрок ген В сцеплен с полом и обуславливает поперечную исчерченность пера, b — черную окраску пера. Ген W локализован в первой хромосоме и определяет белую кожу, ген w — желтую кожу.

Гомозиготный полосатый белокожий петух и черная желтокожая курица дали 32 цыпленка, все полосатые и белокожие.

- Сколько разных типов гамет могла дать курица?
- Сколько разных генотипов могло быть у цыплят?
- Сколько разных фенотипов было у цыплят?
- Сколько курочек имели полосатую окраску?
- Сколько было белокожих петушков?

171. У кур породы плимутрок ген В сцеплен с полом и обуславливает поперечную исчерченность пера, b — черную окраску пера. Ген W локализован в первой хромосоме и определяет белую кожу, ген w — желтую кожу.

Гомозиготный петух черный белокожий скрещен с полосатой гетерозиготной по белой окраске кожи курочкой. Вылупилось 64 цыпленка.

- Сколько типов гамет могла дать курица?
- Сколько возможных генотипов могли иметь цыплята?
- Какая окраска пера была у курочек?
- Сколько было белокожих цыплят?
- Сколько генотипов могло быть у петушков?

172. У собак в возрасте 6 недель — 3 месяцев может проявляться классическая форма гемофилии А. Обычно больные животные не доживают до половой зрелости. Это рецессивное, сцепленное с полом, заболевание.

В аутосоме южнорусской овчарки локализован ген W, который определяет белую окраску шерсти, при рецессивном гене w — окрашенная шерсть.

От спаривания самки, гетерозиготной по гемофилии и белой шерсти, со здоровым окрашенным самцом родилось 8 щенят в нескольких пометах.

- Сколько типов гамет могло быть у матери?
- Сколько типов гамет могло быть у отца?
- Сколько разных генотипов могло быть у щенят?
- Сколько из рожденных сучек могли иметь в генотипе ген гемофилии?
- Сколько могло родиться гемофиликов мужского пола?

173. У кур породы брама имеется ген S, который локализован в половой хромосоме и отвечает за темную окраску оперения, при рецессивном гене s — окраска красная с различными оттенками. Ген S относится к неполно доминантным генам, и у гибридов преобладают бурые тона. Розовидная форма гребня определяется доминантным аутосомным геном R, простой гребень — r.

Темные курочки с розовидным гребнем были спарены с бурым петухом с простым гребнем. Вылупилось 548 цыплят.

- Сколько разных генотипов могли иметь цыплята?
- Сколько фенотипов имели курочки?
- Сколько фенотипов имели петушки?
- Сколько цыплят имели розовидный гребень?
- Сколько цыплят имели бурое оперение?

174. У кур ген замедленного роста пера у цыплят K локализован в половой хромосоме, k — определяет быстрый рост пера. Ген окраски оперения C находится в аутосоме, белое оперение определяется геном c.

Гетерозиготных окрашенных курочек с замедленным ростом пера спаривали с белым петухом быстрого оперения. Вылупилось 624 цыпленка.

- Сколько разных генотипов могло быть у цыплят?
- Сколько фенотипов имели курочки?
- Сколько фенотипов имели петушки?
- Сколько вылупилось белых курочек с быстрым ростом пера?
- Сколько вылупилось окрашенных петушков с замедленным ростом пера?

175. У двудомного цветкового растения меландриума наследование пола происходит по такому же типу, как у дрозофилы. Рецессивный ген, обуславливающий развитие узких листьев, локализован в X-хромосоме. Доминируют широкие листья.

Гетерозиготные широколистные растения скрестили с узколиственными и получили 300 гибридов.

- Сколько растений имели широкие листья?
- Сколько женских растений имели широкие листья?
- Сколько мужских растений имели узкие листья?
- Гетерозиготное растение опылили пыльцой широколистного растения и получили 20 гибридов. Сколько из них имели узкие листья?
- Сколько мужских растений имели широкие листья от второго скрещивания?

176. У кур имеется ген карликовости d_w , который локализован в половой хромосоме. Мутация рецессивная, масса тела у петухов снижается на 40%, у кур — на 30%. От спаривания мини-маток с нормальными петухами потомство рождается нормальной массы. Ген окраски С локализован в аутосоме, при с — белая окраска.

Карликовых гетерозиготных по окраске кур спаривали с белыми гетерозиготными по нормальной массе тела петухами. Вылупилось 736 цыплят.

- Сколько разных фенотипов было у цыплят?
- Сколько разных генотипов было у курочек?
- Сколько разных генотипов было у петушков?
- Сколько курочек имели белое оперение и были карликами?
- Сколько окрашенных петушков имели нормальную массу тела?

177. Признак дальтонизма сцеплен с полом. Женщина, гетерозиготная носительница дальтонизма, вышла замуж за мужчину с нормальным зрением. У них родилось два сына и две дочки.

- Сколько у их дочерей было генотипов?
- Сколько у их дочерей было фенотипов?
- Сколько среди их сыновей было разных генотипов?
- Сколько у их сыновей было разных фенотипов?
- Сколько из их мальчиков было дальтоников?

178. У супругов зрение нормальное. У них четверо детей — две дочери и два сына. У первой дочери зрение нормальное, у нее есть три сына, два из которых дальтоники. У второй дочери, а также у ее пяти сыновей зрение нормальное. Первый сын супругов дальтоник, у него две дочери и два сына, все видят нормально. Второму сыну и четверо его сыновей имеют нормальное зрение.

- Каковы генотипы бабушки и дедушки?
- Каковы генотипы первой дочери и ее мужа?
- Каковы генотипы второй дочери и ее мужа?
- Каков генотип первого сына и его супруги?
- Каков генотип второго сына и его жены?

179. У человека дальтонизм сцеплен с полом и является рецессивным, ген глухоты относится к рецессивно-аутосомному признаку.

Мужчина, страдающий дальтонизмом и глухотой, женился на женщине, нормальной по зрению и хорошо слышащей. У них родились глухой сын-дальтоник и дочь-дальтоник с нормальным слухом.

- Сколько типов гамет может дать мать этих детей?
- Сколько типов гамет может дать отец этих детей?
- Сколько типов гамет может дать их дочь?
- Сколько типов гамет может дать их сын?
- Какова вероятность рождения здорового ребенка по двум признакам от этого брака?

180. Отсутствие потовых желез передается у людей по наследству как рецессивный признак, сцепленный с полом. Наличие потовых желез — доминантный признак.

Юноша, не страдающий этой аномалией, женится на девушке, отец которой лишен потовых желез, а мать и все предки здоровы. От этого брака в дальнейшем родилось четыре ребенка.

- Сколько детей не имели потовых желез?
- Сколько мальчиков не имели потовых желез?
- Сколько девочек от этого брака будут гетерозиготными?
- Будут ли девочки в этой семье полностью лишены гена отсутствия потовых желез?

181. От здоровых родителей родился сын, больной гемофилией. Гемофилия — рецессивное, сцепленное с полом заболевание.

- Сколько типов гамет может быть у матери?
- Сколько типов гамет может быть у отца?
- В генотипе отца может ли быть ген гемофилии?
- Будет ли второй ребенок этой пары здоров?
- Если родится второй сын, будет ли он свободен от гемофилии?

182. Женщина, отец которой страдал гемофилией, вышла замуж за здорового мужчину. У них родилось четверо детей.

- Может ли кто-то из детей быть гемофиликом?
- Сколько из детей мужского пола могут быть гемофиликами?
- Сколько мальчиков будут здоровыми?
- Сколько девочек будут абсолютно здоровы?
- Будут ли девочки носительницами гена гемофилии?

183. Гены дальтонизма и «куриной слепоты» (ночная слепота) наследуются через X-хромосому и являются рецессивными.

В одной семье жена имеет нормальное зрение, хотя ее мать страдала «куриной слепотой», а отец был дальтоником; ее муж нормален в отношении обоих признаков.

- Нарисуйте схему родословной этой семьи.
- Сколько типов гамет может дать мать этих детей?
- Сколько типов гамет может дать отец этих детей?
- Какие синдромы могут быть у их сыновей?
- Будут ли их дочери здоровы или нести какие-либо аномалии по этим признакам?

184. У человека рецессивный ген *a* обуславливает дальтонизм, а рецессивный ген *d* — мышечную дистрофию Дюшенна. Оба признака локализованы в X-хромосоме. По родословной одной семьи были получены следующие данные: здоровая женщина с нормальным зрением,

отец которой был дальтоником, а мать страдала мышечной дистрофией, вышла замуж за здорового мужчину с нормальным цветовым зрением. От этого брака родилось 8 мальчиков и 3 девочки. Из них 3 девочки и 1 мальчик были здоровы и имели нормальное зрение. Из остальных семи мальчиков 3 страдали мышечной дистрофией, 3 — дальтонизмом, 1 — обоими заболеваниями.

- Составить родословную этой семьи.
- Сколько типов гамет может иметь мать?
- Какого пола были дети, рожденные из материнских кроссоверных гамет?
- Могут ли родиться в этой семье больные дочери?
- Определить расстояние между генами a-d.

ГЛАВА 4

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

После обоснования хромосомной теории наследственности усилия ученых были направлены на выявление материальной природы гена. В 1927 г. Н. К. Кольцов впервые высказал идею о молекулярной природе гена, о том, что хромосома представляет собой сложное надмолекулярное образование. И все же до начала 1940-х гг. генетические функции хромосом связывали с белками. Решению этой проблемы помогли, прежде всего, работы, выполняемые на микроорганизмах.

В 1928 г. Ф. Гриффит впервые получил доказательства возможной передачи наследственности при использовании бактерий пневмококков. Гриффит использовал два типа штаммов пневмококков S и R. S — вирулентный тип, клетка заключена в полисахаридную капсулу, и R — непатогенная форма, не имеет капсулы. Эти две формы одновременно вводили в тело мышей, предварительно убив S формы нагреванием до 65°C. Все мыши погибли. После вскрытия в теле мышей обнаружили живые S формы, произошла трансформация типа R в S форму. Результаты этой работы многократно перепроверялись и подтверждались. Однако природу трансформации долго не могли раскрыть.

И лишь в 1944 г. О. Эвери, К. Мак-Леод и М. Мак-Карти показали, что трансформирующим фактором служит дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК).

В 1952 г. работы О. Эвери были подтверждены исследованиями А. Херши и М. Чейза, выполненными на бактериофаге T2. Бактериофаг T2 может инфицировать кишечную палочку (*Escherichia coli*). Он состоит из двух основных компонентов: белка и ДНК, которая находится в головке бактериофага. Внутри клетки *E. coli* проникает только ДНК T2, белковая оболочка фага адсорбируется на поверхности бактериальной клетки. Через 20 мин бактериальная клетка лизируется и около 100 дочерних бактериофагов T2 выходят наружу. Херши и Чейз четко показали, что носителем наследственной информации является молекула ДНК.

Опыты, проведенные Г. Франкель-Конрадом на вирусе табачной мозаики (ВТМ), показали, что заражение растений происходит под влиянием не белка вируса, а рибонуклеиновой кислоты (РНК). Таким образом, было установлено, что носителями наследственности может быть у некоторых организмов молекула РНК.

В середине 1940-х гг. было выяснено, что ДНК и РНК присутствуют в каждом живом организме.

СТРОЕНИЕ, СВОЙСТВА И ФУНКЦИИ ДНК

Нуклеиновые кислоты впервые открыты И. Мисшером в 1868 г.

Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) — химическая основа генов, в которых сконцентрирована наследственная информация организма. ДНК — это сложный биополимер, состоящий из нуклеотидов (мономеров). Каждый нуклеотид включает три компонента — остаток фосфорной кислоты (фосфат), пентозный сахар (дезоксирибозу) и одно из четырех азотистых оснований: пуриновых (аденин или гуанин) или пиримидиновых (тимин или цитозин) (рис. 10).

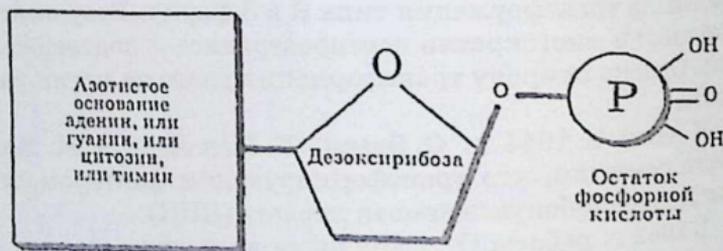


Рис. 10

Состав нуклеотида ДНК

Специфичность нуклеотида определяется наличием соответствующего азотистого основания. Нуклеотиды принято обозначать начальными буквами азотистых оснований: А — аденин, Г — гуанин, Т — тимин, Ц — цитозин.

Большой вклад в изучении строения нуклеиновых кислот внес Э. Чаргаф, который установил правило нуклеотидных отношений, лежащих в основе строения всех ДНК. Согласно правилам Чаргаффа, молярное содержание тимина

на (Т) равно содержанию аденина (А), молярное содержание цитозина (Ц) равно содержанию гуанина (Г). Отсюда сумма пуриновых оснований (А + Г) равна сумме пиримидиновых азотистых оснований (Т + Ц), отношение пуриновых оснований к пиримидиновым равно 1. В последующем было показано, что отношение суммы А + Т к сумме Г + Ц не равно 1. В соответствии с этим правилом нуклеотидный состав разных организмов может варьировать только по величине А + Т. Содержание аденина и тимина всегда больше суммы гуанина и цитозина у эукариот.

Чаргафф показал, что ДНК имеет сложное строение, в ней могут быть самые различные последовательности нуклеотидов, специфичные для каждого вида и частично для каждого организма. В дальнейшем Д. Уотсон ввел понятие коэффициент видовой специфичности — отношение $(А + Т)/(Г + Ц)$.

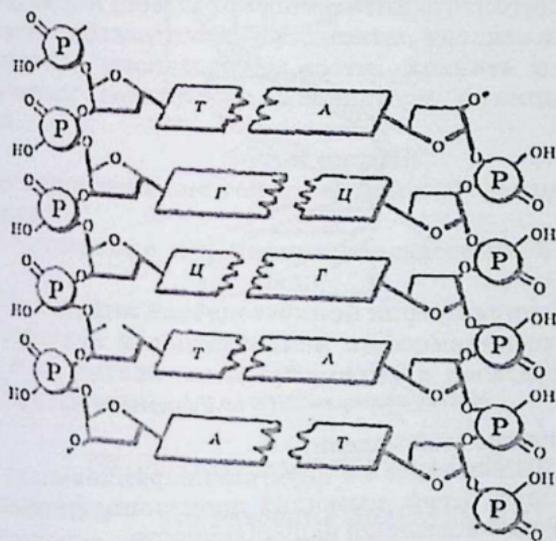


Рис. 11

Принцип комплементарности в молекуле ДНК

Концевой нуклеотид на одном конце цепи имеет свободную 5'-группу, на другом — 3'-группу. Благодаря такому соединению нуклеотидов молекула ДНК обладает полярностью и последовательность оснований читается в направлении от 5'-к 3'-углеродному атому пентозы.

Рентгеноструктурный анализ показал, что молекула ДНК имеет вид спирали и состоит из двух нитей.

Опираясь на данные рентгеноструктурного анализа, правила Чаргаффа и другие открытия, Д. Уотсон и Ф. Крик в 1953 г. предложили модель структуры молекулы ДНК, которая с тех пор многократно проверялась и в основном признана правильной.

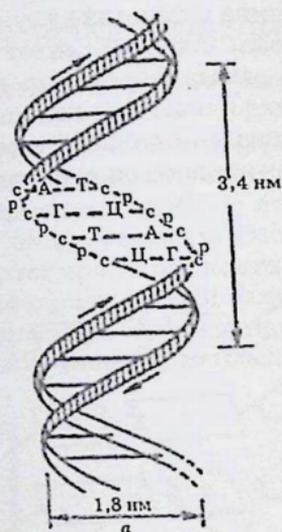


Рис. 12

Модель молекулы ДНК по Уотсону — Крику

Согласно этой модели:

- 1) ДНК состоит из двух антипараллельных полинуклеотидных цепей, имеющих противоположную ($5' \rightarrow 3'$ и $3' \rightarrow 5'$ соответственно) направленность.
- 2) Между цепями образуются водородные связи за счет комплементарного взаимодействия азотистых оснований ($A = T$ — двойная водородная связь и $G \equiv C$ — тройная связь).
- 3) Пуриновые и пиримидиновые основания расположены внутри спирали, и их плоскости перпендикулярны

оси спирали. Сахара расположены почти под прямым углом к основаниям.

4) Диаметр спирали 20 Å. Расстояние между соседними основаниями вдоль спирали 3,4 Å, они повернуты относительно друг друга на 36°. На один виток спирали приходится 10 пар нуклеотидов, что соответствует 34 Å.

5) На последовательность оснований не накладывается никаких ограничений.

Большинство молекул в растворе бывают правозакрученными (В-ДНК), однако встречаются и левозакрученные формы (Z-ДНК).

ДНК обладает исключительной устойчивостью, не боится концентрированных растворов кислот, спиртов, щелочей, выдерживает нагревание до 100°C. ДНК способна к денатурации (потере вторичной и третичной структуры) и ренатурации (восстановлению этих структур). Ее можно разрезать и воссоединять фрагменты, удалять и вставлять необходимые последовательности, хранить в условиях сверхнизких температур без потери функциональных свойств.

Функции ДНК

1. Воспроизведение генетической информации при репликации.
2. Кодирование и хранение наследственной информации.
3. Реализация наследственной информации.
4. Передача наследственной информации от клетки к клетке и от организма к организму в последовательных поколениях потомков.

РЕПЛИКАЦИЯ МОЛЕКУЛЫ ДНК

Репликация — это удвоение молекулы ДНК путем самокопирования. Она происходит в стадию S клеточного цикла. Благодаря репликации сохраняется постоянство генов в организме.

Репликация происходит полуконсервативным способом. Это значит, что из одной родительской молекулы ДНК образуются две дочерние, каждая из которых имеет двойную спираль. Полуконсервативный тип репликации доказан с использованием меченого азота N¹⁵ при выра-

щивании *E. coli* на среде $^{15}\text{NH}_4\text{Cl}$. Необходимая предпосылка репликации — раскручивание молекулы ДНК. Этот процесс катализируется ферментом геликазой, образуется репликационная вилка с двумя одиночными цепями. К нуклеотидам одной цепи пристраивается комплементарное азотистое основание: к аденину — тимин, к цитозину — гуанин. Репликация может идти при наличии в среде всех четырех нуклеозидтрифосфатов. Репликация осуществляется с участием ферментов ДНК-полимераз, восстанавливающих новые полинуклеотидные цепи ДНК. Из двух нитей ДНК непрерывно реплицируется лишь одна нить ДНК. Ее называют ведущей. Репликация второй запаздывает, ее называют запаздывающей. Эта нить состоит из коротких фрагментов (фрагментов Оказаки). Соединяются фрагменты ферментом ДНК-лигазой. Скорость репликации у разных организмов неодинаковая. У *E. coli* молекула ДНК воспроизводится за 20 мин или 3000 пар нуклеотидов в 1 с. У эукариот репликация идет медленнее.

Отмечают три этапа синтеза: инициация, элонгация, терминация.

Рост полинуклеотидных цепей всегда происходит от 5'-к 3'-концу. А так как нити ДНК антипараллельны, то комплементарный матричный синтез осуществляется в разных направлениях. На матрице, расположенной от 5'-к 3'-концу слева направо, синтез будет происходить справа налево, а на матрице от 3'-к 5'-концу справа налево он будет идти слева направо.

У прокариот, имеющих кольцевую структуру ДНК, репликация начинается в определенной точке кольца и идет в двух направлениях вдоль хромосомы. Родительская ДНК превращается в две кольцевые.

Репликация линейных молекул ДНК начинается в определенных точках с образованием репликационных вздутий. У млекопитающих в больших молекулах ДНК иногда насчитывают сотни точек инициации репликации. После образования вздутий репликация идет в обоих направлениях от точки инициации. Когда репликация заканчивается, из одной линейной родительской ДНК образуются две линейные дочерние. Процесс репликации ДНК играет важную роль в передаче наследственной информации.

длин, записанной в последовательности пар оснований от родительских молекул ДНК дочерним молекулам ДНК.

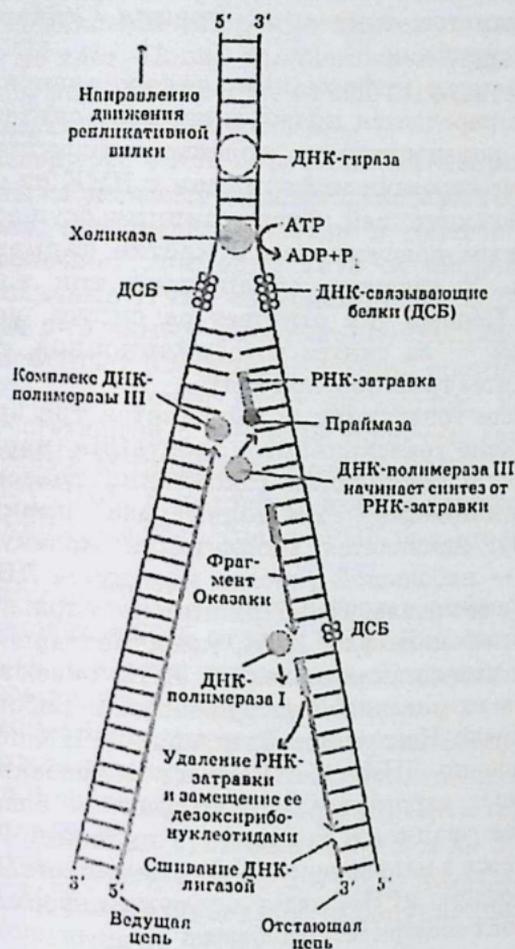


Рис. 13

Схематичное изображение основных этапов репликации ДНК

ТРАНСКРИПЦИЯ

В клетке содержится три вида РНК: рибосомная (рРНК), транспортная (тРНК) и информационная, или матричная (иРНК, мРНК). Все эти РНК имеют общую ос-

новную структуру, состоят из ряда рибонуклеотидов, соединенных (3'-5') связями. В строении РНК имеется много общего с ДНК, однако имеются и некоторые различия: молекула РНК однонитчатая, и вместо тимина там представлено азотистое основание урацил, сахар рибоза (в ДНК дезоксирибоза).

