

Министерство сельского хозяйства РФ  
Федеральное государственное образовательное учреждение  
высшего профессионального образования  
«Мичуринский государственный аграрный университет»

---

УТВЕРЖДЕНО  
протокол №  
методической комиссии

**Н.С.Самигуллина, И.Б.Кирина**

# ***ПРАКТИКУМ ПО ГЕНЕТИКЕ***

Мичуринск – наукоград РФ  
2008

УДК 57.5 (076)  
ББК 28.04я13  
С 17

*Рецензенты:*

академик РАН, доктор сельскохозяйственных наук, профессор  
**Н. И. Савельев** (директор ВНИИГиСПР);  
доктор сельскохозяйственных наук, профессор МГПИ  
**А.В. Верзилин**;  
кандидат сельскохозяйственных наук, доцент  
**М.И. Соломатин** (кафедра овощеводства МичГАУ)

**Самигуллина Н.С.**

Практикум по генетике: Учебное пособие. /Н.С. Самигуллина, И.Б. Кирина  
– Мичуринск: Изд-во МичГАУ, 2007. – с.

*В практикуме последовательно, в соответствии с требованиями Государственного образовательного стандарта изложены методики работы с микроскопом в цитогенетических работах; методики приготовления постоянных, временных препаратов с учетом возможностей по объему часов и необходимых материалов, оборудования. Для практического освоения закономерностей наследования, основ молекулярной, популяционной генетики; методов генетики позволяющих создавать новые сорта и гибриды по каждой теме рекомендуются задачи, в которые введены вопросы с элементами проблемности и УИРС. Для систематического контроля и самостоятельной работы предлагаются тесты, дается краткий словарь генетических терминов. Практикум рекомендуется для преподавателей, аспирантов, студентов высших учебных заведений по агрономическим специальностям.*

©Издательство Мичуринского государственного аграрного университета, 2008

## Содержание

### Введение

#### Раздел I. Цитологические основы наследственности

Тема 1. Особенности техники микроскопирования в цитогенетических исследованиях. Работа с микроскопом и вспомогательными к нему приборами

Тема 2. Методика приготовления постоянных микротомных препаратов

Тема 3. Самостоятельная работа по составлению календарного плана приготовления постоянных препаратов

Тема 4. Методика приготовления временных «давленных» препаратов

4.1. Деление клеток (митоз, мейоз)

4.2. Микроспорогенез, макроспорогенез. Гаметогенез.

Тема 5. Опыление, оплодотворение

Тема 6. Определение жизнеспособности пыльцы и ее фертильности

Тема 7. Люминисцентный метод определения жизнеспособности пыльцы

#### Раздел II. Закономерности наследования признаков при внутривидовой гибридизации

Тема 1. Решение задач на моногибридное скрещивание

Тема 2. Решение задач на дигибридное скрещивание

Тема 3. Тригибридное скрещивание

Тема 4. Понятие о пенетрантности и экспрессивности

Тема 5. Генетический анализ гибридного потомства  $F_2$  с вычислением критерия  $\chi^2$

#### Раздел III. Наследование признаков при взаимодействии генов

Тема 1. Решение задач на комплементарное и эпистатическое взаимодействие

Тема 2. Решение задач на полимерное взаимодействие генов

#### Раздел IV. Сцепленное наследование признаков

Тема 1. Решение задач на полное и неполное сцепление генов (простой перекрест)

Тема 2. Решение задач на двойной и множественный перекрест. Составление генетических карт хромосом

Тема 3. Наследование признаков, сцепленных с полом.

#### Раздел V. Решение задач на молекулярные основы наследственности

## **Раздел VI. Изменчивость**

Тема 1. Решение задач на множественный аллелизм

Тема 2. Изучение постоянных препаратов хромосомных перестроек и мутаций мухи дрозофилы

Тема 3. Решение задач на полиплоидию

Тема 4. Решение задач на гетерозис

Тема 5. Решение задач на цитоплазматическую мужскую стерильность (ЦМС)

## **Раздел VII. Генетические процессы в популяциях**

Тема 1. Генетическая структура популяций

Тема 2. Генетическая динамика популяций. Вычисление коэффициента отбора

### **Тесты самоконтроля**

**Тестирование по первому модулю «Цитологические основы наследственности, Менделизм, неоменделизм»**

**Тестирование по второму модулю «Хромосомная теория наследственности»**

**Тестирование по третьему модулю «Молекулярные основы наследственности»**

**Тесты для выходного контроля с целью выявления уровня знаний студентов по дисциплине генетика**

**Краткий словарь терминов**

**Список литературы**

## ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время мы вправе генетику определять как – основу современной биологии, так как установленные закономерности наследственности и изменчивости справедливы для всех организмов, а методы генетики приемлемы к любым биологическим исследованиям. Генетика – наука о наследственности и изменчивости организмов.

Наследственность – свойство родительских особей передавать в следующее поколение сходные с родителями признаками и особенности развития.

Изменчивость – это различие между особями одного вида, между потомками и родителями, между потомками одних и тех же родителей. Причиной изменчивости может быть сама наследственность (комбинативная, мутационная), а также окружающая среда. Изменчивость и наследственность неотъемлемое свойство всего живого и представляют диалектическое единство. Элементарной единицей наследственности является ген, который детерминирует (обуславливает) проявление того или иного признака в конкретных условиях окружающей среды.

Действие генов осуществляется по принципу прямой связи ДНК – РНК – белок – признак. Однако признаки в готовом виде не передаются, в следующее поколение, передается только информация о признаке. Признаки формируются в процессе индивидуального развития (в онтогенезе) и под влиянием окружающей среды. Наследование признаков может быть независимым, если гены, обуславливающие эти признаки, находятся в разных хромосомах; сцепленным, т.е. наследуются вместе, а гены, обуславливающие эти признаки, находятся в одной хромосоме.

Современная генетика значительно расширила свои границы и разделилась на ряд специализированных областей, изучение которых представляет большие сложности и требует совершенствования учебников и учебных пособий. В настоящее время назрела необходимость в издании практикума по генетике для агрономических специальностей, т.к. после последних изданий прошло более двух десятков лет, а совершенствование преподавания требует нового подхода к проведению лабораторных, практических занятий; усилению роли самостоятельной работы и систематическому контролю ее. Однако, учитывая ограниченность времени отведенным учебным планом, слабым оснащением материалами и оборудованием биологических дисциплин, опыт преподавания курса генетики в МичГАУ, в представленном практикуме даются методические рекомендации по проведению лабораторных, практических и самостоятельных работ. Дается теоретическое обоснование темы, разбираются примеры решения задач по каждому разделу генетики. Приведенные задачи построены так, чтобы у студента вызвать интерес к самостоятельному их решению, в задачи вклю-

чены элементы проблемных ситуаций, для разрешения которых необходим достаточный уровень теоретических знаний и логическое мышление. Для самостоятельной работы, систематического контроля, проведения экспресс опросов во время занятий, приводятся тесты; дается словарь основных специальных терминов. Практикум предназначен для студентов ВУЗов агрономических специальностей.

При составлении практикума нами были заимствованы рисунки, схемы, задачи из учебных пособий авторов: Татаринцев А.С, 1971; Гуляев Г.В., 1980; Инге-Вечтомов, 1989; Паушева З.П., 1988; Крестьянинов В.Ю., Вайнер Г.В., 1998; Палеева Н.Г., 1993; Абрамова З.В., 1995; Долгодворова Л.В., Иванова С.В. и др., 1996; Гуляев Г.В., Ващенко Т.Г., Павлюк Н.Т. и др., 2004;

Авторы практикума выражают глубокую признательность рецензентам за сделанные замечания, а также сотруднику кафедры биологии растений и селекции плодовых культур Ковалевич Е.В. за творческий подход при техническом оформлении рукописи.

## **Раздел I. ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ** **НАСЛЕДСТВЕННОСТИ**

### **Тема 1. Ознакомление с особенностями техники микроскопирования в цитогенетических исследованиях. Работа с микроскопом и дополнительными приборами к нему**

Изучение генетики, селекции на современном этапе невозможно без знания основ цитологии.

Цитология – это биологическая наука, изучающая строение, функции, рост, развитие и жизнедеятельность клетки в целом и ее основных компонентов в отдельности.

В настоящее время знания о клетке в значительной степени расширились и углубились, поэтому и цитология представляет собой многогранную науку, позволяющую разрешать важнейшие проблемы биологии (строения клетки и ее отдельных компонентов, функций клетки и ее структур, обмена веществ; наиболее важная проблема – это изучение наследственности, проблема изменения клетки под влиянием внешних факторов, онтогенеза и филогенеза клетки и другие).

Знание цитологических методов позволяют успешнее разрешать вопросы изучения комбинативной изменчивости, полиплоидов, отличить истинный гибрид от химеры, установить степень и дозу влияния физических и химических мутагенов на возникновение полезных мутаций, способствует решению многих других важных задач, связанных с изучением таких дисциплин, как генетика и селекция.

Так как основным предметом цитологии является клетка, представляющая собой микроскопическую величину, а ее многие органеллы относятся к субмикроскопическим величинам, основным методом ее изучения является оптическая и электронная микроскопия. Метод оптической микроскопии является самым старым, но до сих пор не потерявшим своего значения и применения. Без микроскопов невозможно изучить цитологические и эмбриологические объекты.

В настоящее время в нашей стране производятся первоклассные, отвечающие требованиям мировых стандартов различные типы и марки современных микроскопов.

Наиболее распространенные из них:

1. Рабочий биологический микроскоп МБР–1
2. Биологический дорожный микроскоп МБД
3. Биологические микроскопы МБИ-3, МБР-3, Биолам (рис. 1,2)
4. Универсальные биологические исследовательские микроскопы МБИ-6, МБИ-11, МБИ-15 (рис. 5) и др.
5. Стереоскопический микроскоп МБС-1 (рис. 6)

6. Люминисцентный микроскоп УЭМВ-100Б и многие другие световые микроскопы.

7. Электронный микроскоп.

Все микроскопы, предназначенные для изучения прозрачных препаратов в проходящем свете, называются биологическими.

В настоящее время в учебных, научно-исследовательских учреждениях широко применяются микроскопы и оптические системы компании Carl Zeiss.

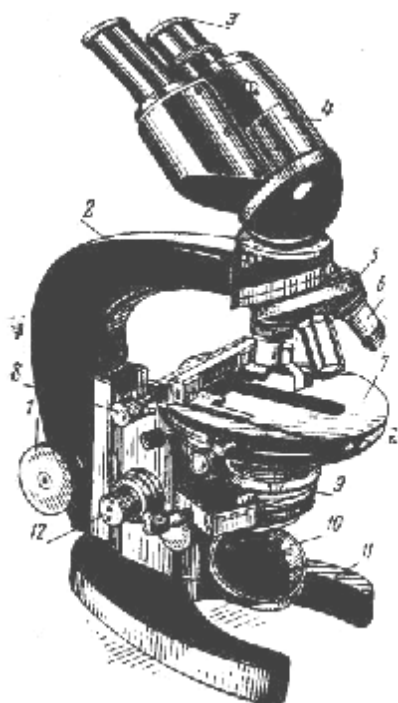


Рис 1. Микроскоп МБР-3:

1 - рукоятка грубой фокусировки; 2 - тубусодержатель; 3 - окуляр; 4 - бинокулярный тубус; 5 - револьвер; 6 - объектив; 7 - предметный столик; 8 - препаратоводитель; 9 - конденсор; 10 - зеркало; 11 - основание штатива; 12 - рукоятка точной фокусировки.

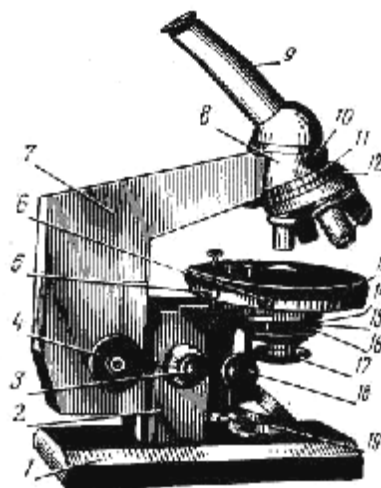


Рис 2. Микроскоп «Биолам Р»:

1 - основание; 2 - коробка с механизмом микрометрической фокусировки; 3 - рукоятка микрометрической фокусировки; 4 - рукоятка макрометрической фокусировки; 5 - стопорный винт; 6 - центрировочный винт; 7 - тубусодержатель; 8 - головка; 9 - монокулярная насадка; 10 - винт насадки; 11 - винт револьвера; 12 - револьвер; 13 - предметный столик; 14 - винт конденсора; 15-16 - корпус конденсора; 17 - откидная линза в оправе; 18 - рукоятка конденсора; 19 - зеркало.