Наследственная информация, заложенная в молекулах ДНК, не передается прямо к системе синтеза белка, сначала она переносится на молекулу информационной РНК. Процесс передачи информации с ДНК на иРНК называется транскрипцией. Транскрипция осуществляется с обязательным присутствием в клетке фермента РНК-полимеразы. У эукариот обнаружено три типа РНК-полимераз. Первый тип отвечает за синтез рибосомной РНК, второй — за синтез информационной РНК, третий — за синтез транспортной РНК.

В процессе транскрипции выделяется три этапа: инициация (начало транскрипции), элонгация (наращивание цепи иРНК) и терминация (окончание транскрипции). На этапе инициации РНК-полимераза прикрепляется к промотору, начинается расплетание молекулы ДНК. Промотор — небольшой участок молекулы ДНК, расположенный в ее начале. Транскрипция идет только на одной из двух нитей молекулы ДНК, комплементарной смысловой. После расплетания молекула ДНК оказывается доступной для спаривания с поступающими рибонуклеозидтрифосфатами. Начинается элонгация. РНК-полимераза, продвигаясь по ДНК, обеспечивает образование иРНК, которое идет строго комплементарно: к аденину прикрепляется урацил, к гуанину — цитозин. Рост иРНК продолжается в направлении 5'-3' и начинается с 5' конца. Таким образом, иРНК несет полную информацию ДНК для синтеза специфического белка.

Из трех молекул РНК на долю иРНК приходится 2-3%. У прокариот время существования иРНК составляет от нескольких секунд до нескольких минут.

Процессинг. Сплайсинг. У эукариот при транскрипции в начале образуется про-иРНК — предшественник зрелой иРНК. Затем начинается процесс созревания иРНК (процессинг). В молекуле про-иРНК имеются два типа участков: экзоны и интроны. Экзоны — это кодирующие

последовательности гена, несущие информацию о синтезе белка. Интроны — некодирующие последовательности иРНК. В результате процессинга из про-иРНК вырезаются интроны. Процесс вырезания интронов называют сплайсингом, однако без интронов синтез полинуклеотидной цепочки не идет. После сплайсинга экзоны соединяются ферментом лигазой. Зрелые иРНК выходят из ядра и могут присоединиться к рибосоме.

Транспортные РНК переносят активированные аминокислоты на рибосому и взаимодействуют с иРНК и, следовательно, принимают участие в синтезе белка. Доля тРНК составляет примерно 15% от общего количества РНК. Различные тРНК содержат от 74 до 93 азотистых оснований, это самые короткие нуклеиновые кислоты. тРНК напоминает клеверный листок, состоящий из трех петель. Средняя петля несет антикодон, т. е. триплет, взаимодействующий с иРНК на рибосоме (рис. 14). Противоположный антикодону акцепторный конец тРНК несет триплет ЦЦА, к которому прикрепляются активированные аминокислоты. Число тРНК больше числа аминокислот.

Рибосомные РНК входят в состав рибосом. На долю рРНК приходится 80% от всех РНК. Рибосомная РНК накапливается в ядре и ядрышках. В ядрышки из цитоплазмы поступают рибосомные белки, и там происходит образование субъединиц рибосом путем объединения белков с соответствующей рРНК. Рибосомы прокариот, митохондрий, хлоропластов с коэффициентов седиментации 70 S состоят из двух субъединиц 50 S и 30 S, у эукариот тоже из двух субъединиц 60 S и 40 S, коэффициент седиментации 80 S. Все три типа рибонуклеиновых кислот транскрипируются на ДНК.

СИНТЕЗ БЕЛКА. ТРАНСЛЯЦИЯ

Белки — это линейные полимеры, состоящие из аминокислот, соединенные друг с другом пептидной связью. Всего в состав белков входит 20 наиболее универсальных аминокислот. Первичная структура белка закодирована в ДНК в виде последовательности нуклеотидных триплетов или кодонов, каждый из которых соответствует одной из

20 стандартных аминокислот. Биосинтез белка включает процессы транскрипции и трансляции.

Трансляция — это синтез белка на рибосомах, направляемый матрицей иРНК. Молекула иРНК поступает из ядра в цитоплазму, где контактирует с рибосомами. Комплекс из иРНК и рибосом носит название полирибосом. Именно на полисомах происходит трансляция. В синтезе белка выделяют три этапа. На первом этапе происходит активация аминокислот под влиянием ферментов аминоацил-тРНК синтетазы. Каждая аминокислота имеет свой активирующий фермент. На втором этапе происходит аминоацилирование тРНК — присоединение аминокислотных остатков к акцепторному участку ЦЦА соответствующей транспортной РНК. Третий этап — собственная трансляция. На заключительном этапе происходит сборка полипептидной цепи на рибосомах под контролем иРНК. На последнем этапе выделяют инициацию, элонгацию и терминацию. В стадию инициации образуется комплекс, состоящий из иРНК, малой субъединицы рибосомы и первой аминоацил-тРНК с аминокислотой метионин. Затем к этому комплексу присоединяется большая субъединица рибосомы. Сигналом инициации трансляции служит кодон АУГ для метионина, который располагается на стартовом участке иРНК. К этому кодону присоединяется антикодон УАЦ тРНК, несущий аминокислоту метионин. С этой аминокислоты начинается полипептидная цепочка. После присоединения макрочастицы рибосомы начинается элонгация. В стадию элонгации идет наращивание полипептидной цепочки. Каждая рибосома движется вдоль молекулы иРНК, при передвижении на один кодон к рибосоме прикрепляется антикодон тРНК с новой аминокислотой. Триплет антикодона тРНК взаимодействует с триплетом иРНК. Итак, различные молекулы тРНК приносят к рибосоме аминокислоты и располагают их соответственно последовательности триплетов иРНК. Рост полипептида продолжается до тех пор, пока в иРНК не окажется один из трех кодонов: УАГ, УАА, УГА. Любой из них служит сигналом терминации. В стадию терминации заканчивается трансляция данного гена и образуется соответствующий белок.

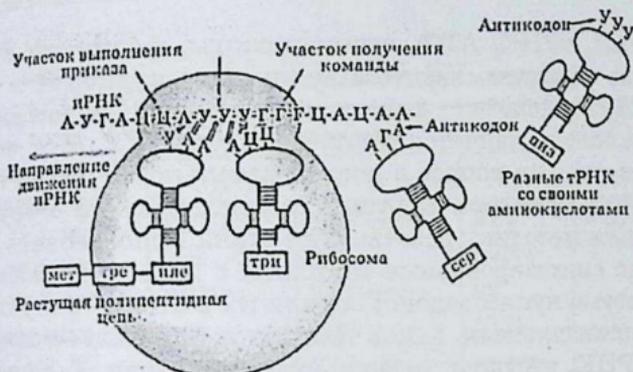


Рис. 14

Трансляция на рибосоме

В трансляции у *E. coli* принимают участие более 100 генов.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОД

Представление о том, что генетическая информация о структуре белковых молекул зашифрована в ДНК, конкретизировал Ф. Крик в гипотезе последовательности, согласно которой последовательность элементов гена определяет последовательность аминокислотных остатков в полипептидной цепи.

На первых порах было неясно, сколько нуклеотидов и в какой последовательности обеспечивают кодирование одной аминокислоты. В 1954 г. Г. Гамов высказал предположение, что генетический код триплетный, т. е. одна аминокислота кодируется тремя азотистыми основаниями. Серией экспериментальных работ была доказана триплетность кода. При использовании акридиновых красителей Ф. Крик получил мутации типа делеций и дубликаций у фага Т4 в области г11. Исследования показали, что изменение в структуре триплетов приводит к параллельному изменению в составе аминокислоты полипептидной цепи.

Большой вклад в расшифровку генетического кода внесли М. Ниренберг и Д. Маттей, С. Очао, Г. Корана и другие. Ниренберг и Маттей использовали бесклеточную систему синтеза белка у *E. coli*. В эту систему вводили искусственно синтезированные полимеры, в частности, полиурициловую кислоту, состоящую только из урацилов (УУУ-УУУ-УУУ...),

рибосомы, тРНК, АТФ, аминокислоты, ферменты и минеральные вещества. Цепочка из урацила кодировала только одну аминокислоту — фенилаланин, значит, кодом для этой аминокислоты является триплет (кодон) УУУ. Этот метод не мог ответить на вопрос о последовательности азотистых оснований в триплете. Поэтому Ниренберг и его сотрудники изменили методику работы. Они стали использовать искусственно синтезированные триплеты с известной последовательностью нуклеотидов. Вводили их в бесклеточную систему и устанавливали, какой триплет избирательно связывался с тРНК, несущей меченую аминокислоту. Г. Корана использовал цепочку чередующихся полимеров, состоящих из двух нуклеотидов — УГУГУГУГ..., в которых регулярно повторялись два триплета: УГУ, ГУГ, УГУ, ГУГ. В этом случае в полипептидной цепочке были представлены две повторяющиеся аминокислоты: цистеин и валин. Отсюда триплет УГУ кодировал аминокислоту цистеин, ГУГ — валин. Использовались и другие методы расшифровки генетического кода. Все эти работы позволили полностью расшифровать генетический код для 20 стандартных аминокислот. Было установлено, что 61 триплет кодирует аминокислоты, три триплета УАГ, УАА и УГА определяют конец трансляции и не соответствуют никакой аминокислоте. Эти кодоны чаще называют терминальными. В таблице 8 представлен весь генетический код, где слева указано первое основание триплета, сверху — второе и справа — третье азотистое основание, и кодируемые ими аминокислоты.

Особенности кода.

1. Генетический код триплетный, т. е. три азотистых основания кодируют одну аминокислоту.

2. Считывание кода начинается со стартовой точки иРНК, идет последовательно без запятых, т. е. для кода характерна однонаправленность.

3. Код неперекрывающийся, т. е. один и тот же нуклеотид не может одновременно входить в два разных триплета.

4. Код вырожденный. Одна аминокислота может кодироваться несколькими триплетами (от одного до шести). Кодом для двух аминокислот являются одиночные триплеты: это аминокислоты метионин, кодом которой является АУГ, и триптофан, кодируемый УГГ.

5. Код универсальный, в основном одинаков для всех живых существ.

Таблица 8

Последовательность нуклеотидов в кодонах

5' конец	Второй нуклеотид кодона				3' конец	
	У	Ц	А	Г		
Первый нуклеотид кодона	У	УУУ фенилаланин	УЦУ серин	УАУ тирозин	УГУ цистеин	УЦАГ
		УУЦ фенилаланин	УЦЦ серин	УАЦ тирозин	УГЦ цистеин	
		УУА лейцин	УЦА серин	УАА терм.	УГА терм.	
		УУГ лейцин	УЦГ серин	УАГ терм.	УГТ триптофан	
	Ц	ЦУУ лейцин	ЦЦУ пролин	ЦАУ гистидин	ЦГУ аргинин	УЦАГ
		ЦУЦ лейцин	ЦЦЦ пролин	ЦАЦ гистидин	ЦГЦ аргинин	
		ЦУА лейцин	ЦЦА пролин	ЦАА глутамин	ЦГА аргинин	
		ЦУТ лейцин	ЦЦГ пролин	ЦАГ глутамин	ЦГТ аргинин	
	А	АУУ изолейцин	АЦУ треонин	ААУ аспарагин	АГУ серин	УЦАГ
		АУЦ изолейцин	АЦЦ треонин	ААЦ аспарагин	АГЦ серин	
		АУА изолейцин	АЦА треонин	ААА лизин	АГА аргинин	
		АУГ метионин	АЦГ треонин	ААГ лизин	АГТ аргинин	
Третий нуклеотид кодона						

Продолжение табл.

5' конец	Второй нуклеотид кодопа				3' конец
	У	Ц	А	Г	
Г	ГУУ валин	ГЦУ ала- нин	ГАУ аспара- гиновая кислота	ГГУ глицин	УЦАГ
	ГУЦ валин	ГЦЦ ала- нин	ГАЦ аспа- рагиновая кислота	ГГЦ глицин	
	ГУА валин	ГЦА ала- нин	ГАА глута- миновая кислота	ГГА глицин	
	ГУГ валин	ГЦГ ала- нин	ГАГ глута- миновая кислота	ГГГ глицин	

Занятие по теме «Моделирование биосинтеза белка в клетке»

Цель занятия: смоделировать все этапы воспроизведе-
ния, хранения и реализации наследственной информации
в клетке.

Вопросы для контроля

1. Доказательства роли ДНК в наследственности. Опыт по трансформации и трансдукции.
2. Химический состав, свойства ДНК. Правила Чаргаффа. Комплементарность. Коэффициент видоспецифичности.
3. Функции ДНК. Модель молекулы ДНК по Уотсону и Крику.
4. Репликация ДНК. Доказательство полуконсервативной схемы репликации.
5. Роль ДНК в хранении наследственной информации. Генетический код и его свойства. Роль в синтезе белка.
6. Химический состав, строение РНК. Типы РНК и их функции. Отличие РНК от ДНК.
7. Свойства генетического кода. Понятие о триплете, кодоне и антикодоне.
8. Транскрипция и-РНК. Процессинг, сплайсинг. Особенности транскрипции у эукариот и прокариот.

9. Реализация генетического кода в процессе синтеза белка. Роль разных типов РНК в этом процессе.

10. Синтез белка в клетке. Трансляция. Этапы трансляции.

11. Строение и функции гена. Гены прокариот и эукариот. Экзоны. Интроны.

12. Структурные гены, гены операторы, регуляторы, сператоры и их функции.

13. Регуляция активности генов. Схема Жакобо и Моно на примере лактозного оперона у кишечной палочки.

14. Генная инженерия. Методы создания банков генов. Значение.

15. Выделение и трансформация генов.

Задания

185. Одна из цепочек молекулы ДНК имеет следующую последовательность нуклеотидов: 5' Г-Ц-Ц-Т-А-Г-Ц-Т-Г-Ц-Ц-Г-Ц-Т-Т-А-Г-Т-Ц-Т-Т-...

- Постройте комплементарную цепочку данной молекулы ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих цитозин, в ней будет?
- Постройте иРНК на данной цепочке ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих аденин, в ней будет?
- Постройте полипептидную цепь, кодируемую данной ДНК. Сколько молекул лейцина в ней будет?
- Выпишите все транспортные РНК, участвующие в этом синтезе. Сколько разных типов тРНК принимает в нем участие?
- Определите, как изменится состав аминокислот, если под влиянием ионизирующей радиации выбит 12-й нуклеотид ДНК (считать нуклеотиды слева). Указать номера измененных аминокислот.

186. Одна из цепочек молекулы ДНК имеет следующую последовательность нуклеотидов: 5' А-Т-Ц-А-Г-Т-Ц-Ц-Г-Т-Т-Т-Ц-Г-Т-Ц-Ц-А-А-Г-...

- Постройте комплементарную цепочку данной молекулы ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих тимин, в ней будет?
- Постройте иРНК на данной цепочке ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих гуанин, в ней будет?

- Постройте полипептидную цепь, кодируемую данной ДНК. Сколько молекул изолейцина в ней будет?
- Выпишите все транспортные РНК, участвующие в этом синтезе. Сколько разных типов тРНК принимает в нем участие?
- Определите, как изменится состав аминокислот, если под влиянием ионизирующей радиации выбит 16-й нуклеотид ДНК (считать слева). Укажите номера измененных аминокислот.

187. Одна из цепочек молекулы ДНК имеет следующую последовательность нуклеотидов: 5' А-А-Т-Ц-А-Ц-Г-А-Т-Ц-Ц-Т-Т-Ц-Т-А-Г-Г-А-Г-Г-...

- Постройте комплементарную цепочку данной молекулы ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих аденин, в ней будет?
- Постройте иРНК на данной (исходной) цепочке ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих урацил, в ней будет?
- Постройте полипептидную цепь, кодируемую данной ДНК. Сколько молекул гистидина в ней будет?
- Выпишите все транспортные РНК, участвующие в этом синтезе. Сколько разных типов тРНК принимает в нем участие?
- Определите, как изменится состав аминокислот, если под влиянием ионизирующей радиации выбит 17-й нуклеотид ДНК (считать слева). Укажите номера измененных аминокислот.

188. Одна из цепочек молекулы ДНК имеет такую последовательность нуклеотидов: 5' А-Г-Т-А-Ц-Ц-Г-А-Т-Т-Ц-Т-Ц-Т-А-Т-Т-А-Ц-Г-Ц-...

- Постройте комплементарную цепочку данной молекулы ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих аденин, в ней будет?
- Постройте иРНК на исходной цепочке ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих урацил, в ней будет?
- Постройте полипептидную цепь, кодируемую данной ДНК. Сколько молекул серина в ней может быть?
- Выпишите все транспортные РНК, участвующие в этом биосинтезе. Сколько разных типов тРНК принимает в нем участие?
- Под влиянием ионизирующих излучений были выбиты 12-й и 13-й нуклеотиды. Какие изменения

произошли в полипептидной цепочке (указать номер аминокислот)?

189. Одна из цепочек молекулы ДНК имеет такое чередование нуклеотидов: 5' Т-А-Ц-Ц-А-А-Г-Т-А-Г-Г-А-А-Т-А-Г-Г-А-Ц-Т-Т-...

- Построить комплементарную цепочку молекулы ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих тимин, в ней будет?
- Постройте иРНК на данной (исходной) цепочке ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих цитозин, в ней может быть?
- Постройте полипептидную цепь, кодируемую данной ДНК. Сколько молекул аланина в ней будет?
- Выпишите все транспортные РНК, участвующие в этом синтезе? Сколько разных тРНК принимает в нем участие?
- Определите, как изменится состав аминокислот, если под влиянием ионизирующей радиации выбит 16-й нуклеотид ДНК (считать нуклеотиды слева). Укажите номера измененных аминокислот.

190. Одна из цепочек молекулы ДНК имеет следующую последовательность нуклеотидов: 5' Т-А-Ц-Т-Г-А-Т-Т-Т-А-Т-А-Т-А-Ц-Ц-А-А-Т-А-А-...

- Постройте комплементарную цепочку данной молекулы ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих гуанин, в ней будет?
- Постройте иРНК на данной цепочке ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих урацил, в ней будет?
- Постройте полипептидную цепь, кодируемую данной ДНК. Сколько молекул тирозина в ней будет?
- Выпишите все транспортные РНК, участвующие в этом синтезе. Сколько разных тРНК принимает в нем участие?
- Определите, как изменится состав аминокислот, если под влиянием ионизирующей радиации выбиты 17-й и 18-й нуклеотиды (считать нуклеотиды слева). Укажите номера измененных аминокислот.

191. В лаборатории исследовали участок одной из цепочек молекулы ДНК. Оказалось, что он состоит из 21 мономера, которые расположены в следующей последовательности: 5' Г-Г-Г-Т-А-А-Ц-Г-А-Ц-Ц-Г-А-Т-А-Ц-Т-Г-Т-А-А-...

- Постройте комплементарную цепочку данной молекулы ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих аденин, в ней будет?
- Постройте иРНК на данной (исходной) цепочке ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих цитозин, в ней будет?
- Постройте комплементарную цепочку, кодируемую данной ДНК. Сколько разных аминокислот она будет содержать?
- Выпишите все транспортные РНК, участвующие в синтезе данной цепи полипептида. Сколько разных типов тРНК будет использовано в этом процессе?
- Если под влиянием ионизирующего излучения произошла вставка нуклеотидов Ц-Г-А в положении между 12-й и 13-й нуклеотидами молекулы ДНК, то как изменится полипептидная цепочка (указать номера аминокислот)?

192. Одна из цепочек ДНК имеет следующую последовательность нуклеотидов: А-Г-Г-Ц-Ц-Т-А-Г-Г-Ц-Т-А-А-Т-А-Г-Ц-Ц-Т-Т-А-...

- Постройте комплементарную цепочку данной молекулы ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих тимин, в ней будет?
- Постройте иРНК на данной (исходной) цепочке ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих гуанин, в ней будет?
- Постройте полипептидную цепочку, кодируемую данной ДНК. Сколько разных аминокислот она будет содержать?
- Выпишите все транспортные РНК, участвующие в синтезе данной цепочки полипептида. Сколько разных типов тРНК будет использовано в этом процессе?
- Если под влиянием ионизирующих излучений произойдет потеря 11-го нуклеотида в ДНК, то какая последовательность аминокислот будет в полипептидной цепочке (указать номера аминокислот)?

193. Одна из цепочек молекулы ДНК имеет следующую последовательность нуклеотидов: 5' Ц-А-Ц-Ц-Г-Т-А-Ц-А-Г-А-А-Т-Ц-Г-Ц-Т-Г-А-Т-Т-...

- Постройте комплементарную цепочку данной молекулы ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих тимин, в ней будет?

- Постройте иРНК на данной (исходной) цепочке ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих У, в ней будет?
- Постройте участок полипептидной цепи, кодируемой данной ДНК. Сколько разных аминокислот он будет содержать?
- Выпишите все транспортные РНК, участвующие в синтезе данной цепи полипептида. Сколько разных типов тРНК будет участвовать в этом процессе?
- Под влиянием лучей радия произошло выпадение 7-го нуклеотида. Напишите, какие изменения произошли в полипептидной цепочке (указать номера аминокислот).

194. Одна из цепочек молекулы ДНК имеет следующую последовательность нуклеотидов: 5' А-А-Т-Ц-Т-Ц-Г-Т-А-Г-Г-А-А-Г-А-Т-Ц-Ц-Т-Ц-Ц-...

- Постройте комплементарную цепочку данной молекулы ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих гуанин, в ней будет?
- Постройте иРНК на исходной цепочке ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих урацил, в ней может быть?
- Постройте полипептидную цепь, кодируемую исходной ДНК. Сколько молекул гистидина в ней может быть?
- Выпишите все транспортные РНК, участвующие в этом биосинтезе. Сколько разных типов тРНК принимает участие в нем?
- Под влиянием ионизирующих излучений произошло выпадение 17-го нуклеотида в молекуле ДНК. Какие изменения произошли в полипептидной цепочке (указать номера аминокислот)?

195. Одна из цепочек молекулы ДНК имеет следующую последовательность нуклеотидов: 5' Т-Ц-Г-Ц-Г-Т-А-А-Г-Ц-Т-Г-Г-Ц-Т-Т-А-Г-Ц-Ц-Г-...

- Постройте комплементарную цепочку данной молекулы ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих тимин, в ней будет?
- Постройте иРНК на исходной цепочке ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих гуанин, в ней будет?
- Постройте полипептидную цепь, кодируемую данной ДНК. Сколько молекул цистеина в ней будет?

- Выпишите все транспортные РНК, участвующие в этом биосинтезе. Сколько разных типов тРНК принимает в нем участие?
- Под влиянием ионизирующих излучений были выбиты 12-й и 13-й нуклеотиды ДНК. Какие изменения произошли в полипептидной цепочке (указать номер аминокислот)?

196. Молекула гемоглобина человека состоит из 600 аминокислот. У здоровых людей имеется нормальный гемоглобин А, включающий следующую последовательность аминокислот: гистидин — валин — лейцин — лейцин — треонин — пролин — глутамин — глутамин — лизин — ... При построении иРНК учитывать первый кодон кода для каждой аминокислоты.

- Постройте участок иРНК, кодирующий данную цепь гемоглобина А с учетом генетического кода. Сколько нуклеотидов содержит иРНК?
- Сколько адениловых нуклеотидов входит в состав данного участка иРНК?
- Выпишите транспортные РНК, участвующие в данном синтезе. Сколько разных типов тРНК принимают участие в данном синтезе?
- Выпишите основную цепочку нуклеотидов ДНК, кодирующих данный участок гемоглобина А. Сколько тимина она содержит?

197. Молекула гемоглобина человека состоит из 600 аминокислот. У людей с серповидноклеточной анемией гемоглобин S, который имеет следующее чередование аминокислот: гистидин — валин — лейцин — треонин — пролин — валин — глутамин — лизин — ... При построении иРНК учитывать первый кодон кода для каждой аминокислоты.

- Постройте участок иРНК, кодирующий данную цепь гемоглобина S с учетом генетического кода. Сколько нуклеотидов содержит иРНК?
- Сколько нуклеотидов цитозина входит в состав данного участка иРНК?
- Выпишите транспортные РНК, участвующие в данном синтезе. Сколько разных типов тРНК принимают участие в данном синтезе?

- Выпишите основную цепочку нуклеотидов ДНК, кодирующих данный участок гемоглобина S. Сколько аденина она содержит?

198. Молекула гемоглобина человека состоит из 600 аминокислот. У больных людей с С-типом гемоглобина имеется следующая последовательность аминокислот: гистидин — валин — лейцин — лейцин — треонин — пролин — лизин — глутамин — лизин — ... (НbС — вызывает умеренную анемию, часть эритроцитов мишеневидна). При построении иРНК учитывать первый кодон кода для каждой аминокислоты.

- Постройте участок иРНК, кодирующий данную цепь НbС с учетом генетического кода. Сколько иРНК содержит нуклеотидов?
- Сколько нуклеотидов аденина входит в состав данного участка иРНК? При построении иРНК учитывать первый кодон кода для каждой аминокислоты.
- Выпишите транспортные РНК, участвующие в данном синтезе. Сколько разных типов тРНК принимают участие в данном синтезе?
- Выпишите основную цепочку нуклеотидов ДНК, кодирующих данный участок гемоглобина С. Сколько тимина она содержит?

199. В начале цепи А инсулина бычьих имеется следующее чередование аминокислот: глицин — изолейцин — валин — глутаминовая кислота — глутамин — цистеин — цистеин — аланин — серин — валин — цистеин — ... При построении иРНК учитывать первый кодон кода для каждой аминокислоты.

- Постройте участок иРНК, кодирующий данную цепь инсулина с учетом генетического кода. Сколько нуклеотидов содержит иРНК?
- Сколько нуклеотидов цитозина входит в состав данного участка иРНК?
- Выпишите транспортные РНК, участвующие в данном синтезе. Сколько разных типов тРНК принимает участие в данном синтезе?
- Выпишите основную цепочку нуклеотидов ДНК, кодирующих данный участок цепи А инсулина. Сколько нуклеотидов аденина она содержит?

200. В первичной структуре А-цепей молекулы инсулина овец имеется следующее чередование аминокислот: глицин — изолейцин — валин — глутаминовая кислота — глутамин — цистеин — цистеин — аланин — глицин — валин — цистеин — ... При построении иРНК учитывать первый кодон для каждой аминокислоты.

- Постройте участок иРНК, кодирующий данную цепь А инсулина с учетом генетического кода. Сколько нуклеотидов содержит иРНК?
- Сколько цитозиновых нуклеотидов входит в состав данного участка иРНК?
- Выпишите транспортные РНК, участвующие в данном синтезе. Сколько разных типов тРНК принимает участие в данном синтезе?
- Выпишите основную цепочку нуклеотидов ДНК, кодирующих данный участок цепи А инсулина овцы. Сколько тиминовых нуклеотидов она содержит?

201. В цепи А инсулина свиней в начале полипептида имеется следующее чередование аминокислот: глицин — изолейцин — валин — глутаминовая кислота — глутамин — цистеин — цистеин — треонин — серин — изолейцин — цистеин — ... При построении иРНК учитывать первый кодон для каждой аминокислоты.

- Постройте участок иРНК, кодирующий данную цепь инсулина с учетом генетического кода. Сколько нуклеотидов содержит иРНК?
- Сколько урациловых нуклеотидов входит в состав данного участка иРНК?
- Выпишите транспортные РНК, участвующие в данном синтезе. Сколько разных тРНК принимает участие в данном синтезе?
- Выпишите основную цепочку нуклеотидов ДНК, кодирующих данный участок инсулина свиньи. Сколько нуклеотидов гуанина она содержит?

202. В цепи А инсулина свиней в конце полипептидной цепи содержатся следующие аминокислоты: цитозин — серин — лейцин — тирозин — глутамин — лейцин — глутамин — аспарагин — тирозин — цистеин — аспарагин. При построении иРНК учитывать первый кодон для каждой аминокислоты.

- Постройте участок иРНК, кодирующий данную цепь инсулина с учетом генетического кода. Сколько нуклеотидов иРНК содержит?
- Сколько нуклеотидов цитозина входит в состав данного участка иРНК?
- Выпишите транспортные РНК, участвующие в данном синтезе. Сколько разных типов тРНК принимает участие в данном синтезе?
- Выпишите основную цепочку нуклеотидов ДНК, кодирующих данный участок инсулина. Сколько нуклеотидов цитозина она содержит?

203. В цепи В инсулина свиней в начале полипептидной цепи имеется следующее чередование аминокислот: фенилаланин — валин — аспарагин — глутамин — гистидин — лейцин — цистин — глицин — серин — гистидин — ... При построении иРНК учитывать первый кодон для каждой аминокислоты.

- Постройте участок иРНК, кодирующий данную цепь В инсулина с учетом генетического кода. Сколько нуклеотидов содержит иРНК?
- Сколько нуклеотидов аденина входит в состав данного участка иРНК?
- Выпишите транспортные РНК, участвующие в данном синтезе. Сколько разных типов тРНК принимают участие в данном синтезе?
- Выпишите основную цепочку нуклеотидов ДНК, кодирующих данный участок инсулина. Сколько гуанина она содержит?

204. В цепи В инсулина свиней полипептидная цепочка заканчивается следующими аминокислотами: глутамин — аргинин — глицин — фенилаланин — фенилаланин — тирозин — пролин — лизин — аланин.

- Постройте участок иРНК, кодирующий данную цепь В инсулина с учетом генетического кода. Сколько нуклеотидов содержит иРНК? При построении иРНК учитывать только первый кодон кода.
- Сколько нуклеотидов гуанина входит в состав данного участка иРНК?
- Выпишите транспортные РНК, участвующие в данном синтезе. Сколько разных типов тРНК принимает участие в данном синтезе?

- Выпишите основную цепочку нуклеотидов ДНК, кодирующих данный участок цепи В инсулина. Сколько тиминовых нуклеотидов она содержит?

205. В полипептидной цепи рибонуклеазы поджелудочной железы 124 аминокислотных остатка. В начальной части полипептидной цепи следующее расположение аминокислот: лизин — глутамин — треонин — аланин — аланин — аланин — лизин — фенилаланин — глутамин — аргинин — ...

- Постройте участок иРНК, кодирующий данную цепь рибонуклеазы с учетом генетического кода. Сколько нуклеотидов содержит иРНК? При построении иРНК учитывать только первый кодон кода.
- Сколько урациловых нуклеотидов входит в состав данного участка иРНК?
- Выпишите транспортные РНК, участвующие в данном синтезе. Сколько разных типов тРНК принимает участие в данном синтезе?
- Выпишите основную цепочку нуклеотидов ДНК, кодирующую данный участок рибонуклеазы. Сколько цитозиновых нуклеотидов она содержит?

206. В средней части полипептидной цепи рибонуклеазы поджелудочной железы следующее расположение аминокислот: гистидин — метионин — аспарагин — серин — серин — треонин — серин — аланин — аланин — серин — ...

- Постройте участок иРНК, кодирующий данную цепь рибонуклеазы с учетом генетического кода. Сколько нуклеотидов иРНК содержит? При построении иРНК учитывать только первый кодон кода.
- Сколько адениловых нуклеотидов входит в состав данного участка иРНК?
- Выпишите транспортные РНК, участвующие в данном синтезе. Сколько разных типов тРНК принимает участие в данном синтезе?
- Выпишите основную цепочку нуклеотидов ДНК, кодирующих данный участок рибонуклеазы. Сколько тиминовых нуклеотидов она содержит?

207. Адренкортикотропин человека (гормон передней доли гипофиза) начинается со следующих аминокислот: серин — тирозин — серин — метионин — глутаминовая кислота — гистидин — фенилаланин — аргинин — треонин

нин — глицин — ... При построении иРНК учитывать первый кодон для каждой аминокислоты.

- Постройте участок иРНК, кодирующий данную цепь полипептида с учетом генетического кода. Сколько нуклеотидов иРНК содержит?
- Сколько нуклеотидов гуанина входит в состав данного участка иРНК?
- Выпишите транспортные РНК, участвующие в данном синтезе. Сколько разных типов тРНК принимает участие в данном синтезе?
- Выпишите основную цепочку нуклеотидов ДНК, кодирующих данный участок белка. Сколько нуклеотидов цитозина она содержит?

208. Адренкортикотропин человека (гормон передней доли гипофиза) заканчивается следующими аминокислотами: лизин — серин — аланин — глицин — аланин — фенилаланин — пролин — лейцин — глутаминовая кислота — фенилаланин.

- Постройте участок иРНК, кодирующий данную цепь адренкортикотропина с учетом генетического кода. Сколько нуклеотидов содержит иРНК?
- Сколько адениловых нуклеотидов входит в состав данного участка иРНК? При построении иРНК учитывать первый кодон кода для каждой аминокислоты.
- Выпишите транспортные РНК, участвующие в данном синтезе. Сколько разных типов тРНК принимают участие в данном синтезе?
- Выпишите основную цепочку нуклеотидов ДНК, кодирующих данный участок адренкортикотропина. Сколько аденина она содержит?

209. Цитохром С для многих видов сельскохозяйственных животных (комплекс дыхательной цепи) имеет следующую последовательность аминокислот: аспарагин — пролин — лизин — лейцин — тирозин — изолейцин — пролин — глицин — треонин — лизин — метионин — ...

- Постройте участок иРНК, кодирующий данную цепь цитохрома С с учетом генетического кода. Сколько нуклеотидов содержит иРНК?
- Сколько урациловых нуклеотидов входит в состав иРНК? При построении иРНК учитывать первый кодон для каждой аминокислоты.

- Выпишите транспортные РНК, участвующие в данном синтезе. Сколько разных типов тРНК принимает участие в данном синтезе?
- Выпишите основную цепочку нуклеотидов ДНК, кодирующих полипептид цитохрома С. Сколько тиминовых нуклеотидов она содержит?

210. Большая из двух цепей белка инсулина (цепь В) начинается со следующих аминокислот: фенилаланин — валин — аспарагиновая кислота — глутамин — гистидин — лейцин — цистеин — глицин — серин — гистидин — ...

- Постройте участок иРНК, кодирующий данную цепь инсулина с учетом генетического кода. Сколько нуклеотидов иРНК содержит?
- Сколько урациловых нуклеотидов входит в состав данного участка иРНК? При построении иРНК учитывать первый кодон для каждой аминокислоты.
- Выпишите транспортные РНК, участвующие в данном синтезе. Сколько разных типов тРНК принимает участие в данном синтезе?
- Выпишите основную цепочку нуклеотидов ДНК, кодирующих данный участок инсулина. Сколько тиминовых нуклеотидов она содержит?

211. Меланортин (MSG) — меланоцито-стимулирующий гормон, имеет следующую последовательность аминокислот: серин — тирозин — серин — метионин — глутаминовая кислота — гистидин — фенилаланин — триптофан — глицин — лизин — пролин — валин.

- Постройте участок иРНК, кодирующий данную цепь меланортина с учетом генетического кода. Сколько нуклеотидов содержит иРНК?
- Сколько нуклеотидов гуанина входит в состав данного участка иРНК? При построении иРНК учитывать первый кодон для каждой аминокислоты.
- Выпишите транспортные РНК, участвующие в данном синтезе. Сколько разных типов тРНК принимает участие в данном синтезе?
- Выпишите основную цепочку нуклеотидов ДНК, кодирующих данный участок меланортина. Сколько адениловых нуклеотидов она содержит?

212. Молекула гемоглобина у человека состоит из 600 аминокислот. У здоровых людей имеется нормальный гемоглобин А (HbA), при серповидноклеточной анемии — S (HbS), при другом заболевании крови — гемоглобин С (HbC). Люди с разными типами гемоглобина имеют различия в аминокислотном расположении в некоторых участках цепи.

Гемоглобин А: гистидин — валин — лейцин — лейцин — треонин — пролин — глутамин — глутамин — лизин — ...

Гемоглобин S: гистидин — валин — лейцин — лейцин — треонин — пролин — валин — глутамин — лизин — ...

• Укажите, в каком положении цепи аминокислот произошла замена.

• Укажите последовательность нуклеотидов в нормальной цепи иРНК HbA. При построении иРНК учитывать первый кодон кода для каждой аминокислоты.

• Укажите последовательность нуклеотидов иРНК при серповидноклеточной анемии. При построении учитывать первый кодон кода для каждой аминокислоты.

• В каком номере цепи нуклеотидов иРНК произошла замена?

• Выпишите основные цепочки нуклеотидов ДНК, кодирующих молекулы HbA и HbS. Укажите, в каком положении произошли замены нуклеотидов в ДНК HbA и HbS.

ГЛАВА 5

ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Изменчивость — это различия между организмами одного вида, между родителями и их потомками. Благодаря изменчивости создается разнообразие живой природы. Различают два основных вида изменчивости: наследственную и ненаследственную. Последняя возникает под влиянием изменения среды. Генотип при такой изменчивости не меняется, поэтому потомство ее не наследует.

НЕНАСЛЕДСТВЕННАЯ, ИЛИ МОДИФИКАЦИОННАЯ, ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Ненаследственная изменчивость, или модификационная (фенотипическая), проявляется под влиянием факторов среды, повышает пластичность организмов, популяций, т. е. способствует отбору отдельных генотипов, не затрагивая наследственные структуры. При одном конкретном генотипе возможен спектр фенотипов в различных условиях внешней среды, т. е. перемены в среде изменяют (модифицируют) признаки особи. При возвращении особи к прежним условиям существования исходный характер проявления признака восстанавливается.

Формирование каждого признака и свойства организма контролируется совокупностью генов, но происходит в определенных условиях среды. Проявление генотипа в конкретных условиях среды определяется нормой реакции генотипа. Для более значимых у организма признаков (масса головного мозга, сердца и т. д.) характерна узкая норма реакции, для менее значимых (рост, живая масса и т. д.) — широкая норма реакции.

Модификационная изменчивость имеет непрерывный характер. Эта закономерность графически описывается кривой нормального распределения (гауссовская кривая).

Животные с \min и \max проявлением признака встречаются редко, со средним — чаще всего.

Норма реакции генотипа определяет возможные границы модификационной изменчивости. Наследуется не фенотип, а норма реакции генотипа. Поэтому для реализации генетического потенциала необходимо создавать животным благоприятные условия (кормление, содержание и т. д.).

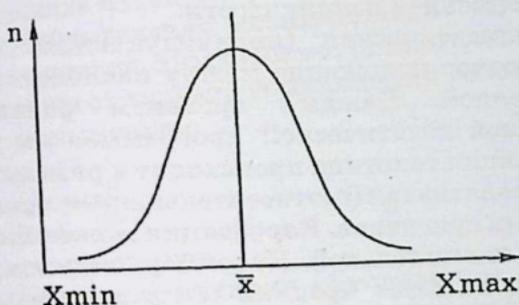


Рис. 15

Кривая нормального распределения

где X_{\min} и X_{\max} — значение признака в худших и лучших условиях среды; \bar{X} — среднее значение признака, n — число животных с конкретным проявлением признака.

Модификационная изменчивость находит широкое применение в сельском хозяйстве, медицине. Создаются районированные породы животных, сорта растений, организмы определенного направления продуктивности (молочного, мясного, яичного и т. д.), реализация генетического потенциала которых требует определенных условий.

К ненаследственной изменчивости относятся фенкопии (копии наследственных изменений) и морфозы. В критические периоды эмбриогенеза под влиянием неблагоприятных факторов происходят необратимые изменения в строении органов — морфозы. Даже после прекращения воздействия таких факторов эти изменения сохраняются, хотя по наследству не передаются.

Методы изучения модификационной изменчивости:

- сравнительно-описательный;
- статистический;
- близнецовый.

НАСЛЕДСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Наследственная изменчивость связана с перекombинацией наследственного материала или с изменением наследственных структур клетки. Различают несколько видов наследственной изменчивости.

1. Онтогенетическая (индивидуальная) — занимает промежуточное положение между наследственной и ненаследственной. Каждый организм развивается по определенной генетической программе, но реализация нормы реакции генотипа происходит в разных условиях.

2. Коррелятивная (соотносительная) — проявляется во взаимосвязи признаков. Корреляция может быть положительной и отрицательной. Например, сильному развитию мышц соответствует крепкий костяк и большой объем легких.

3. Комбинативная — проявляется при скрещивании, изменения наследственных структур не происходит. Новые признаки не возникают заново, а проявляются в результате перекombинации родительских признаков у потомков. Этот вид изменчивости является основным при создании новых пород животных, сортов растений. Комбинативная изменчивость проявляется за счет:

- независимого расхождения гомологичных хромосом в мейозе;
- случайной встречи гамет и сочетания хромосом при оплодотворении;
- рекомбинации генов при кроссинговере.

4. Мутационная — в результате изменения наследственного материала.

МУТАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Основные положения мутационной теории, сформулированные Гуго де Фризом (1901):

- мутации — это резкие скачкообразные изменения наследственных структур в половых или соматических клетках и могут воспроизводиться в поколениях;
- мутации возникают внезапно у единичных особей и носят случайный, ненаправленный характер, могут быть доминантными и рецессивными;

- мутации могут идти в разных направлениях и быть полезными, вредными или нейтральными;
- одни и те же мутации могут возникать повторно;
- для выявления мутантов необходим анализ большого числа особей.

Процесс возникновения мутаций — мутагенез. Особь, у которой возникла мутация, — мутант.

Факторы, вызывающие возникновение мутаций, — мутагены (физические, химические, биологические).

В зависимости от характера изменения генотипа мутации бывают разных типов:

- генные;
- хромосомные;
- геномные;
- цитоплазматические.

Генные (точковые) мутации обусловлены изменениями первичной структуры ДНК и происходят на уровне нуклеотидов (рис. 16).

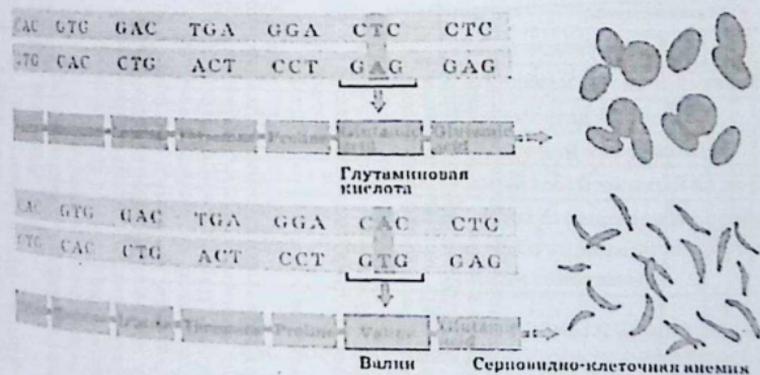


Рис. 16

Механизм возникновения генных мутаций

Возможны замена нуклеотида в цепочке ДНК, выпадение или вставка нуклеотида (сдвиг рамки считывания), что приводит к нарушению транскрипции при синтезе и РНК, в результате изменяется порядок чередования аминокислот в полипептидной цепи.