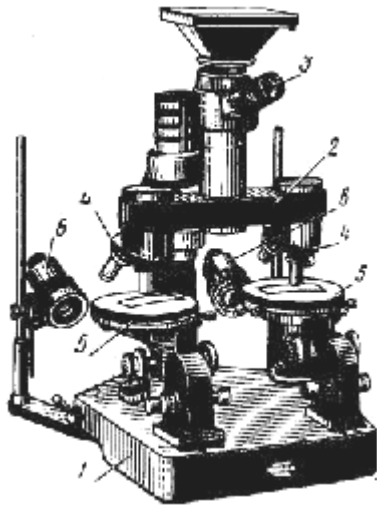


Рис. 3. Микроскоп сравнения МС-51:  
 1 - основание; 2 - кронштейн с тубусом;  
 3- микрофотонасадка с визирной трубкой;  
 4 - револьверы с объективами; 5 - предметные столики; 6- осветители. По Л. А. Федину.

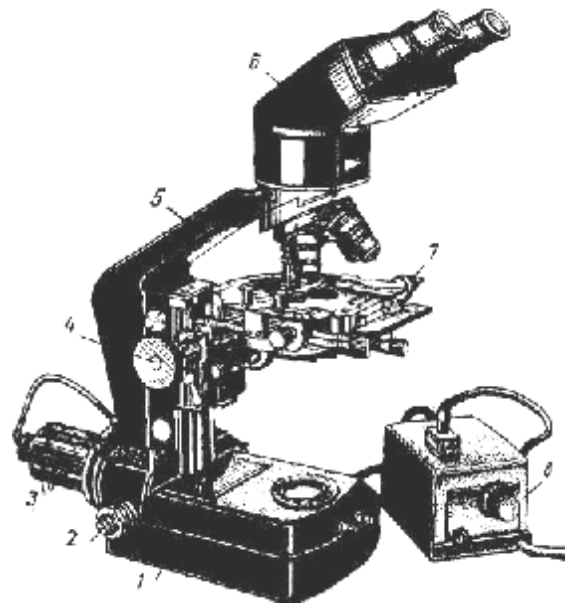


Рис 4. Микроскоп МББ-1:  
 1 - основание; 2 – рукоятка точной фокусировки; 3 – осветитель; 4 – рукоятка грубой фокусировки; 5 – тубусодержатель; 6 – бинокулярная насадка; 7 – рукоятка препаратоводитель; 8 – трансформатор.

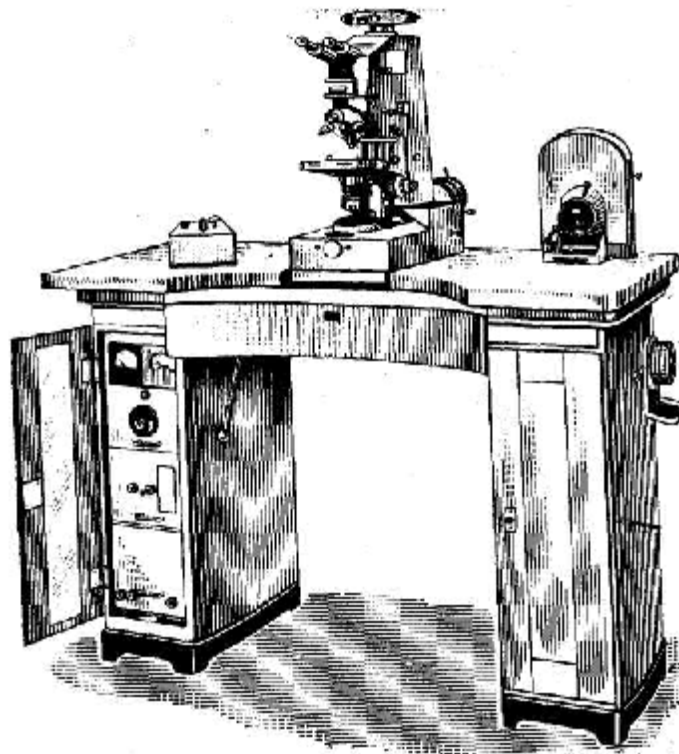


Рис. 5. Микроскоп МБИ-15.

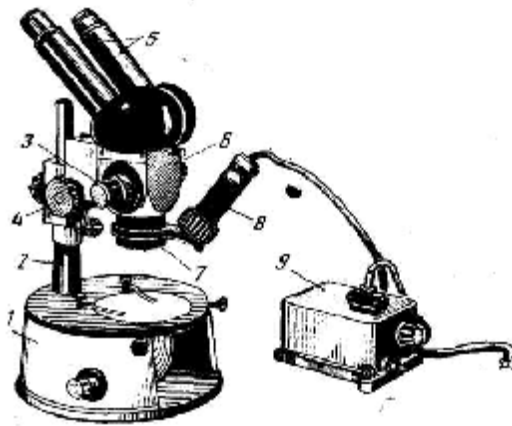


Рис. 6. Стереоскопический микроскоп МБС-1:

1 - основание; 2 – стойка; 3 - рукоятка переключения увеличения; 4 – рукоятка фокусировки; 5 – бинокулярный тубус с окулярами; 6 – оптическая головка; 7 – объектив; 8 – осветитель; 9 – трансформатор.

Наиболее распространенный и широко применяющийся в учебных и производственных лабораториях микроскоп МБР-1А; он, как и всякий другой, состоит из трех систем: 1) осветительной, куда входят источник света, двухстороннее зеркало, конденсор с ирисовой апертурной диафрагмой, рамочка для светофильтра;

2) наблюдательной, состоящей: из объективов, призмы, находящейся в головке тубусодержателя, и окуляра;

3) механической, включающей все механизмы регулировок микроскопа, основание микроскопа, тубусодержатель, головку тубусодержателя, тубус, револьвер, с набором объективов, предметный столик, макро- и микровинты.

Наиболее важной оптической частью микроскопа являются объективы, от качества которых зависит изображение объекта. Недостатки линз (абберации) приводят к тому, что изображение может быть окрашенным, размазанным, искривленным.

Различают:

1. Сферическую абберацию, при которой изображение точки передается в виде кружка рассеяния.

2. Астигматизм, при котором кружки рассеяния имеют не круглую, а эллипсоидную форму.

3. Кома – нарушение симметрии светового луча. В изображении точки наблюдается односторонняя деформация.

4. Кривизна поля зрения не позволяет одновременно видеть резко центр и края поля зрения.

5. Дисторсия – нарушение подобия между объектом и его изображением.

В зависимости от аберраций различают оптику:

- а) свободную от астигматизма, т.е. анастигматическую;
- б) апланатическую (лишенную комы и сферической аберрации);
- в) ортоскопическую (без дисторсии).

Различают два вида несовпадений: *хроматизм положения и хроматизм увеличения*.

Хроматизм положения наблюдается тогда, когда изображения различных цветов располагаются на неодинаковом расстоянии от оптической системы. Хроматизм увеличения, когда изображения различных цветов находятся в одной плоскости, но имеют неодинаковые размеры.

Хроматизм положения может быть исправлен объективами: ахроматическими, когда удается получить изображение 2-х цветов в одной плоскости, при апохроматических объективах в одной плоскости находятся изображения трех цветов. В зависимости от того, в какой степени исправлены аберрации, различают следующие объективы: *ахроматы, апохроматы, планахроматы, планапохроматы*.

Объективы ахроматы имеют исправленную сферическую аберрацию, кома и хроматизм положения для 2-х длин волн (у микроскопов МБР-1, МБР-3).

Объективы апохроматы – исправлены аберрации для 3-х длин волн. Эти объективы входят в комплект исследовательских микроскопов МБИ-3, МБИ-6, МБИ-15 и др.

У объективов ахроматов и апохроматов не устранен полностью такой недостаток, как кривизна изображения. Для исправления этих недостатков созданы объективы с плоским полем зрения – *планахроматы и планапохроматы*.

Таким образом, по конструкции объективы бывают: ахромат, планахромат, апохромат, планапохромат. Существуют и другие, которые применяются в специализированных микроскопах.

По использованию все объективы делятся на *сухие и мокрые*, или *иммерсионные*. Иммерсионные объективы могут быть с водной иммерсией и обозначаются ВИ, масляной иммерсией и обозначаются как МИ, глицериновой - ГИ. На оправе иммерсионных объективов имеются канавки, окрашенные в зависимости от вида иммерсии: чёрная канавка – масляная, белая – водная и желтая - глицериновая.

При работе с иммерсионными объективами необходимо помнить, что иммерсионная жидкость (вода, масло, глицерин) должна наноситься как на изучаемый препарат (покровное стекло), а также между нижней стороной предметного стекла и фронтальной линзой конденсора. В этом случае обеспечивается полное использование разрешающей способности микроскопа и достигается необходимая контрастность изображения.

Светособирающую силу объектива характеризует *числовая* или *нумерическая апертура*, которая зависит от показателя преломления среды, находящейся между фронтальной линзой объектива и покровным стеклом, и величины угла, расположенного между оптической осью объектива и крайнего выхода лучей из объектива, и определяется по формуле:

$$A = n \times \sin \alpha$$

$n$  - показатель преломления среды;

$\sin \alpha$  – половинный угол входного отверстия объектива.

Нумерическая апертура указывается на объективе. Более сильные объективы имеют и более высокую нумерическую апертуру. Так, для малого объектива с увеличением – 9 нумерическая апертура соответствует 0,20; для сильного объектива – 90 нумерическая апертура равна 1,25.

Высокоапертурные объективы, как правило, используются в работе с высокоапертурными конденсорами.

Величина нумерической апертуры определяет разрешающую способность объектива, которая определяется по формуле:

$$d = \lambda / A$$

$\lambda$  – длина волны света;

$A$  – нумерическая апертура.

*Разрешающая способность* микроскопа представляет собой величину наименьшего диаметра частиц, которую можно видеть в микроскоп, или, другими словами, наименьшее различимое расстояние между двумя точками. Разрешающая способность не зависит от увеличения, а зависит от длины света и числовой апертуры. Сколько бы мы не увеличивали видимое изображение в микроскопе, мы не сможем увидеть дополнительных деталей рассматриваемого препарата. Улучшение разрешающей способности может быть только за счет увеличения нумерической апертуры и уменьшения длины волны света. Так, разрешающая способность светового микроскопа равна 2000А (ангстрем), электронного 10 А (ангстрем), в то время как глаз человека имеет разрешающую способность всего 0,15 мм.

Кроме разрешающей способности, объектив характеризуется определенным фокусным расстоянием и увеличением. Слабые объективы имеют большее фокусное расстояние (50-60мм), сильные – меньшее (1-3 мм).

Рабочее расстояние: расстояние от объектива до препарата. Объективам 9х; 20х; 90х соответствует расстояние 13,8; 0,6; 0,12 мм.

В связи с этим большое значение при работе с микроскопом имеет толщина покровного стекла. Нормальная толщина соответствует 0,17 мм, предметного – 1,2. Однако наблюдаются иногда отклонения от нормальной толщины стекла, с этой целью используются объективы с коррекционной оправой (с коррекционным кольцом или плавающим объективом).

Остаточные aberrации исправляются с помощью окуляров. Так, окуляры Гюйгенса и ортоскопические предназначены для работы с ахроматами малых и средних увеличений, планахроматами малых увеличений.

Компенсационные окуляры – с объективами апохроматами, планахроматами и ахроматами больших увеличений.

Сочетание увеличения объектива и окуляра позволяют определить общее увеличение микроскопа:

$$V_M = V_{об} \times V_{ок}$$

Однако нужно знать, что увеличение микроскопа находится в зависимости от длины тубуса. Нормальная длина тубуса 160 мм, но некоторые старые микроскопы имеют иную длину тубуса. При бинокулярной насадке увеличение микроскопа равно:

$$V = V_{об} \times V_{ок} \times V_n$$

$n$  - собственное увеличение, равное 1,5 х.

Окуляр с нужным увеличением выбирают в зависимости от увеличения объектива:

$$V_{ок} = 500 \times A / V_{об}$$

Диафрагма служит для регулировки четкости изображения. Она бывает дисковой, колпачковой, ирисовой (у рабочих биологических, исследовательских микроскопов).

Макро- и микроскопические винты служат для фокусировки объекта. Микровинт имеет барабан со шкалой, разделенной на 50 частей. Цена деления барабана 0,002 мм. Один оборот барабана соответствует перемещению тубуса на 0,01 мм по вертикали. Таким образом, при изучении объекта по шкале барабана можно определить его толщину.

Предметный столик может быть неподвижный (школьный микроскоп), подвижный по кругу (рабочие микроскопы), крестообразноподвижный столик с винтом и взаимно перпендикулярных линеек с нониусами, позволяющими фиксировать координаты изучаемого объекта.

Микроскоп может работать очень долго при условии правильного обращения и ухода за ним. Прежде всего, его нужно содержать в чистоте, предохранять от механических повреждений, резких колебаний температуры. Удалять пыль с оптической части можно только ваткой, смоченной бензином, или сухой кисточкой.