Генные мутации могут быть прямые ($A \rightarrow a$) и обратные ($a \rightarrow A$). В процессе таких изменений может возникнуть множественный аллелизм (рис. 17).



Тогда потомки могут быть 45,ХО и 47,ХХУ, 47ХХХ;
 в) автополиплоиды — организмы, в клетках которых содержится более двух гаплоидных наборов хромосом одного вида ($3n, 4n...10n$);

г) аллополиплоиды — организмы, в кариотипе которых содержатся удвоенные наборы хромосом разных видов (капустно-редечный гибрид, тритикале — пшенично-рожаной межродовой гибрид, слива — гибрид терна и алычи, мул — гибрид лошади и осла и т. д.).

Цитоплазматические мутации затрагивают ДНК структур цитоплазмы (митохондрий, пластид) и передаются по материнской линии.

Таблица 9

Отличие мутаций от модификаций

Мутации	Модификации
Наследственные	Ненаследственные
Неопределенная изменчивость	Определенная изменчивость
Изменяется генотип	Изменяется фенотип
Индивидуальная изменчивость	Групповая изменчивость
Не приспособительный характер	Приспособительный характер
Не образуют непрерывных рядов, не группируются вокруг среднего типа	Имеют статистические закономерности и определяются нормой реакции генотипа

Наиболее часто у организмов разных видов встречаются генные мутации, возникновение которых определяется изменением в структуре ДНК какого-то локуса: выпадение нуклеотидов, вставки, замены нуклеотидов и другие изменения.

Ген может меняться не один раз, по-разному влияя на развитие признака. Дело в том, что в одном гене может возникать несколько мутаций. Разнообразие мутаций одного гена называется явлением множественного аллелизма. Однако у каждого организма не может быть более двух аллелей в одном локусе. Множественный аллелизм — широко распространенное явление в природе. При многократном мутировании одного и того же гена возникает серия множественных аллелей. Количество разных гено-

В семье у кареглазых родителей четверо детей: двое голубоглазых с первой и четвертой группами крови и двое кареглазых со второй и третьей группами крови. Признаки наследуются независимо.

- Укажите генотип матери.
- Укажите генотип отца.
- Какой генотип может быть у голубоглазых детей с первой и четвертой группами крови?
- Какой генотип может быть у кареглазых детей со второй и третьей группами крови?

216. У человека ген дальтонизма локализован в X-хромосоме, а группы крови в аутосоме.

В семье, где женщина имеет первую группу крови, а отец четвертую, родился сын дальтоник с третьей группой крови. У родителей было нормальное зрение.

- Сколько типов гамет может быть у матери?
- Сколько типов гамет может быть у отца?
- Могут ли среди будущих дочерей этой семьи быть дальтоники?
- Может ли среди будущих детей этой пары родиться сын дальтоник с первой группой крови?

217. У дрозофилы мухи дикого типа имеют серую окраску тела, в результате мутаций могут появиться формы, имеющие желтую и черную окраску тела. При скрещивании таких мутантных чернотелых самок с желтотелыми самцами в потомстве все мухи серые.

- Напишите генотип чернотелых самок.
- Напишите генотип желтотелых самцов.
- Напишите генотип потомства от этого скрещивания.
- Аллельны ли эти мутации?

218. У собак породы гончая форма ушей контролируется одним геном, представленным тремя аллелями. Полустоячее ухо доминирует над стоячим и висячим, а последний тип ушей доминирует над стоячим.

10 самок со стоячим ухом, родители которых имели полустоячее ухо, скрестили с гетерозиготными самцами с висячим ухом. Родилось 32 щенка.

- Какой генотип был у родителей щенков?
- Сколько щенят имели стоячее ухо?
- Сколько щенят имели висячее ухо?

- Сколько щенков имели полустоячее ухо?
- Сколько щенков были гетерозиготными?

219. У собак известна серия множественных аллелей в локусе С.

С — отвечает за окрашенность животного.

c^d — стандартная белая окраска, глаза и нос остаются темными (встречается у болонок).

c^b — ослабление окраски до светло-серой (встречается у пуделей).

c — полный альбинизм.

Аллели располагаются в следующем порядке $C > c^d > c^b > c$.

Мать имела сплошь окрашенную шерсть — Сс, отец — стандартную белую шерсть, его генотип $c^d c$. При нескольких спариваниях родилось 8 щенят.

- Сколько разных генотипов могли иметь потомки от этого спаривания?
- Сколько разных фенотипов было получено от этого спаривания?
- Сколько щенят в F₁ имели окрашенную шерсть?
- Сколько щенят имели стандартную белую шерсть?
- Сколько щенят имели светло-серую шерсть?

220. У собак локус S отвечает за сплошную окрашенность. Локус представляет серию множественных аллелей: $S > s^1 > s^2 > s^n$.

S — сплошная окрашенность.

s^1 — имеются небольшие белые отметины.

s^2 — типичная пегость.

s^n — окрашенность проявляется в виде отдельных темных пятен.

При скрещивании сплошь окрашенной сучки и кобеля с типичной пегостью родилось 4 щенка: 2 со сплошной окрашенностью, 1 с типичной пегостью и 1 с отдельными темными пятнами.

- Сколько типов гамет может иметь мать?
- Сколько типов гамет может иметь отец?
- Сколько типов гамет в дальнейшем может иметь щенок с отдельными темными пятнами?
- Сколько типов гамет может иметь щенок с окраской типичной пегости?

- Сколько генотипов будут иметь щенки со сплошь окрашенной шерстью?

221. Норки голубой окраски составляют серию множественных аллелей:

P — дикий тип (коричневый мех), $p^r p^r$ — стальная голубая, pp — серебристо-голубая.

Проведено 2 варианта скрещиваний.

1) При скрещивании стандартных (коричневых) гетерозиготных по гену p^r норок с гетерозиготными по гену p стандартными самцами родилось 72 щенка.

2) От спаривания гетерозиготных по гену p стандартных самок с гомозиготным стальным голубым самцом родилось 84 щенка.

- Каков расщепление по окраске опушения будет у потомков от первого скрещивания?
- Сколько от первого скрещивания будет гомозиготных щенят?
- Сколько гетерозиготных потомков будут иметь коричневый мех?
- Сколько родилось гетерозиготных щенков от второго скрещивания?
- Сколько из них было стальных голубых?

222. У диких кабанов locus E представлен серией множественных аллелей: E^D — сплошная черная окраска, e^r — смесь черных и рыжих волос, e — рыжая окраска. Степень доминирования: $E > e^r > e$.

При скрещивании гетерозиготных свиноматок ($E^D e$) с хряками $e^r e$ получили 32 потомка.

- Сколько разных генотипов могли иметь поросята F_1 ?
- Сколько разных фенотипов было у поросят?
- Сколько поросят могли быть гомозиготными?
- Сколько поросят имели черную окраску?
- Сколько поросят имели смесь черных и рыжих волос?

223. У кур известна серия множественных аллелей в локусе C , которая контролирует окраску оперения: $C > c > c^r > c^a$.

C — основной фактор окраски. Рецессивные аллели определяют белую окраску оперения. Аллель c^r , кроме того, влияет на окраску глаз (красные), c^a вызывает полный альбинизм.

При скрещивании окрашенных кур (Cc^{ch}) с белыми петухами (cc^h) появилось 56 потомков F_1 .

Сколько разных генотипов могли иметь потомки от этого скрещивания?

- Сколько разных фенотипов имели потомки F_1 ?
- Сколько потомков могли быть гомозиготными?
- Сколько потомков имели окрашенное оперение?
- Сколько потомков имели белое оперение и красные глаза?

224. У некоторых пород кур встречается лохмоность: ноги полностью покрыты перьями. Мутация локализована в локусе P и представлена двумя аллелями P_1 и P_2 , P — голоноготь.

При скрещивании гетерозиготных лохмоногих кур (P_1p) и петухов (P_2p) вылупилось 508 цыплят.

- Сколько разных генотипов имели цыплята?
- Сколько разных фенотипов было среди этих цыплят?
- Сколько среди цыплят было лохмоногих?
- Сколько цыплят имели голые ноги?
- Сколько лохмоногих цыплят являются компаундами?

225. У диких нутрий окраска коричневая. Человек создал формы нутрий с различными окрасками меха.

От скрещивания дымчатой pp нутрии с бежевым самцом t^+t^+ родились щенята дикого типа. Потомство F_1 скрестили с итальянской белой t^+t^+ . Родилось 264 щенка F_2 . Гибрид t^+t^+ имеет перламутровую окраску.

- Сколько типов гамет дают гибриды F_1 ?
- Сколько щенков в F_2 имели перламутровую окраску?
- Сколько генотипов могло быть у гибридов F_2 коричневой окраски (дикой)?
- Сколько генотипов могло быть у гибридов F_2 перламутровой окраски?
- Сколько гомозиготных форм могло быть у гибридов F_2 ?

226. У кроликов окраска меха имеет серию множественных аллелей: C — черная окраска доминирует над c^{ch} — шиншилловой, c^h — горностаевой и c — белой. В порядке доминирования эти аллели можно представить так: $C > c^{ch} > c^h > c$.

Самка кролика, полученная от скрещивания альбиноса и гомозиготного черного кролика, скрещивается с гомозиготным самцом горностаевой окраски. Родилось 8 крольчат.

- Сколько разных генотипов могли иметь потомки от этого скрещивания?
- Сколько из них были дикого типа?
- Сколько из них были горностаевой окраски?
- Как называют гибридное потомство, полученное от скрещивания аллельных мутаций?
- Какой генотип гибридных зверей с черным мехом?

227. У клевера ползучего рисунок на листьях обусловлен серией множественных аллелей локуса V , которые наследуются по типу кодминирования. Были скрещены растения, имеющие генотип $V^P V^F$, с растениями, имеющими генотип V^L . Было получено 44 растения. Характер белого пятна на листе: V — сплошное Δ -образное пятно; V^P — Δ -образное пятно в центре; V^F — сплошное треугольное пятно у основания; V^L — небольшое сплошное пятно у основания.

- Сколько разных генотипов могут иметь растения — потомки от данного скрещивания?
- Сколько разных фенотипов могут иметь потомки от данного скрещивания?
- Сколько растений могут иметь генотип $V^P V^L$?
- Сколько растений-потомков могут иметь дикий тип?

228. У диких норок окраска коричневая, сейчас создано большое количество цветных норок, окрасы которых могут быть аллельными и неаллельными. От скрещивания норки пастель bb с самцом рояль пастель $t^p t^p$ родились щенки дикого типа. Потомство F_1 скрестили с самцом окраски финская белая $t^w t^w$, которая, как и рояль пастель, относится к одной серии аллелей T , где t^p доминирует над t^w . Родилось 432 щенка.

- Сколько типов гамет дают гибриды F_1 ?
- Сколько генотипов могло быть у гибридов F_2 ?
- Сколько щенков F_2 имели дикую (коричневую) окраску?
- Сколько щенков имели окраску рояль пастель?
- Сколько гомозиготных форм могло быть у гибридов F_2 ?

229. У норок в локусе Т обнаружена серия множественных аллелей, в порядке доминирования они представлены так: Т (дикий тип) > t^{*} (соклот) > t^p (рояль пастель) > tⁿ (северный буфф) > t^m (финская белая).

Проведено три варианта скрещивания (учесть критерий аллелизма).

1) Норки породы пастель bb были спарены с самцом рояль пастель (t^pt^p). Родились коричневые стандартные щенята.

2) Норки породы пастель bb были спарены с самцом северный буфф. Родились коричневые стандартные щенята.

3) Норки рояль пастель спарены с самцом северный буфф. Родились мутантные щенята (компаунд форма).

- Укажите, какие мутации являются аллельными, т. е. локализованы в одном локусе.
- Укажите, какие мутации не являются аллелями локуса Т.
- Сколько типов гамет могли дать щенки F₁ от первого варианта скрещивания?
- Какой генотип щенков от третьего варианта скрещивания?
- Сколько типов гамет могли дать щенки от третьего скрещивания?

230. У диких нутрий окраска меха коричневая. Человек создал формы нутрий с различными окрасками, которые чаще являются рецессивными: бежевая (t^t), дымчатая (pp), белая итальянская (t^t) и др.

Было проведено три варианта скрещиваний (учесть критерий аллелизма).

1) Бежевые самки были спарены с дымчатым самцом. Родились коричневые щенки.

2) Белые итальянские нутрии были покрыты дымчатым самцом. Родились коричневые щенки.

3) Бежевые самки спарены с итальянским белым самцом. Родились мутантные щенки перламутровой окраски.

- Укажите, какие мутации являются аллельными.
- Какие мутации не являются аллельными?
- Сколько типов гамет могли дать щенки от первого варианта скрещивания?

- Какой генотип у щенков от третьего варианта скрепывания?
- Сколько типов гамет могли дать щенки от третьего варианта скрепывания?

231. От скрещивания лимонных нутрий (Tt^*Vv) с белыми итальянскими (t^*t^*vv) в F_1 появился новый тип нутрий — снежные нутрии (t^*t^*Vv). Родилось 172 щенка. Генотип серебристой нутрии — Tt^*vv .

- Сколько генотипов было среди гибридов F_1 ?
- Сколько фенотипов было среди полученных щенят?
- Сколько щенков имели тип окраски снежная нутрия?
- Сколько щенков имели окраску лимонной нутрии?
- Сколько щенков имели окраску серебристой нутрии?

232. От скрещивания лимонных нутрий (Tt^*Vv) и белых итальянских (t^*t^*vv) в F_1 появился новый тип нутрий — снежные нутрии (t^*t^*Vv). Родилось 184 щенка. Генотип серебристой нутрии — Tt^*vv .

- Сколько генотипов могло быть у щенков от этого скрещивания?
- Сколько фенотипов было у щенков?
- Сколько щенков имели окрас снежной нутрии?
- Сколько щенков имели окрас лимонной нутрии?
- Сколько щенков имели окрас серебристой нутрии?

233. У томата в локусе d^+ известна серия множественных аллелей, детерминирующих высоту растений. Аллель d^+ определяет нормальную высоту, d — карликовость. Остальные аллели занимают промежуточное положение, их по степени доминирования можно расположить в следующем порядке: $d^+ > d^* > d^{pv} > d$.

Скрещивали гетерозиготные растения $d^+d \times d^+d^{pv}$. Получено 56 растений.

- Сколько разных генотипов могли иметь потомки от этого скрещивания?
- Сколько разных фенотипов могли иметь потомки от этого скрещивания?
- Сколько растений имели нормальную высоту?
- Сколько могло быть карликовых растений?

234. У томата окраска мякоти плода детерминируется серией аллелей гена R . Аллель R обуславливает красную окраску мякоти плода, r — желтую, $r-2$ — желтовато-

красную, гу — красноватую. Аллели наследуются по следующему типу доминирования: $R > гу > r-2 > r$.

Скрещивали гетерозиготные растения $Rg \times гуг-2$, получили 18 потомков.

- Сколько разных генотипов могли иметь потомки?
- Сколько разных фенотипов могли иметь потомки?
- Сколько потомков могли иметь красную окраску мякоти?
- Сколько потомков могли иметь красноватую мякоть?
- Какой генотип у плодов с желтовато-красной мякотью?

235. У овец известна серия множественных аллелей, контролирующая активность первичных волосных фолликулов: $N^1 > N^d > n$. При аллели n развивается только пуховой и переходный волос, при N^d наряду с пуховым появляется 20–30% остевых волос, при N^1 — процент остевых волос увеличивается до 50.

Гетерозиготные матки $N^d N^1$ были осеменены спермой гомозиготного самца, в шерсти которого были волосы пуховые и переходного типа. Родилось 124 ягненка.

- Сколько разных генотипов могли иметь ягнята от этого спаривания?
- Сколько разных фенотипов могли иметь ягнята?
- Сколько ягнят имели шерсть с остевым волосом?
- Сколько было ягнят только с пуховым волосом?
- Сколько ягнят имели 20–30% острого волоса?

236. У крупного рогатого скота установлен полиморфизм фермента сыворотки крови амилазы. Он контролируется тремя аллелями локуса Am : Am^A , Am^B и Am^C , которые наследуются по типу кодминирования.

При скрещивании животных, гетерозиготных по двум аллелям ($Am^A Am^B \times Am^B Am^C$), родилось 32 теленка.

- Сколько разных генотипов могли иметь телята, полученные при этом скрещивании?
- Сколько разных фенотипов могли иметь телята?
- Сколько телят могли быть гомозиготными по данному локусу?
- Сколько телят могли быть гетерозиготными по данному локусу?
- Сколько телят унаследовали материнский тип фермента амилазы?

237. У норки в локусе s имеется серия множественных аллелей, которая в порядке доминирования представлена: S^s (тьнь) $> S$ (крестовка) $> S^R$ (королевская серебристая) $> s$ (стандартная темно-коричневая).

1) При скрещивании норок породы белый хедлунд (hh) с самцом окраса крестовка (Ss) родились щенки дикого типа.

2) При скрещивании норок породы белый хедлунд (hh) с самцами типа тень ($S^s s$) родились щенки коричневые стандартного типа.

3) При скрещивании крестовок с самцами типа тень родились щенки окраса крестовки, тень и коричневые щенки стандартного типа. Учесть, что в локусе S все гомозиготные доминантные мутации летальны.

- Какие мутации являются аллельными?
- Какие мутации не относятся к локусу S ?
- Сколько генотипов могло быть у щенков F_1 от первого скрещивания?
- Сколько генотипов могло быть у щенков F_1 от второго скрещивания?
- Сколько фенотипов было у щенят F_1 от третьего скрещивания?

ПОЛИПЛОИДИЯ

Кроме генных и хромосомных мутаций в природе встречается особый вид изменчивости — эуплоидия. Под этим явлением понимают отклонение в числе хромосом от видового, кратное гаплоидному набору. Эуплоидия чаще всего представлена кратным увеличением числа хромосом, или полиплоидией.

Полиплоидия широко распространена у высших растений и особенно у культурных. Значительно реже она встречается у животных, хотя известны случаи полиплоидии у реснитчатых простейших, среди насекомых, ящериц, рыб в семействе лососевых. Однако размножение у них связано либо с партеногенезом, либо с гиногенезом.

Полиплоидия вызывает глубокие и разносторонние изменения в признаках и свойствах затронутых ею организмов. Так, клетки, имеющие кратное умножение числа хромосом, становятся крупнее, увеличивается в них количество органоидов цитоплазмы. У полиплоидных рас-

Пример 2. Укажите ожидаемое соотношение генотипа и фенотипа у потомства от скрещивания триплоида с диплоидом при условии полного доминирования.

$$\text{♀}Aaa \times \text{♂}Aa$$

Женские гаметы: Aa, Aa, A, a, a, aa или $A, 2Aa, 2a$ и aa .

Мужские гаметы: A и a .

Потомство: $AAa Aaa$

$AAa Aaa$

$AA Aa$

$Aa aa$

$Aa aa$

$Aaa aaa$

Расщепление по генотипу: $1AA:2AAa:3Aa:3Aaa:1aaa:2aa$.

Расщепление по фенотипу: $9A:3a$ или $3A:1a$.

Автотетраплоиды. Гораздо лучше, чем триплоиды, изучены тетраплоиды, имеющие четыре набора хромосом. При созревании гамет тетраплоид может дать 16 типов гамет, но жизнеспособными могут быть только 6 с двойным набором хромосом (2n).

Тетраплоидные растения в зависимости от числа доминантных генов в генотипе имеют определенное название. Растения с четырьмя доминантными аллелями (AAAA) имеют название квадриплекс, с тремя (AAAa) — триплекс, с двумя (AAaa) — дуплекс, одним (Aaaa) — симплекс. При полном доминировании все они будут практически неразличимы. Растения, имеющие все аллели в рецессивном состоянии, называются нуллиплексами. Как указывалось ранее, тетраплоид может дать 6 жизнеспособных гамет.

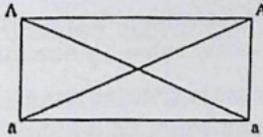
Пример. Учтен гетерозиготный тетраплоид AAaa (дуплекс). Для удобства написания гамет пронумеруем одинаковые гены. A_1, A_2, a_1, a_2 . Дуплекс может дать следующие жизнеспособные гаметы: A_1A_2, a_1a_2

A_1a_1, A_2a_2

A_1a_2, A_2a_1

Если убрать значки, то будет следующее соотношение гамет: $1AA:4Aa:1aa$.

Образование возможных комбинаций гамет, несущих гены A и a , у тетраплоида AAaa (дуплекс), можно представить в виде следующей графической схемы (Г. В. Гуляев, 1980):



Каждая линия этого квадрата с двумя диагоналями дает то или иное сочетание букв А и а. Гаметы будут АА, аа, Аа, Аа, Аа, Аа, т. е. 1АА, 1аа и 4Аа.

Триплекс (АААа) образует два сорта гамет: 3АА:3Аа. Симплекс (Аааа) образует тоже два типа гамет в соотношении 3аа:3Аа.

Возможно у тетраплоидов и неправильное расхождение гамет.

Пример по скрещиванию тетраплоидов. Скрещиваются два автотетраплоида — АААА и аааа. Каким по фенотипу будет первое поколение и расщепление по окраске цветка в F_2 , если имеет место кумулятивное действие гена и случайное хромосомное расщепление.

АААА — темно-красная; аааа — белая; АААа — красная; ААаа — светло-красная; Аааа — розовая.

РР: ♀ АААА × ♂ аааа
 Гаметы: АА аа
 F_1 : ААаа
 светло-красная
 ААаа × ААаа
 Гаметы F_1 : АА 4Аа аа

		Гаметы F_1		
		♂ АА	4Аа	аа
Гаметы F_1	♀ АА	АААА	4АААа	ААаа
	4Аа	4АААа	16ААаа	4Аааа
	аа	ААаа	4Аааа	аааа

Генотипы и фенотипы F_2 :

1АААА — темно-красный цветок

8АААа — красный

18ААаа — светло-красный

8Аааа — розовый

1аааа — белый цветок

Расщепление по фенотипу в F_2 :

35 красных с различными оттенками и 1 белый цветок.

Занятие по теме «Особенности образования половых клеток и наследования у полиплоидов»

Цель занятия: научиться анализировать гаметы у полиплоидных организмов и результат сочетания этих гамет.

Задания

238. Определить жизнеспособные гаметы у тетраплоидов симплекс и триплекс.

2239. Напишите жизнеспособные гаметы, образуемые триплоидами ААа, ААА, ааа.

240. Проведено скрещивание между триплоидным и диплоидным растениями кукурузы: ♀Ааа × ♂Аа.

- Какие жизнеспособные гаметы может дать материнское растение?
- Какие жизнеспособные гаметы может дать отцовское растение?
- Укажите ожидаемое соотношение генотипов у потомства.
- Укажите ожидаемое соотношение фенотипов у потомства при условии полного доминирования и случайного хромосомного расщепления.

241. Проведено скрещивание между двумя растениями кукурузы: Аа × ААа (у отцовских растений жизнеспособны только гаплоидные гаметы).

- Какие жизнеспособные гаметы может дать материнское растение?
- Какие жизнеспособные гаметы может дать отцовское растение?
- Укажите ожидаемое соотношение генотипов у потомства.
- Укажите ожидаемое соотношение фенотипов у потомства при условии полного доминирования и случайного хромосомного расщепления.

242. Проведено скрещивание между двумя растениями кукурузы: ААа × Аа.

- Какие жизнеспособные гаметы может дать материнское растение?
- Какие жизнеспособные гаметы может дать отцовское растение?

- Укажите ожидаемое соотношение генотипов у потомства.
- Укажите ожидаемое соотношение фенотипов у потомства при условии полного доминирования и случайного хромосомного расщепления.

243. Проведено прямое и обратное скрещивание между триплоидными растениями кукурузы: ♀Ааа × ♂ААа (учесть, что у отцовских растений жизнеспособны только гаплоидные гаметы).

- Какие жизнеспособные гаметы может дать материнское растение?
- Какие жизнеспособные гаметы может дать отцовское растение?
- Какое расщепление по фенотипу будет у потомства от прямого скрещивания при условии полного доминирования?
- Какое расщепление по фенотипу будет у потомства от обратного скрещивания?

244. Тетраплоидное растение клевера с окрашенными цветками, имеющее генотип ААаа, скрещивают со своим белоцветковым родителем — аааа.

- Какие жизнеспособные гаметы может дать дуплекс ААаа?
- Какие гаметы может дать отцовское растение?
- Укажите генотипы потомства.
- Укажите фенотипы потомства (при условии полного доминирования).

245. Скрещены тетраплоиды дурмана — гомозиготный пурпурноцветковый (Р) и гомозиготный белоцветковый (р). Гибриды F₁ скрестили между собой. Имеет место полное доминирование.

- Укажите гаметы пурпурноцветкового дурмана.
- Укажите гаметы белоцветкового дурмана.
- В каком поколении появится фенотип rrrr при дальнейшем скрещивании?
- Какова вероятность появления рецессивного белоцветкового дурмана в F₂?

246. У ячменя двурядная форма колоса определяется геном V, многорядная — геном v. Скрещивали две дуплексные тетраплоидные формы ячменя, имеющие генотипы VVvv, и получили 72 гибрида.

- Сколько типов гамет может образовывать родительская форма?
- Сколько разных генотипов могли иметь гибридные растения?
- Сколько гибридных растений могли иметь многорядный колос?

247. У кукурузы ген С определяет образование окрашенного алейрона, с — отсутствие окраски алейрона. Самоопыляли тетраплоидные дуплексные растения кукурузы, в потомстве получили 1108 гибридов.

- Сколько разных типов гамет может образовать родительское растение?
- Сколько гибридных растений может дать нерасщепляющееся потомство по генотипу?
- Сколько растений могут иметь неокрашенный алейрон?

248. У кукурузы ген Rр определяет устойчивость к голвне, а аллель гр — восприимчивость. Скрещивали квадруплексное тетраплоидное растение, устойчивое к голвне, с нуллиплексным поражаемым растением. В F₁ получили 40 гибридов, в F₂ — 576.

- Сколько разных типов гамет может образовать растение F₁?
- Сколько разных генотипов могут иметь растения F₂?
- Сколько хромосом содержит тетраплоидное симплексное растение кукурузы?

249. Симплексное тетраплоидное растение Аааа скрещивали с дуплексным тетраплоидом ААаа.

- Сколько разных типов гамет может дать растение Аааа?
- Сколько разных типов гамет дает растение ААаа?
- Если имеет место полное доминирование и случайное хромосомное расщепление, то какое соотношение генотипов можно ожидать у потомства?
- Какое соотношение фенотипов можно ожидать у потомства?

250. При скрещивании двух тетраплоидных растений дурмана с пурпурными цветками было получено в первом поколении 430 растений с пурпурными и 40 — с белыми цветками.

- Определите генотип первого растения.
- Определите генотип второго растения.
- Укажите расщепление по фенотипу.

251. Какова будет окраска цветков в потомстве от самоопыления симплексного тетраплоида с генотипом $Aaaa$ (A — окрашенные и a — белые цветки)? В F_1 выросло 81 растение.

- Сколько разных типов гамет может дать родительское растение?
- Сколько разных генотипов может быть в F_1 ?
- Сколько растений в F_1 были белые?

252. Тетраплоидное растение ржи нормальных размеров при скрещивании с тетраплоидным карликовым дало в потомстве 19 растений: 16 нормальных и 3 карликовых.

- Определите генотип растения ржи нормальных размеров.
- Определите генотип карликового тетраплоида.
- Определите генотип потомства от этого скрещивания.
- Определите соотношение фенотипов у потомства.

253. Красноплодное тетраплоидное растение томата неизвестного происхождения при самоопылении дало потомство, расщепляющееся в соотношении 3 красноплодных к 1 желтоплодному растению.

- Определите генотип тетраплоидного томата.
- Укажите типы гамет этого растения.
- Укажите генотипы потомства от этого скрещивания.
- Какое название имеют тетраплоиды потомства?

254. Красноплодное тетраплоидное растение томата неизвестного происхождения при опылении пыльцой с желтоплодного растения дало 50% красноплодных и 50% желтоплодных растений.

- Определите генотип материнского растения.
- Укажите жизнеспособные гаметы этого растения.
- Укажите генотипы потомства.
- Какое название имеют тетраплоиды потомства?

ГЛАВА 6

ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ

Все виды организмов состоят из больших групп популяций. Популяции по Н. В. Тимофееву-Ресовскому — это совокупность особей одного вида, в течение длительного времени (большого числа поколений) населяющая определенное пространство, состоящая из свободно скрещивающихся особей и отделенная от других совокупностей одной из форм изоляции (пространственной, сезонной, генетической, физиологической).

Это группа растений и животных одного вида, населяющая определенную территорию. В пределах генетической популяции имеется свободное случайное скрещивание (панмиксия), поэтому организмы одной генетической популяции обладают известной гетерозиготностью по генотипам за счет рекомбинации генов, а также мутаций. Особи популяции имеют историческую общность происхождения и характеризуются определенной генетической структурой. Панмиктическое состояние популяции сохраняется при отсутствии влияния отбора, миграций особей и мутаций генов.

Основателем теории популяций был датский исследователь В. Иогансен (1903), однако современное учение о генетической популяции было обосновано в 1926–1929 гг. в трудах С. С. Четверикова и продолжено далее Н. П. Дубининым и другими исследователями. Большой вклад в развитие генетики популяций внесли Р. Фишер, С. Райт и многие другие.

Иогансен ввел понятия «чистая линия» и «популяция». В отличие от популяции, чистая линия — это потомство одного самоопыляющегося растения. У перекрестников чистую линию можно получить при принудительном опылении (инцухте). Чистая линия гомозиготна, хотя гомозиготность относительна, так как могут возникать мутации и перекрестное опыление. У животных нет полностью гомозиготных особей. Инбридинг у них обеспечивает гомозиготность по отдельным генам. В животноводстве чистая линия — это потомство от одного производителя, имеющее с ним генетическое сходство.

Йоганнсен впервые показал различную эффективность отбора в чистых линиях и популяциях. Он проводил работу на фасоли, отбирал семена разной массы, провел учет семян у потомства и показал, что отбор в популяциях эффективен, а в чистых линиях нет. Это объясняется тем, что в чистой линии все особи имеют одинаковый генотип, наблюдающиеся различия по весу семян объясняются различными условиями среды. Очень ценным в его работе был вывод о том, что в популяции потомство полностью не наследует признаки родителей, так как отбор проводят по фенотипам, которые генетически не всегда одинаковы. Выводы Йоганнсена имеют большое практическое значение. Они объясняют причину возврата значения признака потомства к средней величине, а также указывают на необходимость оценивать организмы не только по фенотипу, но и по генотипу.

Различают естественные и искусственные популяции. Первые из них находятся под действием естественного отбора, вторые образуются в результате искусственного отбора, проводимого человеком. Популяцией можно считать породу, стадо, сорт, если они размножаются изолированно от других сообществ.

Каждая популяция имеет определенную совокупность генов (аллелей), т. е. генофонд. Сочетание аллелей этих генов образует генетическую структуру, т. е. различные генотипы в популяции.

ЗАКОН ХАРДИ — ВАЙНБЕРГА

Закон был предложен независимо друг от друга двумя исследователями — Г. Харди (англичанин, математик) и В. Вайнбергом (врач из Германии) в 1908 г. Они использовали математический анализ при изучении наследования групп крови у человека и показали, что свободно размножающаяся популяция имеет свою структуру и находится в равновесии, т. е. из поколения в поколение в популяции сохраняется определенное соотношение аллелей и генотипов. Формула Харди — Вайнберга легко выводится. Если частоту встречаемости одной из аллелей A обозначить через p , а частоту аллели a через q , то при наличии двух аллелей в популяции сумма $pA + qa = 1$. Тогда соотношение

генотипов будет $(pA + qa)^2 = 1$. Представим эти аллели на решетке Пеннета. Тогда формула Харди — Вайнберга будет иметь следующий вид: $p^2AA + 2pqAa + q^2aa = 1$.

Частоты аллелей		pA	qa
	♂		
♀	pA	p^2AA	$pqAa$
	qa	$pqAa$	q^2aa

Эта формула описывает динамическое равновесие в популяции. При этом $p + q = 1$, $p = 1 - q$, $q = 1 - p$.

Допустим, аллель А встречается в популяции с частотой 0,8, аллель а — 0,2. Структура популяции при такой частоте аллелей будет следующей: $0,64AA + 0,32Aa + 0,04aa = 1$.

Такое равновесие генотипов будет поддерживаться в популяции из поколения в поколение.

Равновесие сохраняется лишь в панмиктической популяции. Однако на популяцию действуют многочисленные внешние и внутренние факторы, нарушающие генетическую структуру популяции. Если равновесие нарушено, то возникают новые соотношения генотипов и частот аллелей.

Закон Харди — Вайнберга имеет определенное практическое значение. Он позволяет предсказывать соотношение фенотипов при разной частоте аллелей в популяции. Покажем на примере. В США при анализе реакции на вкус фенилтиокарбамида (ФТК) около 70% людей реагировали положительно (AA — доминантные гомозиготы и Aa — гетерозиготы), а 30% людей не ощущали вкуса раствора (aa — рецессивные гомозиготы). Значит, популяция по данному признаку разделена на две группы. Частота генотипа aa в популяции соответствует q^2aa . Переводим проценты в доли единицы, $q^2aa = 0,3$, отсюда частота гена а $= \sqrt{q^2aa} = \sqrt{0,30} = 0,55$. Учитывая, что сумма частот аллелей равна единице, определяем концентрацию доминантного гена: $pA = 1 - qa = 1 - 0,55 = 0,45$. Отсюда частота гомозигот AA $= p^2 = 0,45^2 = 0,2025$, или 20,25% в популяции. Закон Харди — Вайнберга позволяет определять число гетерозигот-носителей рецессивного гена в популяции. $Aa = 2pqAa = 2 \cdot 0,45 \cdot 0,55 = 0,4950$, или 49,5%.

Значит, среди людей, ощущающих вкус ФТК, 49,5% являются носителями рецессивного гена.

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ГЕНЕТИЧЕСКУЮ СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИИ

К ним относятся влияние мутационного процесса, миграции особей, отбор (естественный и искусственный), дрейф генов.

Мутации. Мутационный процесс (естественный и искусственный) усиливает изменчивость особей в популяциях. Действие мутаций на организм может быть нейтральным, вредным и полезным. В естественных популяциях значительно распространены рецессивные мутации. В гомозиготном состоянии они чаще всего приводят к гибели организмов, в гетерозиготном состоянии накапливаются под покровом доминантных генов и служат резервом скрытой наследственной изменчивости. В популяциях сельскохозяйственных животных и растений тоже имеется запас скрытых мутаций. Мутации могут быть генной природы, типа хромосомных нарушений и геномные. Спонтанные мутации каждого гена происходят с низкой частотой, однако общая частота мутаций всех генов, которые содержатся в популяции, очень велика.

В каждой популяции может накапливаться генетический груз, возникающий из рецессивных мутаций и хромосомных аберраций. Генетический груз может быть скрытым источником полезной генетической изменчивости, но чаще всего ухудшает приспособленность организмов к условиям жизни.

Миграции особей. Генетическая структура популяции подвергается перестройке из-за поступления в нее новых особей из других популяций, или, напротив, перехода ряда особей в другие популяции, т. е. миграция особей приводит к обмену между генами. Влияние потока генов на динамику популяций тех или иных организмов зависит от скорости распространения гамет и расстояния между популяциями.

Отбор. Наибольшее влияние на изменение структуры популяции оказывает отбор. Отбором называют процесс сохранения организмов, генотипы которых обеспечивают

им наибольшую приспособленность к условиям жизни. В случае выбраковки хотя бы части фенотипов соотношение гамет меняется, нарушается равновесие структуры популяции.

На структуру популяции оказывает влияние характер доминирования признаков, по которым ведется отбор. Отбор может быть направлен на сохранение особей с доминантными признаками, на сохранение особей с рецессивными признаками, на сохранение гетерозиготности. При отборе в пользу рецессивных особей и выбраковке доминантных гомозигот структура популяции в ряде поколений постепенно меняется, снижается число гомозигот АА и увеличивается количество рецессивных особей. В пушном звероводстве, например, широко использовался отбор на сохранение рецессивных мутантных окрасок меха у зверей. В растениеводстве также по отдельным ценным признакам проводится отбор на сохранение рецессивных особей.

Эффективность отбора против доминантных особей значительно выше, чем отбор против рецессивных признаков.

Отбор может быть в пользу гетерозигот. Он применяется тогда, когда гетерозиготные особи по своей приспособительной ценности, называемой сверхдоминированием, превосходят гомозигот АА и аа. В результате такого отбора в популяции устанавливается 50%-ная гетерозиготность, доля обеих гомозигот будет составлять в идеале по 25%. Такая гетерозиготность при действии отбора может сохраняться в популяции в течение ряда поколений. Этот вид отбора используется в селекции для закрепления ценных качеств выдающихся животных при создании новых пород и линий.

Гетерозиготность обеспечивает полиморфизм в популяции, т. е. существование в ней ряда генетических и фенотипических форм. Если гетерозиготы имеют адаптивное преимущество, то в популяции при отборе в пользу гетерозигот создается сбалансированный полиморфизм, т. е. воспроизведение из поколения в поколение за счет гетерозигот определенного класса особей, различающихся генетически и фенотипически (АА, Аа, аа), и выбраковка из них менее ценных генотипов.

Дрейф генов. Изменение генетической структуры популяции может происходить без отбора в силу случайных генетико-автоматических процессов. Это явление С. Райт назвал дрейфом генов. Дрейф генов наиболее интенсивно протекает в малых популяциях. Например, возникают какие-то аномальные природные явления: пожар, эпизоотия, нашествие паразитов. В этом случае резко уменьшается численность популяции, в ее структуре могут возникнуть изменения в частоте генов. В случае полезных изменений в популяции повышается частота генов, способствующих лучшей адаптации организмов к условиям среды, но могут происходить и нежелательные изменения. Дрейф генов может привести к утрате части генов и усиленному распространению других менее ценных генов. Ряд случайных сдвигов в исходной концентрации генов способствует изменению первоначальной структуры популяции. Эти явления, происходящие в малых популяциях, нужно учитывать в селекции.

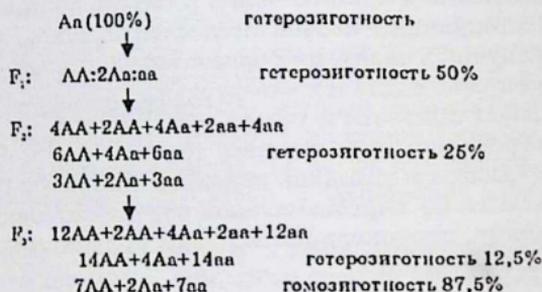
Изменение структуры популяции при отсутствии свободного спаривания

Свободное спаривание нарушается при инбридинге и скрещивании. Инбридинг — спаривание организмов, находящихся в родстве. Наиболее высокая степень инбридинга возникает при самоопылении растений. Инбридинг изменяет частоты генов и генотипов в популяции и изменяет ее структуру.

В популяции, полученной в результате самоопыления или родственного спаривания, имеется много общих генов и генотипов, полученных от общего предка, поэтому возрастает вероятность соединения гамет, несущих одинаковые аллели, и, следовательно, повышается гомозиготность. Рассмотрим на примере. Исходная популяция состоит только из гетерозигот (Aa) — 100% гетерозиготность. Для удобства расчетов используют коэффициент размножения 4, т. е. каждая особь оставляет после себя 4 потомков. При самоопылении растений Aa в F_1 появится потомство трех типов в соотношении $AA:2Aa:aa$. В новой популяции гетерозиготность снизится до 50%, появляются гомозиготы AA и aa тоже на 50%-ном уровне. Далее при самоопылении гибридов F_1 в F_2 будут 4 AA , гетерози-

готы дадут 8 потомков в соотношении $2AA + 4Aa + 2aa$ и $4aa$ (см. схему). После сокращения новая структура в популяции будет $3AA + 2Aa + 3aa$, или гомозиготность повышется до 75%, гетерозиготность снизится до 25%. В F_1 гомозиготность повышается до 87,5%. При дальнейшем самоопылении гетерозиготность будет снижаться, но полностью не исчезнет. К восьмому поколению она сохранится на уровне $(1/2)^8 = 1/256 = 0,37\%$.

Схема изменения гомозиготности по одной паре аллелей при самоопылении:



Тесный инбридинг гомозиготного производителя и его дочерей и внуков сходен с результатами, получаемыми при самоопылении растений. В каждом новом поколении повышается гомозиготность, изменяется структура популяции. Однако повышение гомозиготности вызывает и нежелательные последствия — может происходить снижение жизнеспособности, вплоть до появления признаков депрессии.

Иные результаты могут быть получены при инбридинге на гетерозиготного производителя, если он обладает ценными качествами. Родственное спаривание на такого производителя в ряде поколений не приводит к повышению гомозиготности, в популяции устанавливается 50%-ная гетерозиготность и у части потомства сохраняется сходство с родоначальником. Естественно, длительное использование родственного спаривания на выдающегося производителя приводит к разложению популяции на разные комбинации доминантных и рецессивных генотипов. Чем более тесные степени инбридинга применяются, тем быстрее появляются гомозиготные особи, отличные от родоначальника.

Для оценки возрастания гомозиготности популяции при различных степенях спаривания С. Райт предложил следующую формулу:

$$F_x = \sum [(1/2)^{n+1} \cdot (1 + f_x)] \cdot 100.$$

Однако чаще используется измененная формула:

$$F_x = [(1/2)^{n+1} \cdot (1 + f_x)] \cdot 100,$$

где F_x — коэффициент инбридинга; $1/2$ — доля наследственности, получаемой пробандом от каждого предка; n — ряд предков, в котором общий предок встречается в материнской родословной; n_1 — ряд предков, в котором общий предок встречается в отцовской родословной; f_x — коэффициент инбридинга общего предка, если он инбридирован.

Изменение структуры популяции при скрещивании

В природе могут происходить сочетания популяций на границе локализации этих групп. В результате популяция насыщается новыми генами или сочетанием этих генов и структура популяции в F_1 меняется. Если в следующем поколении скрещивания не происходит, то устанавливается равновесие популяции. Скрещивание, восстанавливающее структуру популяции, называется стабилизирующим.

В животноводстве в зависимости от целей и задач, стоящих перед сельскохозяйственными предприятиями, используются разные типы скрещивания: поглотительное, вводное, воспроизводительное, переменное. Остановимся на одном из этих типов — поглотительном скрещивании. Это тип скрещивания, при котором большинство признаков животных одной породы замещается признаками животных другой генетической группы. Для скрещивания используются производители, обладающие ценными качествами улучшающей породы. С генетической точки зрения, поглотительное скрещивание обеспечивает замещение большинства генов местной породы (улучшаемой) генами более ценной улучшающей породы.

В Республике Карелия много лет используется поглотительное скрещивание между животными холмогорской и айрширской пород. Эти породы различаются по частоте аллелей и генотипов. Рассмотрим схему этого скрещивания на примере одной пары аллелей. Допустим, в популя-

дии холмогорского скота частота гена $A = 0,3$, $qa = 0,7$. у айрширов $pA = 0,8$, $qa = 0,2$. Каждая порода с учетом этих частот имеет свою структуру: для холмогорского скота — $0,09AA + 0,42Aa + 0,49aa = 1$, для айрширской породы — $0,64AA + 0,32Aa + 0,04aa = 1$. При скрещивании этих пород в F_1 возникает новая структура популяции: $0,24AA + 0,62Aa + 0,14aa = 1$. Резко возросла гетерозиготность.