### Задание

1. Ознакомиться с объективами, окулярами, конденсорами, диафрагмами рабочих, исследовательских биологических микроскопов.
2. Вычислить разрешающую способность имеющихся объективов.
3. Определить общее увеличение микроскопа МБР-1 для малого и большого увеличения.
4. Подобрать окуляры к различным объективам.
5. Взять координаты (отсчет по линейкам) для нескольких полей зрения препарата, установленного на предметный столик микроскопа МБИ-3.
6. Составить описание микроскопов следующих марок: МБР-1; МБИ-3; МБИ-6; МБС-1; МЛ-2; УЭМБ- 100Б.

### Материалы и оборудование

Микроскопы: школьный, МБР-1, МБИ-3, МБИ-6, МС-51, МЛ-2. Набор окуляров, набор объективов. Ящик для упаковки микроскопа, препарат, масло для иммерсии.

### **Дополнительные приборы к микроскопу**

Для расширения возможностей цитологических, эмбриологических и гистологических исследований сконструировано и применяется в работе большое количество дополнительных приборов и принадлежностей к микроскопам.

Для изучения препаратов огромное значение имеет источник света.

В практической работе с микроскопом гораздо удобнее пользоваться искусственным источником света, который отличается от дневного тем, что более постоянен и даёт возможность добиться большей освещенности изображения. В качестве искусственного источника света используются осветители ОИ – 31, ОИ–19 и ОИ–9м. Они имеют электрическую лампочку, заключенную в светопроницаемый кожух, коллектор, диафрагму, светофильтр. Для удобства осветитель крепится на штативе и располагается от зеркала на определенном расстоянии.

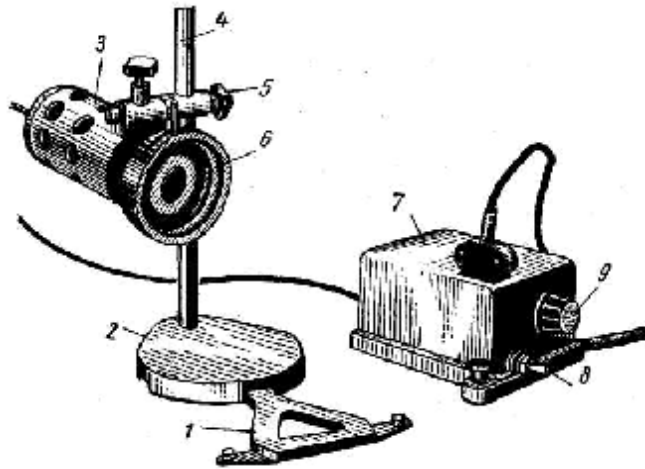


Рис. 7. Осветитель ОИ-9м с трансформатором:

1 - планка для соединения с микроскопом; 2 - основание осветителя; 3 - корпус; 4 - стойка; 5 - зажимное устройство; 6 - ирисовая диафрагма; 7 - трансформатор; 8 - тумблер для включения лампы осветителя; 9 - реостат для регулирования накала лампы.

Наиболее равномерное освещение поля зрения достигается при установке света по правилу Келлера, которое заключается в том, что апертура коллектора, осветителя, конденсора и объектива должны быть равными между собой. Так объективы больших увеличений требуют использования конденсора с апертурой не меньше 1,4; для малых объективов достаточна апертура 0,3.

Рисовальный аппарат. Рисовальный аппарат применяется с целью зарисовки всего изучаемого объекта и отдельных его участков. Наиболее распространенными рисовальными аппаратами являются: РА-4; РА-6; РА-5.

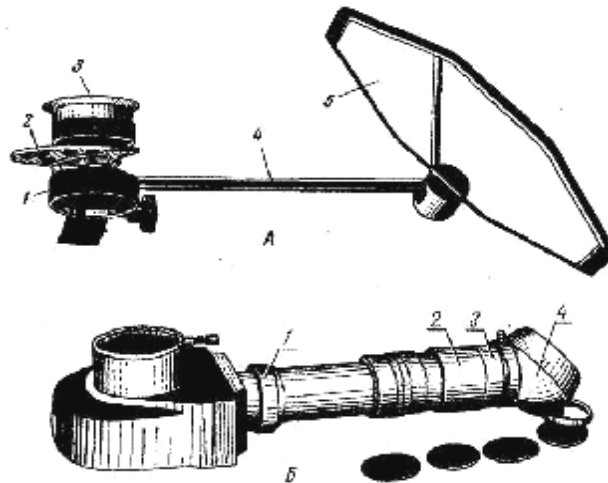


Рис. 8. Рисовальные аппараты:

РА-4 (А): 1 - хомутик; 2 - сектор со светофильтрами; 3 - откидная оправа с призмой-кубиком; 4 - штанга; 5 - зеркало; рисовально-проекционный аппарат РА-6 (В): 1 - кольцо для изменения увеличения; 2 - кольцо для фокусировки карандаша; 3 - кольцо для перехода от изображения на экран к зарисовке и обратно; 4 - головка с зеркалом.

Рисовальный аппарат РА-4 крепится на тубусе микроскопа с помощью хомутика. Благодаря наличию призмы-кубика и зеркала, изображение объекта видно через окуляр на бумаге, приготовленной для рисования. Контур объекта обводится карандашом, который также при этом хорошо виден.

Основным условием нормальной работы рисовального аппарата является одинаковое и достаточно интенсивное освещение препарата и бумаги на рисовальном столике, при этом плоскость столика должна быть перпендикулярной по отношению к оси тубуса. Изображение на бумаге получается увеличенным, т.к. ход лучей от призмы-кубика и от середины зеркала и до поверхности бумаги больше 25 см, но такое увеличение не отражается на качестве рисунка.

РА-5 позволяет изучить объект непосредственно на экране, который можно либо зарисовать, или получить изображение на фотобумагу. Работа при этом проводится в темной комнате. По конструкции РА-5 отличается от РА-4 лишь тем что мы не получаем изображение в глаз, оно отбрасывается через окошечко на зеркало, а от зеркала на бумагу или экран.

Рисовальный аппарат РА-6 применяется для зарисовки и проектирования изображения на экран. Так же, как и в РА-4 здесь можно видеть одновременно препарат, лист бумаги и кончик карандаша во время зарисовки. При включении другой призмы с помощью кольца 3 можно спроецировать объект на экран. РА – 6 устанавливается между тубусодержателем и тубусом микроскопа.

#### Приспособления для измерения микроскопических объектов.

В исследованиях часто возникает необходимость в измерении изучаемых объектов. С этой целью применяются специальные измерительные линейки, нанесенные на круглые стеклянные пластинки, которые вставляются между глазной и собирающей линзами окуляра. Такая измерительная линейка получила название *окуляр-микрометра*. Для измерения необходимо совместить шкалу окуляр-микрометра с измеряемым объектом, полученное количество делений умножить на цену деления. Но цена деления окуляр-микрометра – величина непостоянная и определяется для конкретного сочетания увеличения объектива и окуляра. Цена деления окуляр-микрометра определяется с помощью объект-микрометра, цена деления которого известна. Объект-микрометр типа ОМП имеет шкалу, нанесенную на поверхность стеклянного кружка, который заделан в металлическую оправу, размеры которой одинаковы с предметным стеклом. Для определения цены деления окуляр-микрометра на предметный столик устанавливают объект-микрометр. После совмещения измерительных линеек окуляр и объект-микрометра подсчитывают количество делений на линейке объект-микрометра и окуляр-микрометра. Затем делят первое на второе, умножают на цену деления объект-микрометра, которая равна 0,01 мм или



10 мк и получают цену деления окуляр-микрометра для заданного сочетания окуляра и объектива.

$$Ц = А \times 10 / Б,$$

где А – количество делений объект-микрометра

Б – количество делений окуляр-микрометра

10 мк – цена деления объект-микрометра

### Задание

1. Ознакомиться с принципом устройства осветителей, рисовальных аппаратов, объект- и окуляр-микрометра.
2. Сделать рисунки с помощью рисовального аппарата РА - 4, РА - 6.
3. Определить цену деления окуляр-микрометра для комбинации окуляра и объектива 15х40; 10х40.

### Материалы и оборудования

1. Микроскопы МБР-1А; МБИ-3.
2. Осветители ОИ-19; ОИ-9м.
3. Объект-микрометр, окуляр-микрометр.
4. Рисовальные аппараты РА-4; РА-5; РА-6.
5. Постоянные препараты, карандаши, бумага.

## **Тема 2. Методика приготовления постоянных микротомных препаратов**

Программа занятий по цитологии растений предусматривает ознакомление студентов с важнейшими методами исследования клеточных структур, приготовлением цитологических и эмбриологических препаратов, изучением клеточных структур, кариотипов, процессов митоза, мейоза, оплодотворения и т.д.

Одним из методов исследований в цитологии и эмбриологии является фиксация с последующим окрашиванием тканей и клеток. Этим методом можно готовить постоянные и временные препараты.

### **Занятие I. Ознакомление с методикой приготовления постоянных микротомных препаратов**

Техника приготовления постоянных окрашенных микротомных препаратов для растений введена ботаником В.И. Беляевым. Для микротомных препаратов готовятся срезы с помощью микротомов. На рисунке 9, представлены: ратационный и салазочный микротом.

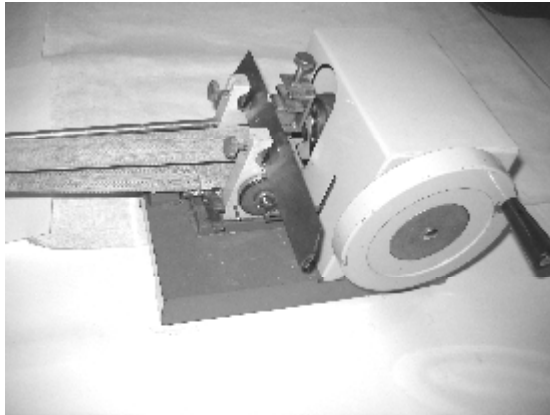


Рис. 9. Микротомы: слева - ротационный; справа - салазочный.

Постоянные микротомные препараты могут долго храниться не изменяясь. Использование для препаратов микротомных срезов толщиной 10 –20 мкм позволяет изучить митоз, мейоз, микро-, макроспорогенез, процесс оплодотворения и т.д.

*Последовательность обработки материала при приготовлении постоянных препаратов приводится по В.Н. Юрцеву (1961):*

1. Подготовка материала к фиксации.
2. Фиксация материала водными или спиртовыми фиксаторами в зависимости от вида приготавливаемых препаратов.
3. Промывка материала.
4. Обезвоживание.
5. Пропитывание материала растворителями парафина.
6. Пропитывание парафином.
7. Заливка материала в парафин.
8. Изготовление блоков из материала, пропитанного парафином.
9. Приготовление срезов с помощью микротом.
10. Наклейка срезов на предметное стекло.
11. Просушивание наклеенных препаратов в термостате.
12. Удаление парафина из срезов ксилолом, толуолом.
13. Удаление ксилола из срезов спиртом.
14. Удаление спирта из срезов дистиллированной водой.
15. Протравливание срезов квасцами.
16. Окрашивание препаратов.
17. Обезвоживание окрашенных препаратов спиртом.
18. Замещение спирта в срезах ксилолом.
19. Наклейка покровного стекла канадским бальзамом (заклучение срезов в канадский бальзам).
20. Просушивание срезов и подчистка.
21. Этикетирование препаратов.
22. Изучение под микроскопом.

Каждый этап обработки материала требует определенных условий во времени, используемых материалов для обработки. На занятии преподаватель очень подробно демонстрирует все последовательные операции приготовления постоянных микротомных препаратов, знакомит с необходимым оборудованием и литературой.

## **Занятие 2. Выполнение работ по приготовлению постоянных микротомных препаратов**

Для того чтобы хорошо усвоить все операции по приготовлению постоянных препаратов студенты самостоятельно выполняют лишь некоторые операции, требующие определенных навыков в работе, это: подготовка материала, фиксация его, приготовление блока, резка на микротоме, расправление срезов на предметном стекле и наклейка.

Цель занятия: получить навыки по выполнению наиболее трудных операций по приготовлению постоянных препаратов.

### Методические рекомендации

#### **I. Фиксация материала**

С целью умертвления объекта с сохранением его прижизненной структуры проводится фиксация объекта (корешки гороха и лука) в фиксаторе Левитского (хромовая кислота 1% + формалин 10% в равных соотношениях по 2,5мл.). Длина корешков 0,5 – 0,7 см.