Далее продолжается скрещивание помесей F_1 с быками айрширской породы (частота $0,8A$ и $0,2a$). Помеси F_1 дадут гаметы $0,24A + 0,31A = 0,55A$ и $0,45a$. В F_2 появится новая структура популяции: $0,44AA + 0,47Aa + 0,09aa$. К четвертому-пятому поколению структура приблизится к структуре айрширского скота.

	♂	0,8A	0,2a
♀			
		0,44AA	0,11Aa
		0,36Aa	0,09aa

В некоторых хозяйствах помесей F_1 , иногда F_2 , разводят «в себе». Более глубокое поглотительное скрещивание не рекомендуется, чтобы не снизить адаптивные особенности создаваемой породы. В хозяйствах Карелии насчитывается 93% животных айрширской породы. Любой тип скрещивания следует сочетать с отбором.

МЕТОДИКА НАХОЖДЕНИЯ ЧАСТОТ ФЕНОТИПОВ, АЛЛЕЛЕЙ, ГЕНОТИПОВ В ПАНМИКТИЧЕСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ И ПРИ ОТБОРЕ

Генетическая структура популяции отражает количественное соотношение генов и определяемое аллелями этих генов соотношение генотипов.

Внешне генетическую структуру популяции отражают частоты фенотипов, которые в значительной степени определяются типом доминирования (полное, неполное, кодоминирование).

Под частотой фенотипа понимают относительное количество особей (в долях от единицы или в %) популяции с определенным признаком.

При полном доминировании проявляется 2 фенотипа: доминантный ($AA + Aa$) и рецессивный (aa). Исходя из формулы Харди — Вайнберга частоты особей разных фенотипов

нотипов будут $p^2AA + 2pqAa = n_1/N$; $q^2aa = n_2/N$, где n_1 — количество особей с доминантным признаком; n_2 — количество особей с рецессивным признаком; N — общее количество особей.

Поскольку рецессивный фенотип включает только аллели aa , для нахождения частоты аллели можно использовать долю особей с рецессивным признаком:

$$qa = \sqrt{q^2}, \text{ тогда } pA = 1 - qa.$$

При неполном доминировании по фенотипу можно определить частоты всех генотипов и частоты аллелей pA и qa :

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

$$qa = n \frac{n_2 + n_3}{2N},$$

где n_1 — количество особей с генотипом AA ; n_2 — количество особей с генотипом aa ; n_3 — количество особей генотипа Aa .

При кодоминантном наследовании и 3-аллельной системе генетическую структуру популяции определяют по формуле Бернштейна

$$P^2 + q^2 + r^2 + 2pq + 2pr + 2qr = 1,$$

где p, q, r — частоты аллелей локуса.

Вычисление частот аллелей производят по формулам:

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

$$P_B = \frac{2n_2 + n_4 + n_6}{2N};$$

$$P_C = \frac{2n_3 + n_5 + n_6}{2N},$$

где n_1, n_2, n_3 — число гомозиготных особей AA, BB, CC ; n_4, n_5, n_6 — число гетерозигот AB, AC, BC .

Сумма частот трех аллелей равна 1, т. е. $p + q + r = 1$.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ПРИ ОТБОРЕ

Интенсивность отбора определяется коэффициентом отбора — S . Коэффициент отбора показывает, какая часть особей определенного генотипа не участвует в воспроизводстве.

Если $S = 1$, то все 100% особей определенного генотипа не оставляют потомства.

Если $S < 1$, то определенная доля особей такого генотипа подлежит отбору.

Частоту рецессивной аллели n -поколения после выбраковки при $S = 1$ можно определить по формуле

$$q_n = \frac{q}{1 + nq},$$

где n — номер поколения; q — концентрация рецессивной аллели в исходной популяции, тогда $P_n = 1 - q_n$.

На основании полученных частот аллелей можно определить структуру популяции в любом поколении после отбора:

$$p_n^2 + 2p_n q_n + q_n^2 = 1.$$

При неполной элиминации рецессивных гомозигот коэффициент отбора меньше единицы. Поэтому при определении структуры популяции в поколениях отбора необходимо вычислить изменение в частоте рецессивной аллели вначале в первом поколении:

$$\Delta q_1 = \frac{S q^2 (1 - q_0)}{1 - S q_0^2},$$

где Δq_1 — изменение частоты рецессивной аллели за первое поколение; S — коэффициент отбора, q_0 — частота аллеля в исходной популяции.

Генетическая структура популяции после такого отбора в F_1 будет следующей:

$$q_1 = q_0 - \Delta q_0; \quad P_1 = 1 - q_1;$$

$$P_1^2 + 2p_1 q_1 + q_1^2 = 1.$$

Для определения структуры популяций в последующих поколениях необходимо каждый раз определять Δq , q , P и подставлять эти значения в формулу Харди-Вайнберга.

Занятие по теме «Определение генетической структуры популяций»

Цель занятия: научиться определять структуру панмиктической популяции и влияние факторов на генфонд.

Вопросы для контроля

1. Дайте определение популяции и чистой линии.
2. Основные свойства панмиктической популяции.
3. Параметры генетической структуры популяции.
4. Закон Харди — Вайнберга.
5. Определение генетической структуры популяции при полном и неполном доминировании.
6. Определение структуры популяции при множественном аллелизме.
7. Факторы, влияющие на генетическую структуру популяции.
8. Влияние отбора на генетическую структуру популяции.

Задания

255. Группа состоит из 80% особей с генотипом DD и 20% с генотипом dd. Проведите генетический анализ популяции следующего поколения.

- Какова частота генотипа dd в популяции?
- Какова частота аллели d в популяции?
- Какова частота аллели D?
- Какова частота генотипа DD?
- Какова частота гетерозиготного генотипа в популяции, в %?

256. Во многих странах при разведении крупного рогатого скота встречается рецессивная аутосомная аномалия — карликовость. Масса тела карликов в два раза меньше нормы.

В потомстве некоторых быков мясной породы шароле регистрировались случаи появления карликовости с частотой 23,3%. От этих быков учтено всего 620 потомков.

- Сколько телят были карликами?
- Какова частота рецессивного гена в популяции?
- Какова частота доминантного гена в популяции?
- Какой процент телят были носителями гена карликовости, но внешне были нормальные?
- Сколько телят были гетерозиготными по гену карликовости?

257. У кукурузы крахмалистый эндосперм является доминантным по отношению к восковидному и наследует-

ся моногенно. При апробации сорта с крахмалистым эндоспермом было обнаружено 16% растений с восковидным эндоспермом. Семена данной панмиктической популяции были использованы на посев. Произведите генетический анализ популяции следующего поколения.

- Какова частота рецессивной аллели в популяции?
- Какова частота доминантной аллели?
- Сколько растений (%) будут доминантными гомозиготами?
- Сколько растений являются гетерозиготами, в %?

При анализе семян другой популяции обнаружено 25% семян с восковидным эндоспермом. Какой процент семян в данной популяции является гетерозиготами?

258. Наличие кратерных сосков у свиней — один из серьезных дефектов, поскольку поросята из этих сосков не получают молоко и погибают. Кратерность сосков обусловлена аутосомным рецессивным геном.

По данным Баварского института животноводства Германии, встречаемость этой аномалии у свиней породы ландрас составляет 6,6%. Учтено 1520 свиноматок.

- Какова в популяции частота генотипа животных, имеющих кратерные соски?
- Какова частота доминантного гена в популяции?
- Определите частоту гетерозиготного генотипа.
- Сколько свиноматок в данной популяции может иметь кратерные соски?
- Какой процент свиноматок могли быть носителями гена кратерности сосков в гетерозиготном состоянии?

259. У собак в локусе, контролирующем синтез оксидазы эритроцитов крови, выявлены две аллели: А и В, частота А равна 0,94, В — 0,06. Учтено 136 голов.

- Какова частота генотипа ВВ?
- Какова частота генотипа АА?
- Какова частота гетерозиготного генотипа?
- Сколько животных в этой группе являются гетерозиготными?
- Сколько животных в этой группе имеют аллель А в гомозиготном состоянии?

260. У флоксов белая окраска венчика является доминантной по отношению к кремовой. При апробации в пан-

миктической популяции флоксов было обнаружено 4% растений с кремовой окраской. Учтено 800 растений.

- Какова частота рецессивной аллели?
- Какова частота доминантной аллели?
- Сколько растений (%) являются доминантными гомозиготами?
- Сколько растений являются гетерозиготными?
- Сколько особей в популяции имеют белую окраску?

261. У крупного рогатого скота locus α -лактоглобулина расположен в 5-й хромосоме. В этом локусе выявлены аллели А и В, которые наследуются по типу кодоминирования. Частота аллели А — 0,3. Коровы генотипа АА имели более высокий удой, чем животные с генотипами АВ и ВВ.

На одной из ферм, где было учтено 412 животных, у 37 голов был обнаружен α -лактоглобулин АА.

- Какой процент животных данной популяции составляют гомозиготы АА?
- Какой процент животных данной популяции составляют гомозиготы ВВ?
- Какой процент животных являются гетерозиготными?
- Сколько животных имеют генотип ВВ?
- Сколько животных имеют генотип АВ?

262. У свиней кемеровской породы в системе групп крови F выявлено две аллели — F^a и F^b . Частота встречаемости генотипа F^aF^a равна 13%, генотипа F^bF^b — 41%. При обследовании групп крови учтено 146 голов.

- Определите в данном стаде частоту аллели F^b .
- Определите в данном стаде частоту аллели F^a .
- Определите возможную частоту гетерозиготного генотипа $F^{a/b}$.
- Сколько голов могли иметь генотип $F^{a/b}$?
- Сколько голов могли иметь генотип F^aF^a ?

263. У свиней беркширской породы в системе групп крови F выявлено две аллели — F^a и F^b . Частота встречаемости генотипа $F^{a/a}$ равна 63%, генотипа $F^{b/b}$ — 4%. При обследовании групп крови у свиней учтено 250 голов.

- Определите в данной популяции частоту аллели F^b .
- Определите частоту аллели F^a .
- Определите частоту гетерозиготного генотипа $F^{a/b}$.

- Сколько голов свиней могли иметь генотип F^{aa} ?
- Сколько голов свиней могли иметь генотип F^{Aa} ?

264. В выборке, состоящей из 84 000 растений ржи, 210 оказались альбиносами благодаря наличию в гомозиготном состоянии рецессивных генов gg .

- Определите частоту генотипов альбиносов в популяции.
- Какова частота рецессивного гена в популяции?
- Какова частота доминантного гена в популяции?
- Сколько в данной выборке будет гетерозиготных растений?
- Сколько в популяции будет гомозиготных доминантных растений ржи?

265. У крупного рогатого скота в состав молочного белка входит каппа-казеин (κ -Сп). В локусе κ -Сп известно 5 аллелей. Наибольшая частота характерна для аллелей А и В, которые наследуются по типу кодоминирования. В ряде стран начали вести отбор животных с аллелью В, обладающей высокой молочной продуктивностью.

В голштинской породе установлена концентрация аллели А — 0,7, В — 0,3. Учтено при обследовании 625 коров.

- Какова частота в популяции гомозиготного генотипа по аллели А?
- Какова частота гомозиготного генотипа по аллели В?
- Какова частота гетерозиготного генотипа АВ?
- Сколько животных в данной популяции гомозиготны по аллели В?
- Сколько животных в данной популяции будут гетерозиготными?

266. У крупного рогатого скота породы шортгорн генотип RR имеет красную масть, Rr — чалую и rr — белую. В этой породе было зарегистрировано 4169 красных животных, 3780 чалых и 756 белых.

- Какой процент животных в популяции будет рецессивными гомозиготами?
- Какова частота рецессивной аллели?
- Какова частота доминантной аллели?
- Какой процент гетерозиготных особей будет в данной популяции?
- Какова частота доминантной аллели в четвертом поколении данной панмиктической популяции?

267. Среди β -глобулинов сыворотки крови важную роль играют трансферрины, необходимые для построения молекулы гемоглобина. У большинства видов рыб трансферриновый локус Tf имеет две и более аллелей, которые наследуются по типу кодоминирования.

При обследовании лососей были обнаружены следующие типы Tf: AA — 1, AC — 14 и CC — 97.

- Какой процент рыб в данной популяции составляют особи генотипа CC?
- Какова частота генотипа Tf AA?
- Какова частота аллели Tf A?
- Какова частота аллели Tf C?
- Какова частота гетерозиготного генотипа в популяции?

268. Среди β -глобулинов сыворотки крови важную роль играют трансферрины, переносящие железо, необходимое для построения молекулы гемоглобина. У большинства видов рыб трансферриновый локус Tf имеет две и более аллелей, которые наследуются по типу кодоминирования.

При обследовании лососей реки Эдис (Америка) были обнаружены следующие типы Tf: AA — 22, AC — 56, CC — 43.

- Какой процент рыб в данной популяции имеют генотип AA?
- Какова частота генотипа AA Tf локуса?
- Какова частота аллели A Tf локуса?
- Какова частота аллели C Tf локуса?
- Какова частота гетерозиготного генотипа Tf AC?

269. У гречихи ярко-красная окраска растений полностью доминирует над зеленой. Гетерозиготы по данным генам имеют розовую окраску. В панмиктической популяции, состоящей из 840 растений, содержалось 42 ярко-красных.

- Сколько ярко-красных растений (%) в популяции?
- Какова частота доминантной аллели?
- Какова частота рецессивной аллели?
- Сколько рецессивных гомозигот (%) в данной популяции?
- Сколько гетерозиготных растений (%) содержится в данной популяции?

270. При обследовании ярославского скота племзавода «Горшиха» по типам β -лактоглобулина молока из 232 животных 24 имели β -лактоглобулин типа АА, 129 — АВ и 79 — ВВ. β -лактоглобулины наследуются по типу кодоминирования.

- Какой процент животных в данном стаде будет иметь генотип АА?
- Какова частота аллели А в данном стаде?
- Какова частота аллели В?
- Какой процент животных в стаде может иметь генотип АВ?
- Какова частота аллели А будет в четвертом поколении данной панмиктической популяции?

271. Популяция состоит из 60% особей с генотипом ММ и 40% — с генотипом мм.

- Определите в долях единицы частоту генотипа ММ.
- Определите в долях единицы частоту гетерозиготного генотипа Мм.
- Какова частота гена М в популяции?
- Какова частота гена м в популяции?
- Определите в долях единицы частоту рецессивного генотипа в популяции.

272. Трансферрины — белки, переносящие железо в организме. У большинства видов рыб трансферриновый локус Tf имеет две и более аллелей, которые наследуются по типу кодоминирования.

При обследовании трески в районах Норвегии были обнаружены следующие типы Tf: АА — 27, СС — 1409, АС — 373.

- Какой процент рыб в данной популяции имеет генотип АА?
- Какова частота генотипа Tf АА?
- Какова частота аллели TfА?
- Какова частота аллели TfС?
- Какова частота гетерозиготного генотипа АС?
- Если популяция находится в равновесии, какова будет концентрация аллели TfА в пятом поколении?

273. Две популяции имеют следующие генетические частоты: первая — $0,36AA + 0,48Aa + 0,16aa = 1$; вторая — $0,49AA + 0,42Aa + 0,09aa = 1$.

Определите:

- Частоту гена a в первой популяции.
- Частоту гена A в первой популяции.
- Частоту гена a во второй популяции.
- Частоту гена A во второй популяции.
- Каково будет соотношение генотипов в каждой популяции в следующем поколении при условии панмиксии?

274. Амилаза — фермент, расщепляющий крахмал. У крупного рогатого скота чаще всего встречается два типа этого фермента: B и C , которые контролируются двумя кодоминантными аутосомными генами Am^B и Am^C .

В стаде крупного рогатого скота было следующее распределение по типам: 58 особей типа BB , 216 — BC и 186 — CC .

- Какой процент особей BB имеется в стаде?
- Какова частота аллели Am^B в стаде?
- Какова частота гетерозиготного генотипа Am^BAm^C в стаде?
- Какой процент особей в стаде имеет генотип Am^CAm^C ?
- Какова частота аллели Am^C ?

275. У крупного рогатого скота костромской породы наиболее часто регистрируется рецессивная аномалия — укорочение нижней челюсти. Из 115 уценных животных у 6 установлено укорочение нижней челюсти.

- Какова частота встречаемости генотипа укороченной нижней челюсти в породе?
- Какова частота гена, отвечающего за укороченную челюсть?
- Какова частота встречаемости гетерозиготного генотипа в породе?
- Сколько животных являются носителями гена в гетерозиготном состоянии?
- Сколько абсолютно здоровых животных?

276. У клевера красного позднеспелость доминирует над скороспелостью и наследуется моногенно. У сорта Сиворицкий 16 при апробации установлено, что 9% растений являются скороспелыми.

- Определите частоту рецессивной аллели.
- Определите частоту доминантной аллели.

- Сколько растений (%) в данной популяции являются доминантными гомозиготами?
- Сколько растений (%) в данной популяции являются гетерозиготными?

277. У крупного рогатого скота наблюдается обусловленное аутосомным рецессивным геном наследственное заболевание — контрактура мышц, при котором конечности родившегося теленка согнуты в суставах и лишены подвижности. На одной из ферм из 376 родившихся телят за год было забито 9 в связи с контрактурой.

- Какой процент данной популяции составляют рецессивные гомозиготы?
- Какова частота рецессивной аллели в стаде?
- Какова частота доминантной аллели?
- Какой процент в данной популяции составляют доминантные гомозиготы?
- Какой процент животных являются носителями данной аномалии?

278. Гипоплазия — недоразвитие семенников, встречается у самцов разных видов сельскохозяйственных животных. Это аутосомно-рецессивная аномалия.

При обследовании комолого скота Северной Швеции из 766 голов у 7% быков обнаружена гипоплазия семенников.

- Какова частота в популяции генотипов, несущих гипоплазию семенников?
- Какова частота рецессивного гена?
- Какова частота гетерозиготного генотипа?
- Сколько быков имели гипоплазию семенников?
- Сколько быков были свободны от гипоплазии?

279. При обследовании семейств кемеровской породы свиней в генетической системе крови G было обнаружено 50 гомозиготных животных $G^{a/a}$, 19 — гомозиготных $G^{b/b}$ и 47 — гетерозиготных $G^{a/b}$.

- Какова частота генотипа $G^{b/b}$?
- Какова частота гена G^b ?
- Какова частота генотипа $G^{a/a}$?
- Какова частота гена G^a ?
- Какова частота гетерозиготного генотипа $G^{a/b}$?

280. У крупного рогатого скота разных пород в одном из локусов гормона роста известны две аллели — А и В

с разной частотой. Наследование идет по типу кодоминирования.

При обследовании 266 быков голштинской породы установлена частота аллели А — 0,91, В — 0,09.

Определите:

- Частоту генотипа АА в этом стаде.
- Частоту генотипа ВВ в стаде.
- Частоту гетерозиготного генотипа АВ.
- Число животных с генотипом АА.
- Число животных с генотипом ВВ.

281. У свиней в системе группы крови А имеется две аллели — А и а, которые наследуются по типу кодоминирования.

При обследовании свиней крупной белой породы учтено 256 маток, у которых частота аллели А в системе групп крови А равна 0,30, аллели а — 0,70.

- Определите частоту генотипа АА в данной популяции.
- Определите частоту генотипа аа в данной популяции.
- Определите частоту генотипа Аа в этой популяции.
- Сколько голов свиней имели генотип АА?
- Сколько голов свиней имели генотип Аа?

282. У грубошерстных овец, разводимых в горных районах Памира, в локусе Н_в известны две аллели — А и В, которые наследуются по типу кодоминирования.

Было учтено 286 животных. Частота аллели А равна 0,58, В — 0,42.

Определите:

- Частоту генотипа АА в данной популяции.
- Частоту генотипа ВВ в данной популяции.
- Частоту гетерозиготного генотипа АВ в популяции.
- Сколько овец могли иметь гетерозиготный генотип?
- Сколько овец имели генотип ВВ?

283. У костромской породы крупного рогатого скота встречается рецессивная аномалия мопсовидность — укорочение нижней и верхней челюстей. Из 565 обследованных голов мопсовидность установлена у 4%.

- Какова частота рецессивного генотипа в данной популяции?
- Какова частота рецессивного гена?
- Какова частота доминантного гена?

- Какова частота гетерозиготного генотипа в популяции?
- Сколько животных в данной популяции являются носителями гена мопсовидности в гетерозиготном состоянии?

284. При определении группы крови MN в популяции человека было установлено, что из 4200 обследованных 1218 человек имеют только антиген M, 882 — только антиген N и 2100 — оба антигена M и N. Наследование идет по типу кодоминирования.

- Какова частота генотипа MM в популяции?
- Какова частота аллели M в популяции?
- Какова частота генотипа NN в популяции?
- Какова частота аллели N в популяции?
- Какова частота генотипа MN в популяции?

285. У свиней в локусе гормона роста, который расположен в 12-й хромосоме, имеются две аллели — A и B. Особи генотипа BB по среднесуточным привесам превосходят свиней AB на 25 г, генотипа AA на 128 г.

У свиней породы дюрок частота гена A равна 0,28, гена B — 0,72. В популяции учтено 272 головы свиней породы дюрок.

Определите:

- Частоту генотипа AA в популяции.
- Частоту генотипа BB в популяции.
- Частоту гетерозиготного генотипа AB.
- Сколько голов в данной популяции имели генотип BB?
- Сколько свиней были гетерозиготными?

286. В высокопродуктивной голштинской породе крупного рогатого скота выявлена рецессивная мутация BLAD. Большинство телят с этой мутацией погибают в возрасте 3–7 месяцев.

В Дании было протестировано 1611 животных, из них 8 оказались гомозиготами по гену BLAD.

- Определить в популяции частоту гомозиготных генотипов по гену BLAD.
- Определить частоту рецессивного гена.
- Определить частоту гетерозиготного генотипа.
- Сколько животных в данной популяции были носителями гена BLAD в гетерозиготном состоянии?
- Сколько в популяции было здоровых животных, не несущих в генотипе мутации BLAD?

287. Взяты 4 растения гороха красно-цветковых гетерозиготных (Aa) и 1 красно-цветковое гомозиготное (AA). Горох — самоопылитель. Коэффициент размножения 4.

Определите:

- Структуру популяции в F_1 .
- Структуру популяции в F_4 .
- Что происходит с популяцией при инбридинге (сохранится ли она в равновесии или нет)?
- Исчезнут ли гетерозиготные особи в F_{10} ? Почему?

288. В хозяйствах Республики Карелия более тридцати лет проводилось поглотительное скрещивание коров и телок холмогорской породы с айрширскими быками. Холмогорский скот имеет черно-пеструю масть, айрширский — красно-пеструю. Допустим, что частота доминантного гена у холмогорского скота $pA = 0,3$, частота рецессивного гена $qa = 0,7$; у айрширского скота соответственно $pA = 0,6$, $qa = 0,4$.

При скрещивании холмогорок с айрширским быком рождаются помеси F_1 , которых впоследствии вновь осеменяют спермой айрширского быка, и так далее.

Определите:

- Структуру популяции холмогорского скота.
- Структуру популяции айрширского скота.
- Структуру популяции помесей F_1 .
- Частоту генов A и a у помесей F_1 .
- Что происходит с популяцией в дальнейшем (сохранится ли равновесие — да, нет)?

289. В одном из совхозов Республики Карелия проводилось вводное скрещивание между коровами айрширской породы и красно-пестрыми быками голштинской породы. Полученных помесей F_1 осеменяли спермой айрширских быков. Допустим, что частота доминантной аллели pA у айрширов 0,5, $qa = 0,5$; частота гена A у голштинов равна 0,8, $qa = 0,2$.

Определите:

- Структуру популяции айрширского скота.
- Структуру популяции голштинского скота.
- Структуру популяции помесей F_1 .
- Частоту генов A и a у помесей F_1 .
- Сохранится ли структура популяции в дальнейшем от скрещивания F_1 с айрширскими быками?

ИММУНОГЕНЕТИКА И БИОХИМИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ

Иммуногенетика — раздел генетики, изучающий закономерности наследования антигенной специфичности. Антигенные свойства крови, биохимический полиморфизм белков, ферментов крови и молока, яиц, семенной жидкости, слюны и других тканей являются предметом изучения этой науки. Группы крови и полиморфные белки не изменяются с возрастом и служат пожизненной генетической характеристикой особи. Поэтому они прямо или косвенно являются элементом отбора в племенной работе, т. е. генетическими маркерами.

Сегодня иммуногенетика — одна из интенсивно развивающихся наук, в арсенале которой методы иммунологии, молекулярной биологии и генетики.

Эти признаки используются при решении следующих вопросов для:

- 1) изучения причин динамики генотипической изменчивости в эволюции;
- 2) определения генетической структуры популяций, гетерогенности и изменчивости их при отборе пород и внутривидовых групп.
- 3) уточнения происхождения племенных животных, зиготности двоен;
- 4) построение генетических карт хромосом;
- 5) выявления связи с продуктивными качествами, ранней племенной оценкой животных, подбора гетерозисной сочетаемости, иммуногенетической совместимости;
- 6) выявления связи с резистентностью к заболеваниям.

ГРУППЫ КРОВИ

В пределах вида особи различаются по ряду биохимических генетически детерминированных признаков, которые могут быть выявлены иммуногенетически в виде систем антигенов.

Антигены представляют собой сложные биополимерные макромолекулы, которые накапливаются на стромах эритроцитов и соединяются с молекулами веществ оболочки. Структура и химический состав эритроцитарных

антигенов разнообразен и характерен для каждой особи вида. Биосинтез таких антигенов определяется действием генов. На поверхности антигена имеются активные участки, определяющие его специфичность.

Различия в групповой принадлежности крови определяются антигенами. Совокупность антигенов (факторов крови), контролируемых одним локусом, называют генетической системой групп крови, а сумму всех групп крови одной особи — типом крови. После рождения группы крови не изменяются и не зависят от условий кормления и содержания. Генетические системы групп крови и антигены обозначают прописными и строчными буквами латинского алфавита — А, В, С и т. д. (табл. 10). В связи с наличием большого количества антигенов буквы пишут со значками А', В', С' и с подстрочными индексами А₁, А₂ и т. д. Антигены некоторых систем наследуются в определенных комбинациях — феногруппах.

Число антигенов в феногруппе может быть различным. Системы групп крови и их антигенный состав у разных видов животных неодинаковы.

Таблица 10

Система групп крови крупного рогатого скота

Системы	Антигены
A	A ₁ , A ₂ , H, D ₁ , D ₂ , Z'
B	B ₁ , B ₂ , G ₁ , G ₂ , G ₃ , I ₁ , I ₂ , I ₃ , K, O ₁ , O ₂ , O ₃ , O ₄ , P ₁ , P ₂ , Q, T ₁ , T ₂ , Y ₁ , Y ₂ , A', A' ₁ , A' ₂ , B', D', E', E' ₁ , E' ₂ , E' ₃ , F', F', G', I', I' ₁ , J', J', K', O', P', P', O', A'', B'', G'', I''
C	C ₁ , C ₂ , E, X ₁ , X ₂ , R ₁ , R ₂ , W ₁ , W ₂ , C', L'
F-V	F (F ₁ , F ₂), V (V ₁ , V ₂ , V ₃)
J	J ₁ , J ₂
L	L
M	M ₁ , M ₂
S	S ₁ , S ₂ , S'', U ₁ , U ₂ , U', U'', H, H', H''.
Z	Z
R-S	R', S'
T	T
N'	N'
U	U

У крупного рогатого скота 13 систем групп крови и более 500 локусов. Сравнение животных по антигенным факторам крови позволило установить определенное сходство зубров, буйволов, зебу и яков с крупным рогатым скотом.

Иммуногенетические системы групп крови овец менее изучены, выявлено 16 систем с 89 аллелями групп крови (табл. 11).

Система групп крови овец

Таблица 11

Системы	Антигены
A	A ₁ , B ₁
B	B ₁ , B ₂ , B ₃ , B ₄ , B ₅ , B ₆ , B ₇ , B ₈
C	C ₁ , C ₂
D	D ₁
J	I, i
M	M ₁ , M ₂ , M ₃
R	R, O
X-Z	X, Z
con	con ^A , con ^B
F ₁₂	F ₁₂
F ₄₁	F ₄₁
Hel	Hel, hel
Y	Y, y
T	T, t
V	V, v
Pv	Pv, pv

Исследование групп крови в овцеводстве позволило выявить особенности генетической структуры пород. Сравнение частот аллелей разных локусов дало возможность обнаружить породные различия и внутривидовую дифференциацию популяций по генетической структуре.

У свиней выявлено 17 генетических систем, контролируемых более 80 эритроцитарных антигенов (табл. 12).

В свиноводстве с помощью эритроцитарных антигенов представляется возможным проводить оценку двух хряков на сочетаемость с одной маткой за один и тот же опрос. Для этого свиноматку осеменяют смешанной спермой

испытуемых хряков, а после получения приплода с помощью тестирования по антигенам устанавливают отцовство потомков.

Таблица 12

Система групп крови свиней

Системы	Антигены
A	A ₁ , A ₂ , A ₃ , A ₄
B	B ₁ , B ₂
C	C ₁ , C ₂ , C ₃
D	D ₁ , D ₂
E	E ₁ , E ₂ , E ₃ , E ₄ , E ₅ , E ₆ , E ₇ , E ₈ , E ₉ , E ₁₀ , E ₁₁ , E ₁₂ , E ₁₃ , E ₁₄ , E ₁₅ , E ₁₆ , E ₁₇ , E ₁₈ , E ₁₉ , E ₂₀ , E ₂₁ , E ₂₂ , E ₂₃ , E ₂₄ , E ₂₅ , E ₂₆ , E ₂₇ , E ₂₈ , E ₂₉ , E ₃₀ , E ₃₁ , E ₃₂ , E ₃₃ , E ₃₄ , E ₃₅ , E ₃₆ , E ₃₇ , E ₃₈ , E ₃₉ , E ₄₀ , E ₄₁ , E ₄₂ , E ₄₃ , E ₄₄ , E ₄₅ , E ₄₆ , E ₄₇ , E ₄₈ , E ₄₉ , E ₅₀ , E ₅₁ , E ₅₂ , E ₅₃ , E ₅₄ , E ₅₅ , E ₅₆ , E ₅₇ , E ₅₈ , E ₅₉ , E ₆₀ , E ₆₁ , E ₆₂ , E ₆₃ , E ₆₄ , E ₆₅ , E ₆₆ , E ₆₇ , E ₆₈ , E ₆₉ , E ₇₀ , E ₇₁ , E ₇₂ , E ₇₃ , E ₇₄ , E ₇₅ , E ₇₆ , E ₇₇ , E ₇₈ , E ₇₉ , E ₈₀ , E ₈₁ , E ₈₂ , E ₈₃ , E ₈₄ , E ₈₅ , E ₈₆ , E ₈₇ , E ₈₈ , E ₈₉ , E ₉₀ , E ₉₁ , E ₉₂ , E ₉₃ , E ₉₄ , E ₉₅ , E ₉₆ , E ₉₇ , E ₉₈ , E ₉₉ , E ₁₀₀
F	F ₁ , F ₂ , F ₃ , F ₄
G	G ₁ , G ₂ , G ₃ , G ₄
H	H ₁ , H ₂ , H ₃ , H ₄ , H ₅
I	I ₁ , I ₂
J	J ₁ , J ₂
KI	K ₁ , K ₂ , K ₃ , K ₄ , K ₅ , K ₆ , K ₇
L	L ₁ , L ₂ , L ₃ , L ₄ , L ₅ , L ₆ , L ₇ , L ₈ , L ₉ , L ₁₀ , L ₁₁ , L ₁₂ , L ₁₃ , L ₁₄ , L ₁₅ , L ₁₆ , L ₁₇ , L ₁₈ , L ₁₉ , L ₂₀ , L ₂₁ , L ₂₂ , L ₂₃ , L ₂₄ , L ₂₅ , L ₂₆ , L ₂₇ , L ₂₈ , L ₂₉ , L ₃₀ , L ₃₁ , L ₃₂ , L ₃₃ , L ₃₄ , L ₃₅ , L ₃₆ , L ₃₇ , L ₃₈ , L ₃₉ , L ₄₀ , L ₄₁ , L ₄₂ , L ₄₃ , L ₄₄ , L ₄₅ , L ₄₆ , L ₄₇ , L ₄₈ , L ₄₉ , L ₅₀ , L ₅₁ , L ₅₂ , L ₅₃ , L ₅₄ , L ₅₅ , L ₅₆ , L ₅₇ , L ₅₈ , L ₅₉ , L ₆₀ , L ₆₁ , L ₆₂ , L ₆₃ , L ₆₄ , L ₆₅ , L ₆₆ , L ₆₇ , L ₆₈ , L ₆₉ , L ₇₀ , L ₇₁ , L ₇₂ , L ₇₃ , L ₇₄ , L ₇₅ , L ₇₆ , L ₇₇ , L ₇₈ , L ₇₉ , L ₈₀ , L ₈₁ , L ₈₂ , L ₈₃ , L ₈₄ , L ₈₅ , L ₈₆ , L ₈₇ , L ₈₈ , L ₈₉ , L ₉₀ , L ₉₁ , L ₉₂ , L ₉₃ , L ₉₄ , L ₉₅ , L ₉₆ , L ₉₇ , L ₉₈ , L ₉₉ , L ₁₀₀
M	M ₁ , M ₂ , M ₃ , M ₄ , M ₅ , M ₆ , M ₇ , M ₈ , M ₉ , M ₁₀ , M ₁₁ , M ₁₂ , M ₁₃ , M ₁₄ , M ₁₅ , M ₁₆ , M ₁₇ , M ₁₈ , M ₁₉ , M ₂₀ , M ₂₁ , M ₂₂ , M ₂₃ , M ₂₄ , M ₂₅ , M ₂₆ , M ₂₇ , M ₂₈ , M ₂₉ , M ₃₀ , M ₃₁ , M ₃₂ , M ₃₃ , M ₃₄ , M ₃₅ , M ₃₆ , M ₃₇ , M ₃₈ , M ₃₉ , M ₄₀ , M ₄₁ , M ₄₂ , M ₄₃ , M ₄₄ , M ₄₅ , M ₄₆ , M ₄₇ , M ₄₈ , M ₄₉ , M ₅₀ , M ₅₁ , M ₅₂ , M ₅₃ , M ₅₄ , M ₅₅ , M ₅₆ , M ₅₇ , M ₅₈ , M ₅₉ , M ₆₀ , M ₆₁ , M ₆₂ , M ₆₃ , M ₆₄ , M ₆₅ , M ₆₆ , M ₆₇ , M ₆₈ , M ₆₉ , M ₇₀ , M ₇₁ , M ₇₂ , M ₇₃ , M ₇₄ , M ₇₅ , M ₇₆ , M ₇₇ , M ₇₈ , M ₇₉ , M ₈₀ , M ₈₁ , M ₈₂ , M ₈₃ , M ₈₄ , M ₈₅ , M ₈₆ , M ₈₇ , M ₈₈ , M ₈₉ , M ₉₀ , M ₉₁ , M ₉₂ , M ₉₃ , M ₉₄ , M ₉₅ , M ₉₆ , M ₉₇ , M ₉₈ , M ₉₉ , M ₁₀₀
N	N ₁ , N ₂ , N ₃
O	O ₁ , O ₂
P	P ₁ , P ₂
Q	Q ₁ , Q ₂

Группы крови лошадей обнаружены благодаря моноспецифическим реагентам. У лошадей установлено 9 систем групп крови. Локусы групп крови характеризуются большой генетической изменчивостью (табл. 13).

Таблица 13

Система групп крови лошадей

Системы	Антигены
A	A ₁ , A ₂ , A ₃ , A ₄ , A ₅ , A ₆ , A ₇ , A ₈
C	C ₁
D	D ₁ , D ₂ , D ₃ , D ₄ , D ₅ , D ₆ , D ₇ , D ₈ , D ₉ , D ₁₀ , D ₁₁ , D ₁₂ , D ₁₃ , D ₁₄ , D ₁₅ , D ₁₆ , D ₁₇ , D ₁₈ , D ₁₉ , D ₂₀ , D ₂₁ , D ₂₂ , D ₂₃ , D ₂₄ , D ₂₅ , D ₂₆ , D ₂₇ , D ₂₈ , D ₂₉ , D ₃₀ , D ₃₁ , D ₃₂ , D ₃₃ , D ₃₄ , D ₃₅ , D ₃₆ , D ₃₇ , D ₃₈ , D ₃₉ , D ₄₀ , D ₄₁ , D ₄₂ , D ₄₃ , D ₄₄ , D ₄₅ , D ₄₆ , D ₄₇ , D ₄₈ , D ₄₉ , D ₅₀ , D ₅₁ , D ₅₂ , D ₅₃ , D ₅₄ , D ₅₅ , D ₅₆ , D ₅₇ , D ₅₈ , D ₅₉ , D ₆₀ , D ₆₁ , D ₆₂ , D ₆₃ , D ₆₄ , D ₆₅ , D ₆₆ , D ₆₇ , D ₆₈ , D ₆₉ , D ₇₀ , D ₇₁ , D ₇₂ , D ₇₃ , D ₇₄ , D ₇₅ , D ₇₆ , D ₇₇ , D ₇₈ , D ₇₉ , D ₈₀ , D ₈₁ , D ₈₂ , D ₈₃ , D ₈₄ , D ₈₅ , D ₈₆ , D ₈₇ , D ₈₈ , D ₈₉ , D ₉₀ , D ₉₁ , D ₉₂ , D ₉₃ , D ₉₄ , D ₉₅ , D ₉₆ , D ₉₇ , D ₉₈ , D ₉₉ , D ₁₀₀
K	K ₁
P	P ₁ , P ₂ , P ₃

Продолжение табл. 13

Системы	Антигены
Q	Q _a , Q _b , Q _c
U	U _a
S _a	S _a
T	T _a

Установлены существенные различия между породами лошадей как по аллельному составу локусов, так и по генотипам. Лошади одной и той же породы, но происходящие из разных стран и географических зон, имели значительное несходство по генетическому профилю групп крови.

Изучение групп крови у птиц было начато позднее, чем у других видов животных. Установлено 14 генетических систем групп крови, включающих 95 аллелей. Генетическую систему групп крови птиц используют для установления генетической структуры популяции, породы, а также для того, чтобы проследить влияние отбора на процессы, происходящие в данном стаде.

Эритроцитные антигены и группы крови были изучены у ряда других животных: кроликов, верблюдов, собак, хорьков, северных оленей, уток, рыб, индеек.

Системы групп крови подразделяются на простые и сложные, закрытые и открытые. Простые имеют две аллели, сложные соответственно больше, такие антигены образуют комплексные группы. У крупного рогатого скота наиболее простые системы J, L, N и Z, генотипически они могут быть представлены в виде трех возможных комбинаций: гомозиготы (доминантные и рецессивные) и гетерозиготы. Отсутствие реакции гемолиза указывает на отсутствие антигена (рецессивный аллель).

В сложных системах антигенные факторы контролируются несколькими тесно сцепленными аллелями. Так, антигенные факторы B, G, K у крупного рогатого скота могут быть в следующих комбинациях: BGK, BG, B, G. В феногруппу может входить до 10 аллелей. Поэтому такие феногруппы для простоты кодируются. Так, феногруппу BGK02Y1A'B'E'G'K'O'Y' обозначают B28. Тип крови может быть выражен фенотипически или генотипически. Фенотипическое выражение представляет собой за-

пись антигенных факторов по системам крови, т. е. А, В, С, Д и т. д. Аллель группы крови BO_1U_2D' системы В обозначается как B^{pou2d} . Феногруппа Ев Ed Eg, в этом случае аллель записывается как E^{sg} .

Закрытые системы отличаются тем, что генотипы животных можно выявить по антигенам эритроцитов. Открытые системы — это системы групп крови, при которых генотип животного можно установить по фенотипу только у некоторых гомозигот.

У всех видов животных большинство аллелей генетических систем групп крови наследуется по типу кодоминирования, т. е. в гетерозиготе проявляются обе аллели. Локусы групп крови локализованы в аутосомах. В связи с этим возможен анализ частоты аллелей разных локусов в популяции во времени, что является главным инструментом для описания их генетической структуры.

К сложным системам у крупного рогатого скота кроме В-системы относят А, С и S, у свиней — E, L и M, у овец — А, В, С, у лошадей — А, D. Система В у крупного рогатого скота, включающая более 40 антигенов, в различных комбинациях образует более 500 групп крови, каждая из которых включает от 1 до 8 факторов.

По всем системам у крупного рогатого скота более 15 000 сочетаний групп крови. Группа крови может состоять из одного или нескольких факторов. Поэтому в иммунологии сельскохозяйственных животных понятие группы крови отличается несколько от принятого в медицине.

У одного животного в каждом локусе может быть две аллели, соответствующие числу гомологичных хромосом и которые наследуются как простые менделеевские признаки. Генотип по определенной системе групп крови обозначают через косую черту (А/А).

При попадании чужеродного антигена в кровь другого животного образуются антитела. Взаимодействие между антигенами и антителами протекает в виде реакции гемолиза или агглютинации.

При смешивании эритроцитов одного животного с сывороткой крови другого животного, в которой имеется антитело хотя бы против одного из антигенов, находящихся на этих эритроцитах, антиген связывается с антителом. Происходит разрушение оболочки эритроцитов, т. е. ге-

молиз с выходом гемоглобина из разрушенных эритроцитов и окрашивание в красный цвет.

Такая реакция называется гемолитическим тестом. Наличие гемоллиза свидетельствует о том, что данное антитело прореагировало со своим антигеном. Следовательно, на эритроцитах имеется этот антиген. Если гемоллиза нет, эритроциты не содержат данного антигена. Определение групп крови проводят с помощью реагентов — моноспецифических (серологических) сывороток. Стандартные сыворотки поступают в западных ампулах, помеченных этикеткой. Список сывороток для определения групп крови постоянно расширяется. Для анализа используют венозную кровь, а именно суспензию эритроцитов.

У крупного рогатого скота и овец группы крови определяют реакцией гемоллиза. У кур, свиней, лошадей, кроликов в результате реакции антиген — антитело происходит реакция агглютинации (склеивания эритроцитов). Результаты тестов оценивают по 4–5-балльной системе.

Во всех случаях проявляется высокая специфичность реакций, что дает возможность проводить анализ групп крови с большой точностью.

БИОХИМИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ БЕЛКОВ

Один и тот же ген у животных часто встречается в виде серии аллелей — множественного аллелизма. У многих видов доля таких генов достигает 25–50%. Некоторые гены наследуются сцепленно, локализованы в аутосомах.

В связи с кодоминантным типом наследования биохимических систем фенотип животного соответствует его генотипу. Поэтому фенотип по гемоглобину А можно записать НвА или НвАА (НвАНвА), по АВ — НвАВ или НвАНвВ.

Генетически детерминированные варианты сывороточных белков, по которым различают особей одного вида, называют аллотипами.

Основными методами изучения полиморфизма белков и ферментов являются электрофорез в крахмальном, полиакриламидном геле, иммуноэлектрофорез, молекулярно-генетические приемы.