#### **II. Приготовление блоков (методом закапывания)**

Выплавить объект (корешок) из парафиновой заливки горячей препаратальной иглой, приклеить на кончик иглы. Поверхность деревянного держателя нагреть над спиртовкой и при помощи парафиновой палочки на теплую поверхность нанести каплю жидкого парафина, затем без перерыва следующую и т.д., пока возвышение будет 3 – 4 мм. Приготовленный заранее объект перенести на возвышение и подогретой иглой установить вертикально (корешок устанавливается чехликом вверх). Продолжить закапывание горячим парафином, пока над объектом слой парафина не будет равен 3 мм.

Опустить блок в холодную воду, после остывания его обрезать лезвием безопасной бритвы в форме правильного параллелепипеда, снять сверху лишний парафин, так чтобы остался слой 2 мм.

#### **III. Приготовление микротомных срезов**

Приготовить микротомные срезы толщиной в 10 микрон, при этом ленту с ножа следует снимать мягкой кисточкой и укладывать на черную бумагу в чашку Петри блестящей стороной вверх.

#### **IV. Наклейка парафиновых срезов на предметное стекло**

Предметное стекло положить на трафарет. На поверхность предметного стекла из капельницы нанести несколько капель дистиллированной воды и распределить её по месту покровного стекла. Лента укладывается на место покровного стекла перпендикулярно длинной стороне предметного стекла блестящей стороной к воде. Над пламенем спиртовки, осторожно подогревая, расправить сморщенные парафиновые срезы. После расправления срезов излишки воды удалить фильтровальной бумагой.

#### **Материалы и оборудование**

1. Для фиксации: фиксатор, мерные цилиндры, бюксы, проросшие семена или луковицы лука, этикетки.
2. Для приготовления блоков: подставки для блоков, парафиновые палочки, спиртовки, ванночки с водой, заливки (корешки в парафине), препаровальные иглы.
3. Для приготовления срезов: микротомы, чашки Петри с черной бумагой, кисточки.
4. Для расправления срезов на стекле: предметные стекла, трафареты для укладки ленты на предметное стекло, капельницы с водой.

Все материалы готовятся на каждого студента.

### **Тема 3. Самостоятельная работа по составлению календарного плана. Приготовление постоянных препаратов**

Для усвоения последовательных этапов с учетом определенных условий во времени и используемых материалов для обработки, каждому студенту дается индивидуальное задание по составлению календарного плана приготовления постоянных препаратов (объект и дата фиксации материала).

Ниже приводится схема последовательных этапов обработки материала, приготовления постоянных микротомных препаратов.

#### **Составление календарного плана приготовления постоянных препаратов**

В календарном плане в каждой операции указывается по часам начало работы и её завершение.

1. Подготовка материала к фиксации (проращивание луковицы и т.д.) – 1-3 суток.
2. Фиксирование материала (водный фиксатор) – 24 часа.
3. Промывка в проточной воде – 1-3 часа.

4. Обезвоживание материала (выдерживание в спиртовых растворах).

а) спирт 20 %

б) спирт 40 % по 30 мин. в каждом

в) спирт 60 %

г) спирт 80 %

В 80 % спирте материал можно оставить на ночь или на более продолжительный срок.

5. Полное обезвоживание материала

а) спирт 96% - 1 - 1 час

б) спирт 96% - 11 - 1 час

в) спирт 100% - 1 - 1 час

г) спирт 100% - 1 - 1 час

6. Замещение спирта на растворитель парафина

а) 1 часть ксилола + 3 части спирта – 1 час

б) ксилол + спирт 1:1 - 1 час

в) ксилол + спирт 3:1 - 1 час

г) ксилол 1 - 1 час

д) ксилол 11 - 1 час

7. Добавляем в ксилол парафин до полного насыщения (с избытком) – 10 мин.

8. Помещаем смесь в термостат в закрытом сосуде при 56-57<sup>0</sup> С для пропитывания материала смесью парафина и ксилола – 1 сут. (можно и дольше).

9. Открываем крышку сосуда для испарения ксилола (до исчезновения запаха ксилола) – 3-6 сут.

10. Остужаем сосуд с парафином и извлекаем «Пряник» – 10 мин. материал, залитый в парафин можно хранить долго.

11. Изготовление блока – 15 мин.

12. Получение срезов на микротоме – 10 мин.

13. Наклеивание ленты на предметное стекло – 10 мин.

14. Просушивание препарата при 40<sup>0</sup>С не менее 12 час (можно при выключенном термостате хранить долго).

15. Удаление парафина со срезов: обмываем срезы ксилолом из капельницы и ставим стекло на 30 мин. в ксилол.

16. Переносим стекло в свежий ксилол на 5 мин.

17. Удаление ксилола со срезов: обмываем срезы 96% спиртом из капельницы и ставим стекло на 5 мин в 96 % спирт.

18. Промываем стекла в трех сменах дистиллированной воды – по 5 мин.

19. Протравливание (для лучшего окрашивания материала) – 4-6 час в растворе 4% железозаммонийных квасцов.

20. Промывка в двух сменах дистиллированной воды по 5 мин.
21. Окрашивание: в растворе гематоксилина (0,1-1%) – 12 час (можно на ночь).
22. Промывка в воде – 15 мин.
23. Дифференцировка (удаление лишнего красителя) срезов в 2% растворе железоаммонийных квасцов - 5 мин.
24. Промывка препарата в воде – 30 мин.
25. Обезвоживание окрашенных срезов: 96% спирт – 10 мин.  
100% спирт – 10 мин.
26. Удаление спирта: ксилолом 1 – 10 мин.  
ксилолом 11 – 10 мин.
27. Заключение в бальзам - наклейка покровных стекол – 5 мин.
28. Сушка препаратов – 3 суток.
29. Наклеивание этикеток на стекла с препаратами – 5 мин.

Календарный план проверяется преподавателем индивидуально у каждого студента.

#### **Тема 4. Методика приготовления временных «давленных» препаратов**

В настоящее время разработаны ускоренные методики в микроскопической технике. Так, приготовление давленных препаратов не требует той сложной обработки материала, которая обязательна при приготовлении постоянных микротомных препаратов.

Давленные препараты могут использоваться при изучении митоза, кариотипов, хромосомных нарушений в корешках и конусах нарастания стеблей; мейоза - в молодых пыльниках различных растений.

Для приготовления давленных препаратов используют фиксатор Карнуа – уксусный алкоголь (6 частей абсолютного спирта + 3 части хлороформа + 1ч ледяной уксусной кислоты) или фиксатор Кларка – уксусный алкоголь (3 части абсолютного спирта + 1 часть ледяной уксусной кислоты). Окрашивание препарата можно проводить различными красителями: ацетокармином, ацетоарсеином, ацетолакмоидом, метиленовой синькой.

Чаще используют для окрашивания ацетокармин, приготовленный следующим образом. 1г кармина растворяют в 45 мл ледяной уксусной кислоты и 55 мл дистиллированной воды. Растворение ведется в колбе с обратным холодильником на водяной бане в течение 30-60 минут. После остывания раствор кармина фильтруют и помещают в посуду с притертой пробкой.

Последовательные этапы приготовления давленных препаратов.

1. Фиксация в уксусном спирте.
2. Промывка материала в 70%-ном спирте до исчезновения запаха уксусной кислоты.
3. Хранение материала в 70%-ном спирте.
4. Промывка материала в воде.
5. Материал помещают в краситель на 3-5 минут и подогревают на спиртовке (объект доводят до кипения).
6. Окрашенный объект кладут на предметное стекло в каплю 45%-ной уксусной кислоты или раствора хлоралгидрата, покрывают покровным стеклом и фильтровальной бумагой, постукивают сверху спичкой или слегка раздавливают пальцем до образования мазка.

Готовые препараты можно окантовать парафином, лаком (для их более длительного использования).

#### 4.1 Деление клеток (митоз, мейоз)

**Митоз.** Деление соматических клеток многоклеточного организма осуществляется, как правило, у растений путём митоза. Происходит митоз у растений в точках роста стебля и корня.

В результате митоза из одной клетки образуется две дочерние клетки, генотипически сходные как между собой, так и с исходной материнской клеткой.

Период от начала одного деления до другого и совокупность процессов, происходящих при этом в клетке, называются митотическим циклом. В процессе митотического цикла, включающего интерфазу и собственно митоз, происходит сначала удвоение, а затем точное распределение между двумя дочерними клетками наследственной информации, закодированной в молекулах ДНК хромосом.

Хромосомы – это плотные нитевидные образования, которые становятся видимыми при делении клетки. Без окрашивания хромосомы не видны в обыкновенный световой микроскоп.

Совокупность хромосом диплоидного набора представляет собой *кариотип*. Для каждого кариотипа характерно: определенное количество хромосом (человек – 2n-46; курица – 2n-24; лук репчатый – 2n-16; горох посевной - 2n-14; пшеница мягкая – 2n-42; пшеница твердая – 2n-28; рожь – 2n-14; яблоня – 2n-34 и т.д.), размер, форма и структура.

Хромосома состоит из двух хроматид соединенных центромерой. В зависимости от места расположения центромеры различают: метацентрические (центромера расположена в центре хромосом) – равноплечие, субметацентрические - неравноплечие (центромера сдвинута к одному из концов хромосомы), акроцентрические – палочковидные (центромера сдвину-

та к концу хромосомы или очень близко от него) (рис. 10). Каждая хромосома состоит из гетеро- и эухроматиновых участков. При дифференцированном окрашивании можно наблюдать не только форму, размер, но и функциональную активность отдельных районов хромосом по интенсивности окраски гетеро- и эухроматиновых участков.



Рис. 10. Разные типы метафазных хромосом:

1,7 - метацентрические (равноплечие); 2 - субмета-центрические (слабо неравноплечие); 3, 4, 5 - акро-центрические (резко неравноплечие); 6 - телоцентрическая (центромера почти на самом конце); 8 - акро-центрическая со вторичной перетяжкой; 9 - спутничная; центромеры обозначены светлым кружком.

Каждая хромосома состоит из 2-х хроматид, каждая хроматида состоит из *хромонем*. При делении клетки в стадии профаза и метафазы митоза на хромонемах можно видеть плотные образования (в виде узелков) – *хромомеры*. Кроме обычных хромосом в некоторых клетках обнаружены гигантские хромосомы, образующиеся в результате эндомитоза. Имеется еще и другая группа хромосом – хромосомы типа ламповых щеток, они имеют центральную ось и боковые выросты.

По химическому составу хромосомы представляют нуклеопротеид, состоящий из дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), гистоновых и негистоновых белков.

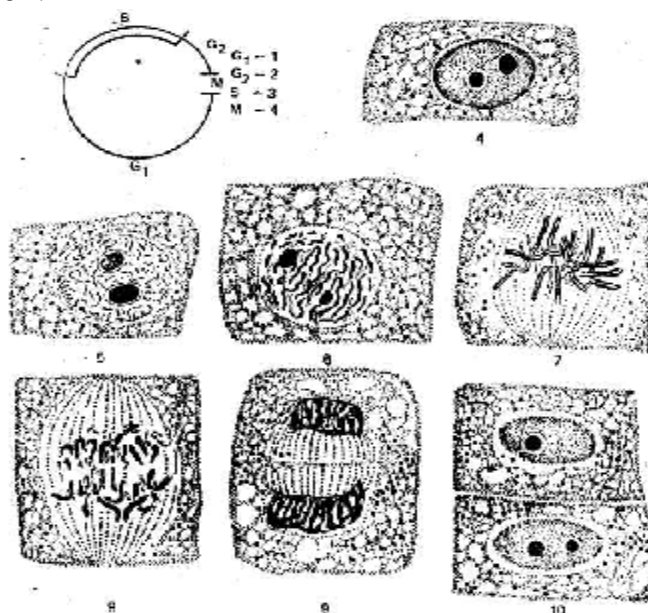


Рис 10. Митотический цикл и фазы митоза:

4 – интерфаза, 5,6 – профаза; 7 – метафаза; 8 – анафаза; 9 – телофаза; 10 – цитокинез.



Состояние клеток между делениями называется интерфазой, в которой различают три периода:  $G_1$  – предсинтетический, S– период синтеза,  $G_2$  – постсинтетический. Период  $G_1$  – энергетический период, когда накапливаются богатые энергией вещества, S – период связан с удвоением генетического материала, путем репликации молекулы ДНК,  $G_2$  - период связан со спирализацией молекулы ДНК, синтезом белков.

В митозе различают четыре последовательно идущие фазы: профазы, метафаза, анафаза, телофаза, завершается деление цитокинезом (рис.10).

**Профаза:** ядро увеличивается в размере, хроматиновые нити спирализуются и приобретают форму, присущую хромосомам данного вида; каждая хромосома состоит из двух хроматид, спирально скрученных и соединенных центромерой. Ядерная оболочка и ядрышко исчезают.

**Метафаза:** ядерная оболочка полностью фрагментируется, хромосомы достигают максимальной спирализации и приближаются к экватору клетки, располагаясь в одной плоскости образуя метафазную пластинку. Заканчивается формирование митотического веретена и осуществляется прикрепление нитей ахроматинового веретена к центромерам хромосом. Центромеры всех хромосом делятся.