Белки находятся в растворе в виде частиц, несущих определенный электрический заряд. Под действием электр-

трического пола они перемещаются к катоду или аноду. Скорость движения пропорциональна заряду белка и молекулярной массе. Гели функционируют как молекулярные сита.

У сельскохозяйственных животных изучено более 150 полиморфных локусов белков крови, молока, тканей.

Таблица 14

Полиморфные системы у разных видов
сельскохозяйственных животных

Система	Символ локуса	Число аллелей				
		Крупный рогатый скот	Свиньи	Овцы	Лошади	Куры
Гемоглобин	Hb(hb)	10	—	5	2	2
Альбумин	ALB(Alb)	7	3	7	3	3
Трансферрин	Tf(Tf)	12	9	13	10	4
Церулоплазмин	Cp(Cp)	3	3	—	—	—
Эстераза	ESD(Es)	2	2	3	6	3
Лактоглобулин бета	LGB(B-Lg)	8	—	2	—	—
Альфа-казеин	KASA I	6	—	—	—	—
Казеин каппа	KASK	6	—	—	—	—
Казеин гамма	KASG	4	—	—	—	—

Для анализа используют сыворотку крови или пробы молока.

Пластинки геля, на которых проведен электрофорез, называются фореграммами. После окрашивания фореграмм идентифицируют аллели изучаемых образцов. Полосы (зоны) аллелей располагаются от катода к аноду по убывающей скорости движения белка в геле.

Каждый аллель является менделирующей единицей. Белки, контролируемые разными аллелями, разделены пространственно. Поэтому по распределению зон можно записать генотип в виде генетической формулы, пользуясь уже имеющимися каталогами генотипов аллельных блоков данного белка.

Закономерности наследования полиморфных белков и использование их для уточнения происхождения животных такие же, что и для групп крови.

РЕШЕНИЕ ТИПОВЫХ ЗАДАЧ

Одна из основных областей практического применения групп крови — иммуногенетический контроль происхождения животных, который может быть дополнен полиморфными системами белков.

При этом руководствуются следующими правилами наследования:

- каждое животное наследует по одному из двух аллелей от матери и отца в каждой системе групп крови;
- животное с антигенами групп крови, не обнаруженных хотя бы у одного из родителей, не может быть потомком гомозиготного животного с противоположным антигеном.

Эти же закономерности проявляются при наследовании полиморфных белков.

Контроль по группам крови и белкам основывается на принципе исключения. Аллели, имеющиеся у потомков, должны быть обязательно у одного или обоих родителей. При установлении происхождения надо выявить генотипы родителей и потомков. В некоторых системах (F-V, R'-S' у крупного рогатого скота) генотип определяется непосредственно по фенотипу.

Занятие по теме «Использование групп крови и полиморфных белков в селекции животных»

Цель занятия: по результатам иммунологических тестов и электрофореза сывороточных белков научиться определять генотипы потомков и родителей с целью уточнения их происхождения.

Вопросы для контроля

1. Что такое генетическая система групп крови, тип крови, феногруппа?
2. Особенности наследования групп крови.
3. Как определяются группы крови у животных?
4. Значение групп крови для селекции.
5. Что лежит в основе генетического полиморфизма?
6. Полиморфные белки и их роль в организме.
7. Значение для селекции биохимического полиморфизма.
8. Использование антигенных факторов крови в уточнении происхождения животных.

Задания

290. Уточнить отцовство у потомков шведских быков от выбывших матерей по полиморфным белкам: гемоглобину (Hb), трансферрину (Tf) и карбоангидразе (Ca).

Семейные отношения	Полиморфные белки		
	Hb	Tf	Ca
Отец 716	A/B	D/E	F/S
Потомок 78	B/A	E/A	S/S
Потомок 250	A/B	D/A	F/F
Отец 333	A/B	D/A	F/S
Потомок 328	A/B	D/E	F/F
Потомок 256	A/B	A/D	S/S

Определить вероятного отца.

291. Определить достоверность записи отцов у потомков выбывших матерей.

Семейные отношения	Системы группы крови					
	A	B	C	E-V	L	S
Отец 2352	-/-	A'B'/G ₁ A'	W/W	F/F	-/-	H'/H'
Потомок 4099	-/A ₁	A ₁ JG'/O ₁ J'	CEW/EWL'	F/F	-/-	H'/H ^v '
Отец 3866	A ₁ /-	GJ ₁ /O ₁ QA ₁ 'E ₁ 'F ₁ 'J'	C ₁ EW/WX ₁	F/F	L/-	H ⁿ "/H'
Потомок	-/-	GJ ₁ /J ₁ G	WX ₁ /EWL'	F/V	L/-	H'/H ⁿ "

292. На основе гемолитического теста образцов крови определить зиготность двоен от коровы черно-пестрой породы.

Пол и номер	Степень гемолиза в баллах в системах групп крови									
	A	B					C	F-V		Z
	A ₂	B	O ₁	Y ₂	D'	J'	W	F	V	Z
Бычок 5	4	4					4	4		4
Бычок 6	4	4					4	4		4
Телочка 10	4		4	4	4			4		
Телочка 11	4		4	4		4		4	4	4

293. Определить вероятного отца по данным серологического теста.

Семейные отношения	Системы групп крови					
	A	B	C	F-V	J	S
Бык 1074	-/-	O ₁ T ₁ E ₂ F'K'/A'O'	C ₁ /C	F/F	-/-	SH'/S
Бык 1097	A ₁ /-	E ₂ G'G''/b	WX ₂ /c	F/F	-/-	O'/S
Мать 5670	A ₂ /-	O'/b	C ₁ L'/c	F/V	J/	H'/
Потомок 158	-/A ₁	E ₂ G'G''/b	C ₁ L'/c	F/V	J/	U'/H'

294. В племобъединение поступили быки, записанные в родословной как потомки производителя 209 от разных матерей. В результате иммуногенетической проверки установили следующие генотипы быков в системе В групп крови:

Производитель 209 GOY/BQK'E₂I'

Потомки:

1217 — OY₂D'G'/GOY

1615 — J'G'/BQK'E₂J'

1421 — GE₃F'O'/OJ₂D'G'

214 — GOY/O₁T₃F'K

224 — BQK'E₂J'/O₁J₂D'G'

321 — GE₃F'O'/O₁J₂D'G'

Для каких быков происхождение от производителя 209 исключается?

295. С целью проверки происхождения потомков высокопродуктивных производителей проведено иммуноге-

нетическое исследование бычков, их матерей и производителей.

Семейные отношения	Системы групп крови					
	А	В	С	F-V	J	S
Производители						
6575	A ₁ /D ₁	O ₁ TE ₁ F'K'	C ₁ W/W	F/F	-/-	H ₁ /-
6302	D ₁ /D ₁	O ₁ Y ₁ D'G'/GE ₁ F'O'	C ₁ R ₁ /WX	F/F	L/-	SH'/H'
Мать 5931	D ₁ /D ₁	DGKE ₁ O'/O'	C ₁ /W	F/V	L/-	SH'/-
Потомок 7313	D ₁ /D ₁	J ₁ Y ₁ /DGKE ₁ O'	C ₁ W/W	F/V	L/-	H'/-
Мать 4364	D ₁ /D ₁	-/-	R ₁ /WX ₁	F/V	L/L	SH'/-
Потомок 604	D ₁ /D ₁	O ₁ Y ₁ D'G'/-	C ₁ R ₁ /WX ₁	F/V	L/-	H'/-
Мать 6000	A ₁ /D ₁	J'G'/O ₁ TY ₁ E ₁ F'	C ₁ /W	F/F	-/-	S/S
Потомок 772	D ₁ /D ₁	BQT/J'G'	C ₁ R/C ₁	F/F	L/-	S/S

Соответствует ли происхождение потомков сведениям, записанным в их родословных?

296. Свиноматка 8 крупной белой породы осеменена спермой трех хряков. По результатам иммунологического контроля родителей и потомства определите:

- отцовство для каждого поросенка;
- могут ли по исследованным антигенам быть достоверно установлены отцы всех поросят.

Семейные отношения	Антигены				
	А	Ка	Кб	Мс	Ла
Матка КБ-8	-	-	-	-	-
Хряк 543	+	-	-	+	-
Хряк 341	-	+	-	+	+
Хряк 1442	-	+	+	-	-
Поросянок					
59	-	+	-	-	+
63	-	-	-	-	-
55	-	+	+	-	-

Продолжение табл.

Семейные отпошения	Антигены				
	A	Ka	Kb	Mc	La
76	-	+	-	-	-
72	+	-	-	+	-
74	-	-	+	-	-

297. У свиней система групп крови В представлена двумя кодоминантными аллелями. Аллель V^a обуславливает образование антигена V_a , а аллель V^b — антигена V_b . Установите генотип и фенотип потомков, если:

- генотипы родителей V^a/V^a и V^b/V^b ;
- V^a/V^a и V^a/V^b ;
- V^a/V^b и V^a/V^a .

298. У кур система групп крови С представлена четырьмя аллелями — C^1 , C^2 , C^3 , C^4 , которые обуславливают антигены C^1 , C^2 , C^3 и C^4 . Определите генотипы потомства, если генотипы родителей C^1/C^2 и C^3/C^4 .

299. При иммунологическом исследовании у кур обнаружен антиген C^1 системы групп крови С, антигены C^2 , C^3 , C^4 отсутствуют. У петуха обнаружен только антиген C^4 . Ожидается ли в первом поколении расщепление по системе групп крови С?

300. К свиноматке были прикреплены два хряка. Матка была осеменена одним из них, но из-за неточности записи в журнале осеменений возникло сомнение, кто является отцом поросят. Иммунологический анализ поросят, матки и предполагаемых отцов дал следующие результаты.

Семейные отпошения	Антигены							
	Aa	Ea	Ep	Ec	Ef	Gb	Fa	Ka
Матка 768	-	+	-	-	-	-	+	-
Хряк 297	-	-	-	+	+	-	-	-
Хряк 543	+	-	-	+	+	+	-	-
Поросянок								-
1888	+	+	-		+	+	-	-
1897	+	+	-	-	-	+	+	-
1899	+	+	-	-	-	+	+	-

Какой хряк является отцом поросят?

301. Известны генотипы антигенного состава групп крови матки, двух хряков — предполагаемых производителей и поросят.

Семейные отношения	Системы групп крови				
Поросенок	E^{m1}/E^{m2}	F^+/F^+	G^+/G^b	H^+/H^-	K^+/K^-
Матка	E^{m1}/E^{m2}	F^+/F^-	G^b/G^b	H^+/H^+	K^+/K^b
Хряк 1	E^{m2}/E^{m1}	F^-/F^-	G^b/G^b	H^b/H^b	K^b/K^b
Хряк 2	E^{m2}/E^{m1}	F^+/F^-	G^+/G^b	H^-/H^-	K^+/K^-

Установите, какой из двух хряков является отцом поросенка.

302. При исследовании 150 потомков двух баранов-производителей 145 и 520 от овец каракульской породы в сыворотке крови обнаружено 6 фенотипов амилазы:

$$\begin{aligned} \text{AtAA} &= 3, \text{AtAB} = 15, \text{AtAC} = 9, \text{AtBB} = 27, \\ \text{AtBC} &= 66, \text{AtCC} = 30. \end{aligned}$$

Баран 145 имел генотип AtAB, баран 520 — AtCC. Можно ли определить, сколько потомков было от барана 145, а сколько от барана 520?

СПИСОК РЕКОМЕНДОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. Бакай, А. В. Молекулярные, цитогенетические, иммуногенетические, популяционно-статистические методы генетического анализа: сборник задач / А. В. Бакай, А. П. Храмов, Ф. Р. Бакай. — Ч. I. — М.: МГАВМ и Б, 1998.
2. Бакай, А. В. Практикум по генетике / А. В. Бакай, И. И. Кочиш, Г. Г. Скрипниченко, Ф. Р. Бакай. — М.: КолосС, 2010. — 301 с.
3. Бакай, А. В. Генетика / А. В. Бакай, И. И. Кочиш, Г. Г. Скрипниченко. — М.: Колос, 2007.
4. Инге-Вечтомов, С. Г. Генетика с основами селекции. — СПб.: Изд-во Н-Л, 2015.
5. Меркурьева, Е. К. Генетика / Е. К. Меркурьева, З. В. Абрамова, А. В. Бакай, И. И. Кочиш. — М.: Агропромиздат, 1991.
6. Петухов, В. Л. Генетика / В. Л. Петухов, С. Ж. Короткевич, С. Ж. Стамбеков, А. И. Жигачев, А. В. Бакай. — Новосибирск: Сем-ГПИ, 2007.
7. Пухальский, В. А. Введение в генетику. — М.: Инфра, 2014. — 220 с.

Дополнительная

1. Алексеевич, Л. А. Генетика одомашненных животных / Л. А. Алексеевич, Л. В. Барабанникова, И. Л. Суллер. — СПб.: Ломоносов, 2000.
2. Ватти, К. В. Руководство к практическим занятиям по генетике / К. В. Ватти, М. М. Тихомирова. — М.: Просвещение, 1972.
3. Ильина, Е. Д. Основы генетики и селекции пушных зверей / Е. Д. Ильина, Г. А. Кузнецов. — М.: Колос, 1969.
4. Кирпичников, В. С. Генетика и селекция рыб. — Л.: Наука, 1987.
5. Коновалов, Ю. Б. Частная селекция полевых культур / Ю. Б. Коновалов, Л. И. Долгодворова. — М.: Агропромиздат, 1990.
6. Максимов, Г. В. Сборник задач по генетике / Г. В. Максимов, В. Н. Василенко, О. И. Кононенко, А. Г. Максимов, В. Г. Максимов. — М.: Вузовская книга, 2016.
7. Ларцева, С. Х. Практикум по генетике / С. Х. Ларцева, М. К. Муксинов. — М.: Агропромиздат, 1985.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА 1. ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ	5
КЛЕТКА И ЕЕ ОРГАНОИДЫ	5
<i>Занятие по теме «Морфология хромосом и кариотип»</i>	14
<i>Вопросы для контроля</i>	14
МИТОЗ	15
<i>Занятие по теме «Митоз»</i>	17
<i>Вопросы для контроля</i>	17
ПЕРЕДАЧА НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИНФОРМАЦИИ ПРИ РАЗМНОЖЕНИИ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК. МЕЙОЗ	19
<i>Занятие по теме «Мейоз»</i>	22
<i>Вопросы для контроля</i>	22
ГАМЕТОГЕНЕЗ У ЖИВОТНЫХ	24
ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У ЖИВОТНЫХ	26
СПОРОГЕНЕЗ, ГАМЕТОГЕНЕЗ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У РАСТЕНИЙ	27
<i>Занятия по теме «Гаметогенез и оплодотворение»</i>	28
<i>Вопросы для контроля</i>	29
ГЛАВА 2. ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ ПРИ ПОЛОВОМ РАЗМНОЖЕНИИ	30
МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ	30
АНАЛИЗИРУЮЩЕЕ СКРЕЩИВАНИЕ	32
РЕЦИПРОКНЫЕ СКРЕЩИВАНИЯ	32
ТИПЫ ДОМИНИРОВАНИЯ	33
ПЛЕЙОТРОПНЫЙ ЭФФЕКТ ДЕЙСТВИЯ ГЕНА	34
СТАТИСТИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА РЕЗУЛЬТАТОВ ГИБРИДОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА — МЕТОД χ^2	35
<i>Занятие по теме «Наследование при моногибридном скрещивании»</i>	37
<i>Вопросы для контроля</i>	38
<i>Задания</i>	38

ДИГИБРИДНОЕ И ПОЛИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ	52
Занятие по теме «Наследование при дигибридном и полигибридном скрещивании»	57
Вопросы для контроля	57
Задания	57
ТИПЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ НЕАЛЛЕЛЬНЫХ ГЕНОВ	71
Занятие по теме «Изучение наследования признаков при комплементарности, эпистазе и полимерии»	79
Вопросы для контроля	79
Задания	79
ГЛАВА 3. ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ	95
СЦЕПЛЕННОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ	95
КРОССИНГОВЕР	97
ГЕНЕТИЧЕСКИЕ КАРТЫ ХРОМОСОМ	100
НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ, СЦЕПЛЕННЫХ С ПОЛОМ ...	104
Занятие по теме «Хромосомная теория наследственности»	107
Вопросы для контроля	107
Задания	107
ГЛАВА 4. МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ	133
СТРОЕНИЕ, СВОЙСТВА И ФУНКЦИИ ДНК	134
РЕПЛИКАЦИЯ МОЛЕКУЛЫ ДНК	137
ТРАНСКРИПЦИЯ	139
СИНТЕЗ БЕЛКА. ТРАНСЛЯЦИЯ	141
ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОД	143
Занятие по теме «Моделирование биосинтеза белка в клетке»	146
Вопросы для контроля	146
Задания	147
ГЛАВА 5. ИЗМЕНЧИВОСТЬ	160
НЕНАСЛЕДСТВЕННАЯ, ИЛИ МОДИФИКАЦИОННАЯ, ИЗМЕНЧИВОСТЬ	160
НАСЛЕДСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ	162
МУТАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ	162

<i>Занятие по теме «Наследственная изменчивость»</i>	167
<i>Вопросы для контроля</i>	167
<i>Задания</i>	168
Полиплоидия	177
<i>Занятие по теме «Особенности образования половых клеток и наследования у полиплоидов»</i>	182
<i>Задания</i>	182
ГЛАВА 6. ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ	186
ЗАКОН ХАРДИ — ВАЙНБЕРГА	187
ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ГЕНЕТИЧЕСКУЮ СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИИ	189
<i>Изменение структуры популяции при отсутствии свободного спаривания</i>	191
<i>Изменение структуры популяции при скрещивании</i>	193
МЕТОДИКА НАХОЖДЕНИЯ ЧАСТОТ ФЕНОТИПОВ, АЛЛЕЛЕЙ, ГЕНОТИПОВ В ПАНМИКТИЧЕСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ И ПРИ ОТБОРЕ	194
<i>Занятие по теме «Определение генетической структуры популяции»</i>	196
<i>Вопросы для контроля</i>	197
<i>Задания</i>	197
ГЛАВА 7. ИММУНОГЕНЕТИКА И БИОХИМИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ	208
ГРУППЫ КРОВИ	208
БИОХИМИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ БЕЛКОВ	214
РЕШЕНИЕ ТИПОВЫХ ЗАДАЧ	216
<i>Занятие по теме «Использование групп крови и полиморфных белков в селекции животных»</i>	216
<i>Вопросы для контроля</i>	217
<i>Задания</i>	217
СПИСОК РЕКОМЕНДОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	222

*Екатерина Петровна КАРМАНОВА,
Анатолий Ефремович БОЛГОВ,
Валентина Ивановна МИТЮТЬКО*

**ПРАКТИКУМ ПО ГЕНЕТИКЕ
УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ**

Издание второе, стереотипное

Зав. редакцией ветеринарной
и сельскохозяйственной литературы *Т. В. Карпенко*

ЛР № 065466 от 21.10.97
Гигиенический сертификат 78.01.10.953.П.1028
от 14.04.2016 г., выдан ЦГСЭН в СПб

Издательство «ЛАНЬ»
lan@lanbook.ru; www.lanbook.com
196105, Санкт-Петербург, пр. Юрия Гагарина, д. 1, лит. А
Тел./факс: (812) 336-25-09, 412-92-72
Бесплатный звонок по России: 8-800-700-40-71

Подписано в печать 02.03.21.
Бумага офсетная. Гарнитура Школьная. Формат 84×108^{1/32}.
Печать офсетная. Усл. п. л. 11,97. Тираж 30 экз.

Заказ № 266-21.

Отпечатано в полном соответствии
с качеством предоставленного оригинал-макета
в АО «Т8 Издательские Технологии».
109316, г. Москва, Волгоградский пр., д. 42, к. 5.

ГДЕ КУПИТЬ

ДЛЯ ОРГАНИЗАЦИЙ:

Для того, чтобы заказать необходимые Вам книги,
достаточно обратиться в любую из торговых компаний
Издательского Дома «ЛАНЬ»:

по России и зарубежью

«ЛАНЬ-ТРЕЙД»

РФ, 196105, Санкт-Петербург, пр. Ю. Гагарина, 1

тел.: (812) 412-85-78, 412-14-45, 412-85-82

тел./факс: (812) 412-54-93

e-mail: trade@lanbook.ru

ICQ: 446-869-967

www.lanbook.com

пункт меню «Где купить»

раздел «Прайс-листы, каталоги»

в Москве и в Московской области

«ЛАНЬ-ПРЕСС»

109387, Москва, ул. Летняя, д. 6

тел.: (499) 722-72-30, (495) 647-40-77

e-mail: lanpress@lanbook.ru

в Краснодаре и в Краснодарском крае

«ЛАНЬ-ЮГ»

350901, Краснодар, ул. Жлобы, д. 1/1

тел.: (861) 274-10-35

e-mail: lankrd98@mail.ru

ДЛЯ РОЗНИЧНЫХ ПОКУПАТЕЛЕЙ:

интернет-магазин

Издательство «Лань»: <http://www.lanbook.com>

магазин электронных книг

Global F5

<http://globalf5.com/>

Издательство
«ЛАНЬ» ЛАНЬ®



предлагает
учебную литературу
для высшей школы
по направлениям

**ВЕТЕРИНАРИЯ, ЗООТЕХНИЯ,
СЕЛЬСКОЕ, ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО
И ЛЕСОИНЖЕНЕРНОЕ ДЕЛО.**

Большинство наших книг
рекомендовано Министерством
сельского хозяйства РФ,
Министерством образования и науки РФ
и соответствующими
учебно-методическими
объединениями.

Наши адреса и телефоны:

РФ, 196105, Санкт-Петербург, пр. Ю. Гагарина, 1
(812) 412-92-72, 336-25-09

www.lanbook.com