**Анафаза:** после деления центромер хроматиды отталкиваются одна от другой и расходятся к разным полюсам. Хроматиды при этом уже называются сестринскими хромосомами.

**Телофаза:** сестринские хромосомы концентрируются на полюсах, деспирализуются, утрачивая видимую индивидуальность. Одновременно формируется ядрышко, ядерные оболочки и оболочка клетки: последняя делит содержимое исходной клетки между двумя дочерними клетками. Формирование двух дочерних клеток получило название цитокинеза.

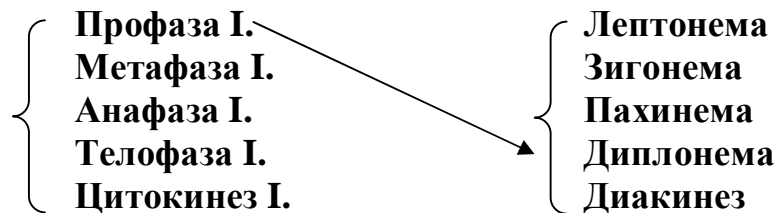
После цитокинеза клетка может вступать в следующий митотический цикл.

**Мейоз** – особый вид деления клеток, связанный у растений с делением материнских клеток и образованием микроспор и мегаспор. В результате мейоза у растений образуются споры, в клетках которых число хромосом уменьшается вдвое, т.е. становится гаплоидным.

Мейоз состоит из двух последовательных делений: первое деление – *редукционное*, в результате которого число хромосом в дочерних клетках уменьшается вдвое, т.е. становится гаплоидным; второе деление – *эквационное* (протекает по типу митоза). В каждом мейотическом делении различают стадии: интерфазу, профазу, метафазу, анафазу, телофазу и цитокинез. Состояние клеток между первым и вторым делениями получило название интеркинеза.

## Интерфаза

Деление I  
Редукционное



## Интеркинез

Деление II  
Эквационное



В интерфазе редукционного деления в стадии S – периода происходит синтез ДНК, в результате чего хромосомы удваиваются и каждая из них представлена в виде двух сестринских хроматид.

**Профаза I** – происходят сложные структурные преобразования хромосомного материала, приводящие к рекомбинации генов в хромосоме.

**Профаза I состоит из нескольких фаз:**

**Лептонема** – фаза видимых нитей, хромосомы из 2-х хроматид, представленные в виде длинных, тонких нитей, собранных в клубок.

**Зигонема** – гомологические хромосомы отцовского и материнского организма соединяются попарно, т. е. конъюгируют, образуя биваленты, состоящие из 4-х хроматид; формируется синаптонемальный комплекс.

**Пахинема** – ядро, ядрышко увеличивается, биваленты утолщаются, происходит *кроссинговер*.

**Диплонема** – хромосомы, соединенные в биваленты (каждый бивалент состоит из 4 –х хроматид), начинают отталкиваться, оставаясь соединенными лишь в местах кроссинговера и образуя хиазмы (X-образные фигуры). По фигурам бивалентов устанавливается, имел ли место и на каком участке хромосом произошел кроссинговер. На этой стадии синаптонемальный комплекс разрушается и остается лишь в местах хиазм.

**Диакинез** – хромосомы утолщаются, хиазмы уходят к концам хроматид, биваленты укорачиваются и утолщаются, приобретают форму и располагаются по периферии ядра. Ядерная оболочка фрагментируется, ядрышко исчезает. Ядро клетки переходит в следующую фазу – метафазу, которая идет обычным путем.

**Метафаза I** - биваленты выстраиваются в экваториальной плоскости цитоплазмы и прикрепляются центромерами к ахроматиновым нитям.

**Анафаза I** – гомологические хромосомы расходятся к полюсам без их разделения: расхождение каждой пары гомологичных хромосом носит случайный характер, т.е. происходит независимо от других пар, что и обуславливает комбинативную изменчивость и генетическое многообразие половых клеток. Каждая хромосома состоит из 2-х хроматид и к полюсам расходятся не хроматиды, а хромосомы.

**Телофаза I** - происходит обычным путем, завершается первое деление цитокинезом, т.е. образованием диад – двух дочерних клеток с гаплоидным набором хромосом.

**Интеркинез** – это очень кратковременная фаза между I и II делениями, при этом репликация ДНК не происходит т.к. каждая хромосома состоит из 2-х хроматид.

**Профаза II** проходит очень быстро.

**Метафаза II** – хромосомы на экваторе и прикрепляется центромерами к нитям веретена.

**Анафаза II** – центромеры делятся за счет сокращения ахроматиновых нитей и хроматиды расходятся к полюсам, при этом уменьшается количество ДНК при том же количестве хромосом.

**Телофаза II** – идет обычным порядком. Заканчивается II деление цитокинезом – образованием тетрад с гаплоидным числом хромосом в каждой клетке.

#### **4. 2. Микроспорогенез, макроспорогенез. Гаметогенез**

**Микроспорогенез** – процесс образования микроспор, т.е. пыльцевого зерна, который начинается с деления материнской клетки мейозом (материнская клетка образована клетками вторичного археспория). В результате образуется тетрада микроспор. Тетрады распадаются и микроспоры переходят в пыльцевые зерна, покрытые двумя оболочками: наружной – экзиной, внутренней – интиной; имеются цитоплазма и ядро. После некоторого периода покоя одноядерной пыльцы начинает происходить гаметогенез. В результате первого деления митоза образуется 2-х ядерная пыльца, т.е. пыльцевое зерно с вегетативной и генеративной клеткой. У большинства однодольных далее наступает второе деление митозом, в результате которого генеративная клетка образует два спермия. Такая 3-х ядерная пыльца и представляет собой мужской гаметофит (рис. 11). У двудольных 2-ядерная пыльца попадает на рыльце пестика, прорастает в пыльцевую трубку, в которой происходит деление генеративной клетки митозом с образованием 2-х спермиев.

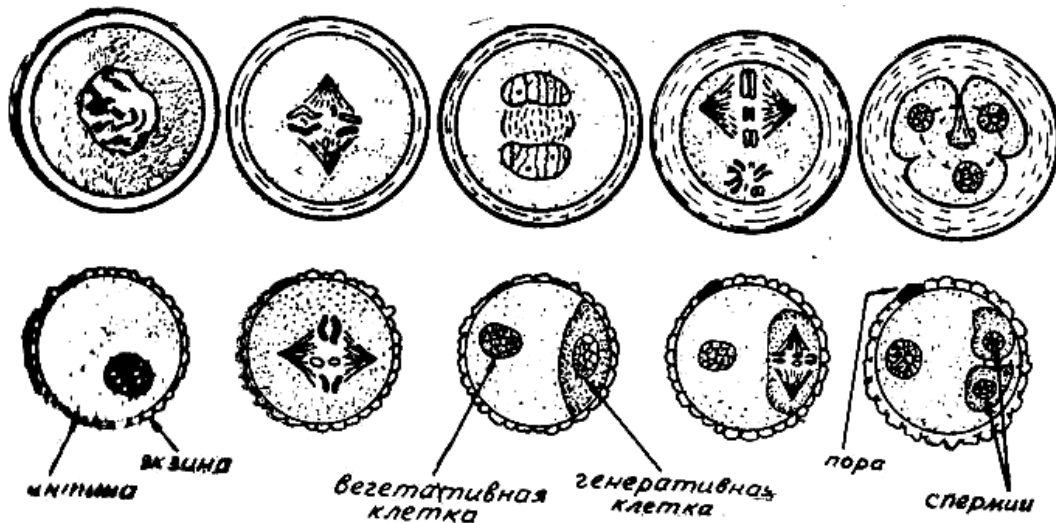


Рис. 11. Схема микроспорогенеза и микрогаметогенеза  
(из М.Е. Лобашева).

Мужской гаметофит представлен пыльцевой трубкой, пыльцевым зерном, двумя спермиями и вегетативной клеткой.

**Макроспорогенез** – это процесс образования макроспор, который протекает в семязпочке. Материнская клетка вторичного археспория делится мейозом, образует тетраду мегаспор, расположенных линейно. Три мегаспоры отмирают, а из одной в результате трех последовательных делений митоза образуется восьмиядерный зародышевый мешок со строгой полярностью: 4 ядра у микропилярного конца и 4 ядра – у халазального. По одному ядру отходит от каждого полюса к центру. Эти 2 ядра образуют центральную клетку зародышевого мешка. Три ядра в халазальной части образуют антиподы, в микрополярном конце образуется яйцевой аппарат с яйцеклеткой и двумя синергидами (рис. 12).

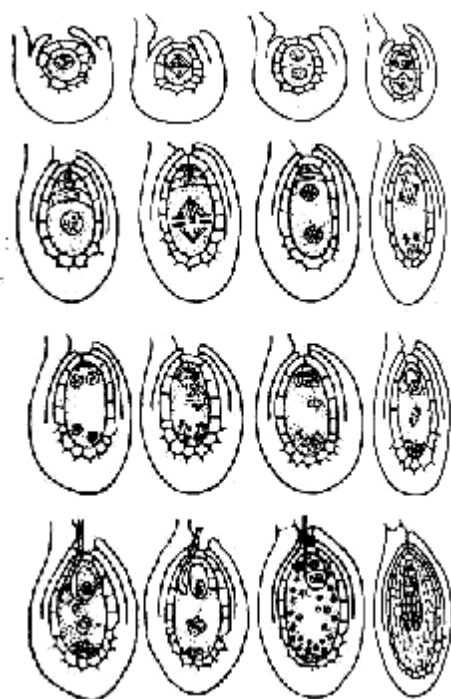


Рис. 12. Строение и развитие зародышевого мешка. (По Делоне).

Дифференцированный восьмиядерный зародышевый мешок и представляет собой женский гаметофит.

#### Задание

1. Приготовить временные давленные препараты, используя ацетокарминовый метод окрашивания фиксированных корешков лука или гороха, пыльников цветков ячменя, вишни, лука.

Изучить фазы митоза, мейоза на временных препаратах, сделать рисунки в тетрадах. Описать рисунки по этапам.

2. На постоянных препаратах изучить этапы микроспорогенеза и мегаспорогенеза, сделать рисунки в тетрадах. Описать рисунки по этапам.

#### Материалы и оборудования

1. Фиксированные доведенные до 70 процентного спирта проростки семян гороха, молодые корешки и бутоны лука, гороха, вишни.

2. Тигельки для окрашивания, спиртовки, предметные и покровные стекла, препаровальные иглы, лезвия.

3. Капельницы, глицерин, вода, 45% уксусная кислота, ацетокармин.

4. Постоянные препараты срезов пыльника, различных стадий микроспорогенеза, срезов завязи различных стадий развития зародышевого мешка.

5. Микроскопы.

## Тема 5. Опыление, оплодотворение

Опыление – перенос образовавшейся в пыльниках пыльцы на рыльце.

Различают самоопыление – автогамия и перекрестное опыление – ксеногамия.

Самоопыление происходит в пределах одного цветка, а может происходить опыление в пределах растения, т.е. каждый цветок опыляется пыльцой других цветков, той же особи (того же сорта). К самоопыляющимся относятся: ячмень, пшеница, овес, горох, томат, перец, малина, смородина и т.д.

Перекрестное опыление – это перенос пыльцы с тычинок одного сорта на рыльце пестика другого сорта. К перекрестноопыляемым относятся: рожь, кукуруза, редис, капуста, свекла, яблоня, груша и т.д.

У покрытосеменных происходит двойное оплодотворение, которое заключается в том, что на рыльце пестика попадает двухядерная или трехядерная пыльца. Пыльца при определенных условиях прорастает, образуя пыльцевую трубку у двухядерной пыльцы в пыльцевой трубке, (когда пыльцевая трубка растет в тканях столбика) происходит деление генеративной клетки митозом и образуется два спермия. Как только пыльцевая трубка проникает в микропиле и достигает зародышевого мешка синергиды выделяют ферменты, растворяющие кончик пыльцевой трубки и свободные спермии проваливаются в зародышевый мешок. Один спермий сливается с диплоидной центральной клеткой образуется триплоидный эндосперм. Другой спермий сливается с яйцеклеткой образуется диплоидный зародыш. Покровы семени образуются из покровов семязачки.

## Тема 6. Определение жизнеспособности пыльцы и её фертильности

Из методов испытания жизнеспособности пыльцы в селекционных и сортоведческих работах основное значение имеет метод проращивания пыльцы в искусственной питательной среде и наблюдение за прорастанием пыльцы непосредственно на рыльцах пестика, а также методы окрашивания, рекомендуемые для свежесобранной пыльцы.

### *Методы проращивания пыльцы в искусственной среде*

1. Метод влажной камеры (Ван-Тигема, Д.А. Транковского) основан на способности пыльцы плодовых растений прорасти в водном растворе сахарозы или глюкозы.

Камера Ван-Тигема состоит из предметного стекла, на котором при помощи вазелина прикрепляется стеклянное кольцо диаметром около

1,5 см и высотой 7-8 мм. На дно камеры помещают небольшую каплю воды, а верхний край кольца смазывают вазелином. Затем на нижнюю поверхность покровного стекла с помощью стеклянной палочки наносят каплю питательной среды для проращивания пыльцы. Для посева пыльцы плодовых растений обычно берут концентрации раствора сахарозы – 5%, 10% и 15%. На каплю питательной среды высевают исследуемую пыльцу. Пыльца набирается на кончик препаровальной иглы или пинцета и осторожно стряхивается на поверхность капли. При посеве пыльцы следует избегать погружения иглы в каплю раствора. Будучи рассеяны по поверхности капли, пыльцевые зерна находятся в более однородных условиях и расположены почти в одной плоскости, вследствие чего облегчается наблюдение под микроскопом. Нужно стараться, чтобы в пределах одной капли было рассеяно около 100 пыльцевых зерен (густой посев благоприятно влияет на прорастание пыльцы). После посева покровное стекло переворачивают каплей вниз и накрывают им стеклянное кольцо так, чтобы стекло плотно прилегало к краям кольца, смазанным вазелином. Капля с посеянной пыльцой должна находиться в висячем положении посередине, не соприкасаясь с краями камеры, иначе она растекается (рис. 13).

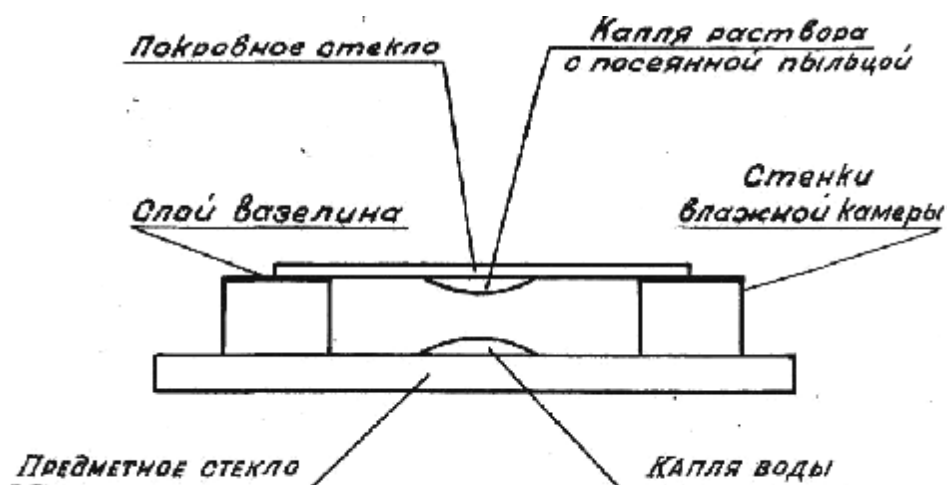


Рис. 13. Влажная камера Ван-Тигема с посеянной пыльцой.

Наличие капли воды на дне такой герметичной камеры обеспечивает поддержание в ней необходимой влажности. На приклеенной к предметному стеклу бумажной этикетке записывают необходимые сведения: происхождение пыльцы, концентрация раствора, дата и время посева, фамилия студента. При посеве пыльцы по методу Д.А. Транковского, который получил в последнее время широкое применение, посев проводится в капле питательной смеси, которая нанесена на предметное стекло (рис. 14), после чего стекла с посеянной пыльцой помещаются на подставки во влажную камеру – чашки Петри. (Опыт показал, что капли с питательной сре-

дой можно наносить прямо на внутреннюю сторону крышки чашки Петри, без предметных стекол). Для увлажнения на дно чашки Петри кладется смоченная водой фильтровальная бумага и закрывается крышкой.

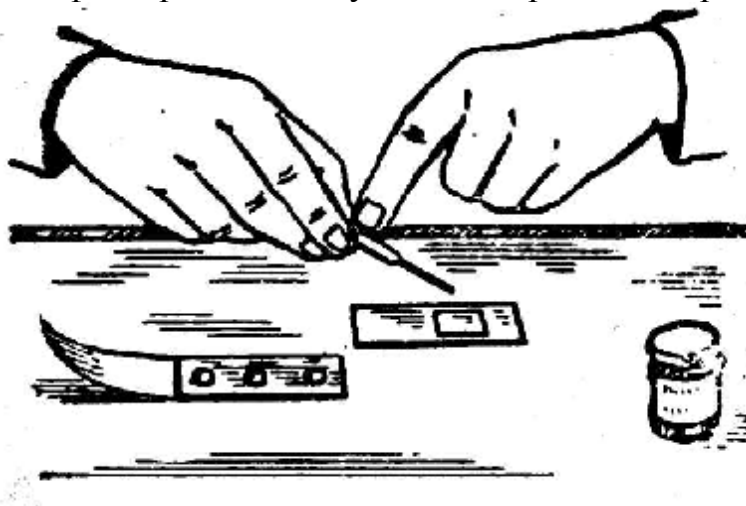


Рис. 14. Посев пыли.

Влажные камеры с посеянной пылью держат в затемненном месте. Пыльца прорастает вполне удовлетворительно при температуре от 12° до 24° (оптимальная температура +18-20°C).

В микроскоп пыльцу рассматривают обычно через сутки после посева, но при температуре +20-24°C для прорастания бывает достаточно 4-5 часов. Камеру или чашку Петри помещают на предметный столик микроскопа, рассматривают проросшую пыльцу и подсчитывают проросшие и непроросшие пыльцевые зерна. Во внимание принимаются только пыльцевые зерна, находящиеся в пределах капли. Пыльца, попав в питательный раствор, набухает и становится более округлой. По этому признаку их легко отличить от пыльцевых зерен, оказавшихся на сухой части стекла. Процент проросших пыльцевых зерен определяют не менее, чем в 3-х полях зрения, путем подсчета в каждом поле зрения проросших и не проросших пыльцевых зерен. Вычисляется процент прорастания (рис. 15).



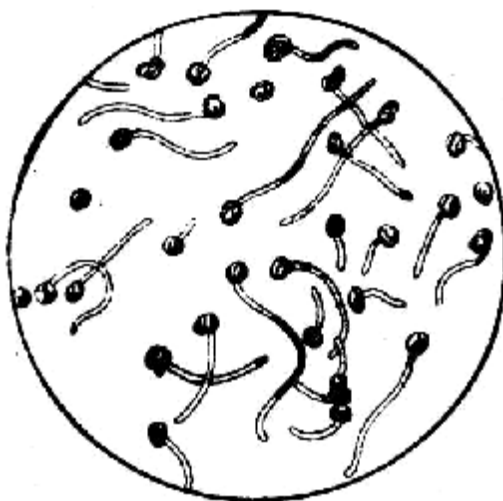


Рис. 15. Проросшая пыльца яблони в растворе сахарозы  
(в поле зрения микроскопа).

Метод испытания жизнеспособности пыльцы путем посева в искусственной среде имеет существенный недостаток: пыльца прорастивается в условиях, резко отличных от естественных. Вследствие этого наблюдаемая картина может в более или менее сильной степени отличаться от прорастания той же пыльцы на рыльцах опыленных цветков. Однако добавление к сахарному раствору (0,0005 – 0,001% борной кислоты, агар-агара) или введение в каплю отделенного от пестика рыльца растения того же ботанического вида несколько приближает к естественным условиям, но полностью устранить указанный недостаток не может.

#### *Оценка жизнеспособности пыльцы на рыльцах опыленных цветков*

Для более достоверной оценки жизнеспособности пыльцы несомненное значение имеет наблюдение над ее прорастанием непосредственно на рыльцах опыленных цветков.

С этой целью опыленные цветки через 1-2 суток после опыления фиксируются. При фиксации у цветка удаляется околоцветник пинцетом или ножницами. Если для изучения используется различная пыльца, то пестики различных комбинаций скрещивания помещаются либо в марлевые салфетки, на которые привешиваются этикетки с обозначением номера комбинации, либо пестики помещаются в отдельные пробирки.

Перед изучением верхнюю часть столбика с рыльцем отрезают ножницами или отщипывают пинцетом. Для того, чтобы пыльцевые трубки можно было легко различить среди сосочков рыльца проводят окрашивание метиленовой синью. Раствор приготавливают в дистиллированной воде концентрацией примерно от 0,01 до 0,1%. В результате окрашивания пыльцевые зерна и трубки ясно выделяются среди сосочков рыльца (рис. 16).

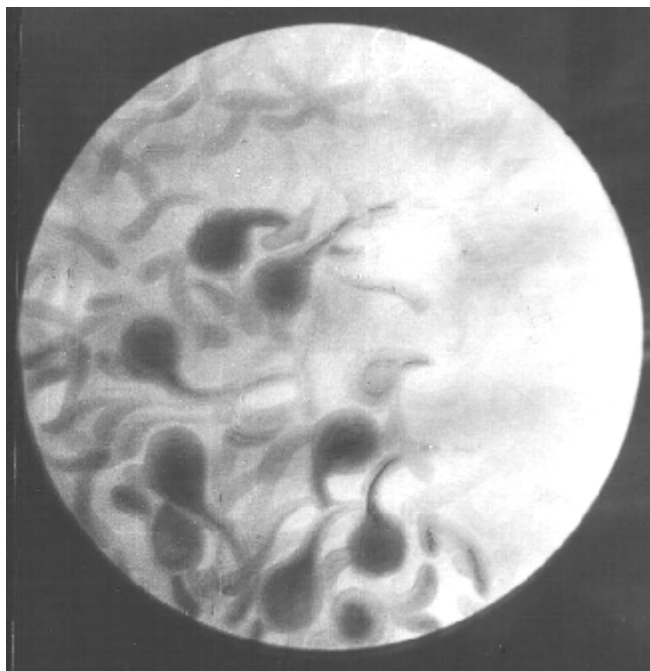


Рис. 16. Проросшая пыльца на рыльцах пестика.

Отделенную часть столбика с рыльцами помещают в каплю раствора метиленовой сини на предметное стекло, через 1-2 минуты краску удаляют фильтровальной бумагой и добавляют каплю глицерина, накрывают покровным стеклом и раздавливают, нажимая на покровное стекло пальцем.

При изучении прорастания пыльцы на рыльцах подсчитывают число проросших и непроросших пыльцевых зерен и определяют процент проросших. Этот метод также имеет недостатки. Непроросшие зерна плохо удерживаются на рыльцах и легко смываются при погружении в раствор краски или в фиксирующую жидкость. По этой причине завышается процент проросших пыльцевых зерен по сравнению с действительностью.

2. Метод В.С. Шардакова основан на том, что жизнеспособная пыльца содержит в большом количестве фермент пероксидазу, а поэтому легко дает окрашенное соединение при действии реактивов, содержащих бензидин. Нежизнеспособная пыльца не содержит пероксидазы, а поэтому не окрашивается.

Для проведения исследования жизнеспособности пыльцы в отдельных склянках из оранжевого стекла готовят четыре раствора.

1. 0,20 г бензидина основного в 100 мл 50%-го раствора этилового спирта;
2. 0,15 г нафтола в 100 мл 50%-го раствора этилового спирта;
3. 0,25 г натрия углекислого в 100 мл дистиллированной воды;
4. 0,3% раствор перекиси водорода.

Непосредственно перед употреблением растворы (1, 2 и 3) смешивают в небольших равных объемах. Эту смесь растворов и 4-й раствор наливают в отдельные капельницы.

Пыльцу помещают на предметное стекло и пипеткой прибавляют каплю смеси растворов (1, 2, 3) и через одну минуту добавляют каплю раствора 4. Перемешивают стеклянной палочкой и накрывают покровным стеклом.

Для плодовых и ягодных растений просмотр проводится сразу после нанесения капли раствора 4. Если многочисленные пузырьки выделившегося кислорода будут мешать изучению препарата, то их удаляют приподнятием покровного стекла. Живая пыльца окрашивается в ярко-розовый или темно-красный цвет благодаря наличию пероксидазы, а мертвая остается бесцветной или желтоватой. Подсчеты проводят не менее, чем в 3-х полях зрения.

Для свежесобранной пыльцы этот метод дает удовлетворительные результаты, но для хранившейся пыльцы результаты получаются несколько завышенные.

#### *Определение фертильности пыльцевых зерен*

Принято различать *жизнеспособность* и *оплодотворяющую способность* пыльцевых зерен. По определению Уолдена и Эверетта, жизнеспособность пыльцевых зерен - это способность мужского гаметофита к росту на соответствующих тканях пестика, а оплодотворяющая способность, или зиготический потенциал пыльцевого зерна – способность его вызывать полное оплодотворение. Оплодотворяющую способность пыльцевых зерен еще называют *фертильностью*. Наиболее надежное определение жизнеспособности и фертильности дают методы *in vivo*. Для сравнительных оценок можно применять и те, которые основаны на реакциях окрашивания. Для определения фертильности пыльцевых зерен используют два метода: ацетокарминовый и йодный.

**Ацетокарминовый метод.** Фиксируют соцветия или цветки со зрелой пылью в фиксаторе Карнуа. Продолжительность фиксации колеблется от 30 мин до нескольких часов. Материал промывают и хранят в 80%-м растворе этилового спирта. После хранения пыльник выкладывают на предметное стекло и раздавливают в капле ацетокармина. Убрав лишние ткани, препарат накрывают покровным стеклом и осторожно подогревают на спиртовке.

Можно определить фертильность пыльцы ацетокарминовым методом без предварительной фиксации, т.е. используя свежие пыльники. Нередко материал фиксируют в уксусном спирте (3: 1), а затем пыльцевые зерна сразу окрашивают ацетокармином.

У фертильных пыльцевых зерен зернистая цитоплазма и спермии окрашены в густой карминово-красный цвет. Стерильные пыльцевые зерна почти не окрашиваются ацетокармином или окраска неравномерна. Их содержимое часто отходит от оболочки и находится на разных стадиях отмирания. Спермиев в таких пыльцевых зернах нет (рис. 17).

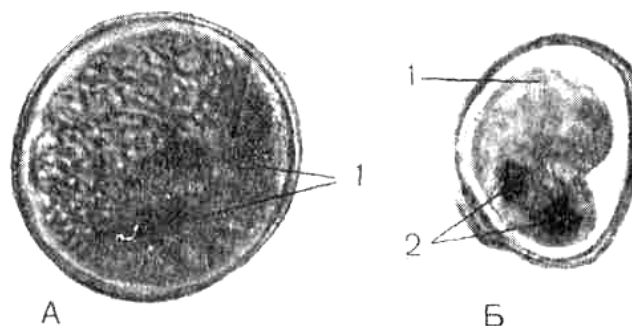


Рис.17 . Пыльцевые зерна пшеницы после окраски ацетокармином:  
*А* — фертильное; 1 - спермии; *Б* — стерильное пыльцевое зерно: 1 - содержимое пыльцевого зерна отошло от оболочки; 2- погибающие вегетативное и генеративное ядра.

*Йодный метод.* У некоторых культур, например у гречихи, пыльцевые зерна имеют толстую экзину, через которую трудно увидеть спермии при окрашивании ацетокармином. Удобнее йодный метод определения фертильности пыльцы. В основе его лежит определение крахмала при помощи йодной реакции. Фертильные и стерильные пыльцевые зерна отличаются по содержанию крахмала. Обычно фертильное пыльцевое зерно гречихи полностью заполнено крахмалом, а стерильное не имеет его совсем или содержит следы.

*Приготовление реактива.* Йодный раствор готовят по рецепту Грама: 2 г йодида калия растворяют в 5 мл дистиллированной воды при нагревании. Затем в раствор добавляют 1г металлического йода, доводят до 300 мл и хранят в склянке из оранжевого стекла.

Зрелые пыльники вскрывают двумя иглами на предметном стекле, смачивают йодным раствором и, удалив лишние ткани, накрывают покровным стеклом. Под микроскопом можно легко отличить фертильные пыльцевые зерна по темно-фиолетовому (почти черному) цвету. Стерильные пыльцевые зерна остаются неокрашенными, так как не содержат крахмала или имеют его следы. Неокрашенными оказываются и оболочки пыльцевых зерен.

Однако обнаружено также, что пыльцевые зерна, несущие спермин, не всегда фертильны, даже если в них есть крахмал.

#### Объекты

1. Пыльца различных плодовых, ягодных растений и полевых культур.
2. Зафиксированные, опыленные пестики плодовых, овощных, полевых культур.

### Оборудование, инвентарь, материалы

1. Биологические микроскопы
2. Окуляр с указателем
3. Сетчатые окуляр-микрометры
4. Пинцеты с острыми концами
5. Препаровальные иглы
6. Предметные стекла с приспособлениями для влажных камер
7. Покровные стекла
8. Стеклянные палочки
9. Дистиллированная вода
10. Вазелин чистый
11. Растворы сахарозы
12. Метиленовая синь, ацетокармин, йодный раствор
13. Растворы для окраски пыльцы по методу Шардакова
14. Фильтровальная бумага
15. Глицерин
16. Чашки Петри
17. Фильтры

### **Тема 7. Люминисцентный метод определения жизнеспособности пыльцы**

Метод люминисцентной микроскопии позволяет проанализировать прогамную и постгамную этапы процесса оплодотворения.

Метод люминисцентной микроскопии основан на том, что некоторые вещества при освещении коротковолновыми лучами (ультрафиолетовыми, рентгеновскими и др.). Способны люминисцировать, т.е. светиться желто-зеленым или оранжевым светом. Способность веществ излучать свет называется первичной люминисценцией. Если вещество не люминисцирует, то его можно обработать специальными красителями – флюорохромами. В этом случае наблюдается вторичная или наведенная люминисценция. Наблюдать люминисценцию можно в обычном биологическом микроскопе при помощи специального устройства ОИ-17 с ртутной лампой, в качестве источника света. Но удобнее всего для этой цели пользоваться и люминисцентными микроскопами: МЛ-2, МЛ-3, МЛ-4. У этих микроскопов источником света служит кварцевая или ртутно-кварцевая лампа.

Для приготовления препаратов предварительно проводится опыление цветков различных плодовых культур пыльцой другого сорта. Затем опыленные цветки темпарально фиксируются: через час, 6 часов, 24 часа, 48, 72 часа после опыления.

## I. Фиксация:

В качестве фиксатора для этих целей лучше использовать фиксатор Чемберлена, который состоит: из 5 частей 40% формалина; 5 частей ледяной уксусной кислоты и 90 частей 70% этилового спирта или фиксатор Карнуа: (100мл спирта – ретификата 90-96 %, 10мг хлороформа, 10 капель ледяной уксусной кислоты). В фиксаторе материал может находиться долго, минимальное время фиксации 12 часов. Фиксацию проводят в бюксах или пенициллиновых флаконах, можно пестики помещать в марлевые салфетки, куда помещается этикетка с указанием объекта и времени фиксации. Салфетки с пестиком помещают в банку с притертой пробкой и заливают фиксатором. После фиксации материал может долго храниться в 75% спирте.

## II. Промывка, мацерация, окрашивание:

1. Слить 75 % спирт в баночку.
2. Однократная промывка пестиков водопроводной водой.
3. Мацерация в 1н NaOH – 9 часов (или 2н NaOH – 6 часов). Готовим раствор из расчета: 40г на 1л, т.е. 12г NaOH на 300мл дистиллированной воды.
4. Промывка пестиков водопроводной проточной водой 1ч, для чего заливаем бутылочки с пестиками полностью водопроводной водой, ставим в огромную чашку Петри, заливаем её водой и пускаем воду не сильной струей.
5. Сливаем водопроводную воду и заливаем дистиллированной водой на 10-15 минут.
6. Слить дистиллированную воду и приступить к окрашиванию.
7. Для окрашивания пестиков используют анилиновый синий в концентрации 0,1%. Яркость свечения пыльцевых трубок достигается за счет трехзамещенного фосфата калия ( $K_3PO_4$ ), который готовится в виде 1% раствора. Однопроцентный раствор трехзамещенного фосфата калия смешивается в объеме (одной части  $K_3PO_4$  и 3-х частей флюорохрома (0,1% анилинового голубого). В эту смесь помещают пестики на сутки. При необходимости раствор красителя можно заменять и объект в красителе может находиться долго до 7 дней.

### III. Приготовление препарата.

На предметное стекло в каплю смеси ( $K_3PO_4$  х 0,1% анилинового голубого) помещают пестики (при необходимости пестики разрезают на части, завязи разрезают вдоль) покрывают покровным стеклом и очень осторожно раздавливают (легким постукиванием обратной стороной карандаша или препаровальной иглы). Готовые препараты просматривают с помощью микроскопа МЛ-2, пыльцевые трубки в тканях пестика светятся ярко желтым цветом с золотистым оттенком.

Свечение вызывается за счет образования комплексов красителя с полисахаридной каллозой, которая входит в состав оболочек пыльцы и пыльцевых трубок, и действием ультрафиолетовых лучей.

#### Задание

1. Приготовить препараты из зафиксированных флуорохромированных пестиков плодовых культур (яблоня, вишня, смородина) и посмотреть под люминисцентным микроскопом.

2. Изучить и проанализировать прорастание пыльцы и характер роста пыльцевых трубок в пестиках.

Оборудование: Люминесцентные микроскопы (МЛ - 2, Люмам - И1), пинцеты, препаровальные иглы, предметные и покровные стекла.

## Раздел II. ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ ПРИ ВНУТРИВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ

Изучение наследования признаков в гибридном потомстве, полученном при внутривидовом скрещивании, называют *гибридологическим анализом*.

Метод гибридологического анализа был разработан чешским ученым Г. Менделем (1865) и в настоящее время является основным в генетических исследованиях. Метод гибридологического анализа складывается из этапов:

1. Подбор родительских пар, различающихся по альтернативным признакам, т.е. контрастным (красный – белый; желтый – зеленый и т.д.).

2. Проверка исходных форм в течение 2-3 поколений на чистоту – гомозиготность.

3. Скрещивание. Различают: моногибридное, ди- и полигибридное скрещивание. При скрещивании гомозиготных родителей получают первое поколение. Полученные гибриды первого поколения размножают либо самоопылением, либо «сестринскими» скрещиваниями и получают второе поколение.

4. В каждом поколении проводится строгий количественный учет растений по изучаемым признакам и делаются выводы о характере расщепления.

При анализе результатов скрещивания пользуются общепринятыми символами и условными обозначениями.

Скрещивание принято обозначать знаком умножения –  $\times$ , материнскую особь знаком - ♀, отцовскую - ♂. Материнская особь пишется на первом месте, отцовская – на втором (♀  $\times$  ♂). Родительские особи, взятые для скрещивания, обозначают латинской буквой «Р» (parentes – родители). Полученное потомство от скрещивания родительских форм, называют гибридами, а совокупность гибридов - гибридным поколением или гибридным потомством, которое обозначается латинской буквой F (filii – дети). Цифрой возле буквы F обозначается поколение: первое -  $F_1$ , второе -  $F_2$  и т.д.

Альтернативные признаки детерминируются генами, локализованными в одинаковых локусах (участках) гомологичных хромосом. В. Иогансен (1926) предложил гены, обуславливающие альтернативные признаки назвать аллелями. Аллель, обуславливающий доминантный признак, называют доминантным аллелем, который обозначается заглавной буквой латинского алфавита – А, В, С, R и т.д., как это было предложено Г. Менделем. Доминантный признак – это преобладающий, подавляющий. Рecessивный аллель обуславливает проявление recessивного признака и обо-



значается строчной буквой – а, в, с, г и т.д. Рecessивный признак – это подавляемый, скрытый, непроявляющийся.

Доминантный и рецессивный аллели находятся в одинаковых локусах гомологических хромосом и в мейозе гомологичные хромосомы расходятся в дочерние клетки, каждая гамета при этом получает только один аллель «А» или «а». При оплодотворении гаметы сливаются, восстанавливается диплоидный набор хромосом и каждая соматическая клетка будет содержать два аллеля одного гена – АА, Аа или аа.

Если в учет при скрещивании берется не один признак, а 2 или более, то и каждая соматическая клетка будет содержать 4 аллеля – ААВВ; если 3, то имеет 6 – ААВВСС, половая клетка соответственно 2 аллеля – АВ; 3 аллеля - АВС.

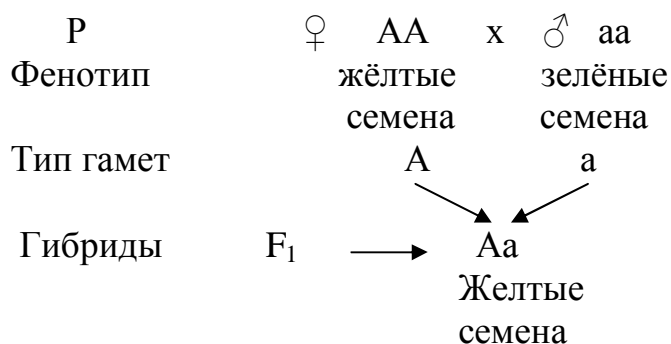
## Тема 1. Решение задач на моногибридное скрещивание

*Моногибридное скрещивание* – это такое скрещивание, при котором родительские пары различаются по одной паре альтернативных (контрастных) признаков.

Г. Мендель при скрещивании гороха (*Pisum sativum*) учитывал альтернативные признаки по окраске семян гороха («А» - желтая окраска и «а» - зеленая окраска семян).

При скрещивании гомозиготной особи по признаку желтой окраски «АА» с гомозиготной особью по зеленой окраске «аа» Г.Мендель наблюдал единообразие по фенотипу и генотипу в первом поколении. Так как гомозигота, образовавшаяся от слияния гамет несущих одинаковые гены «А» или «а» и гетерозигота – это зигота, образовавшаяся от слияния гамет несущих различные гены «А» и «а», то гомозиготные родители будут образовывать только один тип гамет: первый доминантный родитель «А», а второй рецессивный «а».

Используя буквенную символику, составим схему скрещивания.



Гибриды первого поколения «Аа» были гетерозиготны и имели все семена жёлтой окраски, т.е. желтая окраска оказалась преобладающей, а зеленая окраска не проявилась, т.е. была рецессивной.

В 1909 году В. Иогансен ввел понятия генотип, фенотип. *Генотип* – совокупность генов. Совокупность генов может быть гомозиготной или гетерозиготной. *Фенотип* – совокупность фенотипов или внешних признаков.

Так в первом поколении при скрещивании гомозиготных особей по доминантным и рецессивным аллелям гибриды имели один генотип, один фенотип, т.е. потомство было единообразным. Г. Менделем было сформулировано правило о единообразии или доминировании гибридов первого поколения. Во втором поколении, полученном от скрещивания гибридов F<sub>1</sub> между собой, наблюдалось расщепление. Для анализа расщепления удобно пользоваться решёткой Пеннета (Р. Пеннет предложил типы гамет матери расположить по вертикали, типы гамет отца по горизонтали), образовавшееся потомство от слияния соответствующих типов гамет располагается внутри решётки.

♀Аа x ♂Аа

F <sub>2</sub>	♀ \ ♂	А	а
	♀	А	а
	♂	А	а
	♀	АА желтые семена	Аа желтые семена
	♂	Аа желтые семена	Аа зеленые семена

Образовавшиеся от такого скрещивания гаметы сливаются так: гамета «А» сливается с гаметой «А», равно вероятно, как и гаметы «А» с «а» и «а» с «а». Следовательно, в потомстве будут образовываться генотипы АА, Аа, Аа, аа, т.е. на одну гомозиготу АА – две гетерозиготы Аа и одна гомозигота аа, т.е. расщепление в F<sub>2</sub> по генотипу соответствует 1:2:1, по фенотипу - 3 части жёлтосеменных и 1 часть зелёносеменных растений (3:1). Однако, такое расщепление возможно лишь при *полном доминировании*.

При *неполном доминировании* гетерозигота даёт проявление в фенотипе промежуточного признака. Например: скрещиваются гомозиготные красноцветковые и белоцветковые растения ночной красавицы, в потомстве F<sub>1</sub> образуются розовоцветковые растения. Во втором поколении расщепление по фенотипу и по генотипу совпадает и соответствует 1:2:1, то есть по фенотипу на 1 часть красноцветковых 2 части розовоцветковых и 1 часть белоцветковых; по генотипу на 1 часть гомозигот по доминанту (RR) приходится 2 гетерозиготы (Rr) и одна часть гомозигот по рецессиву (rr).

Для анализа гибридов первого поколения Г. Мендель проводил анализирующее скрещивание - это такое скрещивание, при котором гибриды первого поколения возвратно скрещиваются с рецессивным родителем и потомство обозначается  $F_a$ .

В потомстве  $F_1$  (в гетерозиготе) могут одновременно проявляться признаки обоих родителей. Этот тип наследования получил название *кодоминирования*. Его примером служит наследование группы крови у человека и животных, окраска шерсти у крупного рогатого скота.

#### Задание

1. У томата нормальная высота растений  $A$  доминирует над карликовостью  $a$ . Определить фенотип, генотип и тип гамет, следующих растений:  $AA$ ,  $Aa$ ,  $aa$ .

2. У томата ген округлой формы доминирует над грушевидной. Каковы генотипы родительских растений, если в потомстве получилось растений с округлыми и грушевидными плодами поровну.

3. Дурман, имеющий пурпурные цветы, дал при самоопылении 10 потомков с пурпурными и 3 с белыми цветками. Какие выводы можно сделать о наследовании окраски цветов у растений этого вида? Какая часть потомства  $F_2$  не даст расщепления при самоопылении?

4. У морских свинок ген мохнатой шерсти ( $R$ ) доминирует над геном гладкой шерсти ( $r$ ). Мохнатая свинка при скрещивании со свинкой гладкой шерсти дала 18 мохнатых и 20 гладких потомков. Каков генотип родителей и потомства? Могли бы у этих свинок родиться только гладкие особи?

5. У фасоли черная окраска семян доминирует над белой. При самоопылении черносемянного растения получили  $\frac{3}{4}$  растений черносемянных и  $\frac{1}{4}$  белосемянных. Определите генотип исходного растения.

6. У гороха желтая окраска семян доминирует над зеленой. Определить окраску семян у растений, полученных в результате скрещиваний:

а)  $AA \times aa$ ; б)  $Aa \times Aa$ ; в)  $Aa \times aa$ .

7. У гороха желтая окраска семян ( $A$ ) доминирует над зеленой ( $a$ ). Гомозиготное растение с желтыми семенами было опылено пыльцой гомозиготного растения с зелеными семенами. Всего в  $F_1$  было получено 10 растений, от самоопыления которых в  $F_2$  было получено 64 семени.

1. Сколько разных фенотипов может быть в  $F_1$ ?

2. Сколько растений  $F_1$  имели желтую окраску?

3. Сколько растений в  $F_2$  могут иметь желтые семена?
4. Сколько растений в  $F_2$  имеют рецессивные признака?
5. Сколько генотипов образуется в  $F_2$ ?

8. У гороха гладкая форма семян (ген А) доминирует над морщинистой (ген а). Гетерозиготные растения с гладкими семенами были опылены пыльцой растений с морщинистыми семенами. В  $F_a$  получили 480 семян.

1. Сколько типов гамет может образовать материнское растение?
2. Сколько типов гамет образует отцовское растение?
3. Сколько семян  $F_a$  могут быть гетерозиготными?
4. Сколько семян  $F_a$  могут дать нерасщепляющееся потомство?
5. Сколько морщинистых семян может быть получено в  $F_a$ ?

9. У гороха высокий рост стебля доминирует над низким. Низкорослый сорт гороха скрещен с гомозиготным высокорослым сортом. Растения  $F_2$  получены в результате самоопыления гибридов  $F_1$ . В  $F_2$  получено 88 растений.

1. Сколько различных фенотипов могут иметь растения  $F_1$ ?
2. Сколько различных генотипов могут иметь растения  $F_1$ ?
3. Сколько разных фенотипов будет в  $F_2$ ?
4. Сколько растений  $F_2$  будут низкорослыми?
5. Сколько растений  $F_2$  могут быть гетерозиготными?

10. У моркови желтая окраска корнеплода доминирует над красной. Гомозиготное растение с красным корнеплодом скрестили с гомозиготным растением, имеющим желтый корнеплод. Получили 10 растений  $F_1$ . Растения  $F_1$  переопылили между собой и получили 100 растений  $F_2$ .

1. Сколько растений  $F_1$  могут быть гетерозиготными?
2. Сколько различных типов гамет могут образовать растения  $F_1$ ?
3. Сколько различных генотипов может быть в  $F_2$ ?
4. Сколько доминантных гомозиготных растений будет в  $F_2$ ?
5. Сколько растений  $F_2$  будет иметь красную окраску корнеплода?

11. У пшеницы красная окраска колоса является доминантной по отношению к белой. Гомозиготное красноколосое растение было опылено пыльцой белоколосого растения. От самоопыления растений  $F_1$  было получено 96 растений  $F_2$ .

1. Сколько различных типов гамет могут образовать растения  $F_1$ ?
2. Сколько различных фенотипов может образоваться в  $F_2$ ?
3. Сколько растений  $F_2$  могут быть белоколосыми?
4. Сколько растений  $F_2$  могут быть гетерозиготными?
5. Сколько гомозиготных красноколосых растений может образоваться в  $F_2$ ?

12. У пшеницы безостость доминирует над остистостью. Гетерозиготное безостое растение скрестили с остистым. В  $F_a$  получено 24 растения.

1. Сколько типов гамет может образовать остистое растение?
2. Сколько типов гамет образует гетерозиготное растение?
3. Сколько в  $F_a$  может быть остистых растений?
4. Сколько различных генотипов может быть в  $F_a$ ?
5. Сколько растений  $F_a$  могут быть гетерозиготными?

13. У растений дурмана пурпурная окраска цветков доминирует над белой. Гетерозиготное растение, имеющее пурпурную окраску цветков, при самоопылении дало 44 потомка.

1. Сколько разных типов гамет может образовать гетерозиготное растение?
2. Сколько разных генотипов среди потомков  $F_2$ ?
3. Сколько разных фенотипов среди потомков  $F_2$ ?
4. Сколько растений, полученных от этого скрещивания, были гетерозиготными?
5. Сколько растений в  $F_2$  могут быть с пурпурным венчиком?

14. У пшеницы было скрещено красноколосое растение с белоколосым. В  $F_1$  получили 18 красноколосых растений, от самоопыления которых вырастили 88 растений  $F_2$ .

1. Сколько типов гамет образует гетерозиготное растение?
2. Сколько различных фенотипов может образоваться в  $F_1$ ?
3. Сколько растений в  $F_2$  могут быть гетерозиготными?
4. Сколько растений в  $F_2$  могут быть доминантными гомозиготами?
5. Сколько растений в  $F_2$  могут иметь красную окраску колоса?

15. У пшеницы ген карликовости стебля доминирует над геном нормального роста. Гомозиготное карликовое растение было опылено пыльцой нормального растения. От самоопыления растений  $F_1$  получили 192 растения  $F_2$ .

1. Сколько различных типов гамет может образовать растение  $F_1$ ?
2. Сколько различных фенотипов может быть в  $F_1$ ?
3. Сколько фенотипов будет в  $F_2$ ?
4. Сколько гетерозиготных растений может быть в  $F_2$ ?
5. Сколько растений нормального роста образуется в  $F_2$ ?

16. У пшеницы стекловидная консистенция зерна доминирует над мучнистой. Гетерозиготное растение со стекловидным зерном было опылено пылью растения с мучнистой консистенцией. В  $F_B$  получено 244 растения.

1. Сколько различных фенотипов может быть в  $F_B$ ?
2. Сколько типов гамет даст гетерозиготное растение?
3. Сколько гетерозиготных растений может быть в  $F_B$ ?
4. Сколько разных генотипов в  $F_B$ ?
5. Сколько растений с мучнистым зерном может быть в  $F_B$ ?

17. У ячменя пленчатость доминирует над голозерностью. Было проведено скрещивание гомозиготного пленчатого сорта с голозерным. В  $F_1$  выращено 12 растений. От самоопыления растений  $F_1$  получили 480 семян  $F_2$ .

1. Сколько растений  $F_1$  могут быть гетерозиготными?
2. Сколько типов гамет может образовать голозерное растение?
3. Сколько разных генотипов в  $F_2$ ?
4. Сколько семян  $F_2$  могут быть пленчатыми?
5. Сколько семян  $F_2$  могут быть голозерными?

18. У фигурной тыквы белая окраска плода доминирует над желтой. От скрещивания гомозиготного растения с белыми плодами с растением, имеющим желтые плоды, получили 25 растений. В результате возвратного скрещивания гибридов  $F_1$  с родительской формой, имеющей доминантные признаки, получили 1600 растений.

1. Сколько растений  $F_1$  имели белые плоды?
2. Сколько типов гамет может образовать растение  $F_1$ ?
3. Сколько различных фенотипов может образоваться в  $F_B$ ?
4. Сколько растений  $F_B$  могли иметь белую окраску плодов?
5. Сколько растений из 200, полученных от возвратного скрещивания рецессивной родительской формой, могли иметь желтые плоды?

19. У томата округлая форма плода доминирует над овальной. От скрещивания гомозиготного растения с круглыми плодами с растением, имеющим овальные плоды, в  $F_1$  получили 30 растений, в  $F_2$  - 432 растения.

1. Сколько типов гамет может образовать растение с овальными плодами?
2. Сколько растений  $F_1$  могут иметь округлые плоды?
3. Сколько разных генотипов в  $F_1$ ?
4. Сколько растений  $F_2$ , имеющих округлую форму плодов, могут давать нерасщепляющееся потомство?
5. Сколько растений  $F_2$  могут иметь овальную форму плодов?

20. У овса ген раннеспелости доминирует над геном, определяющим позднеспелость. От скрещивания двух гетерозиготных раннеспелых сортов в потомстве было получено 256 растений.

1. Сколько различных фенотипов может образоваться в потомстве?
2. Сколько различных генотипов может образоваться в потомстве?
3. Сколько раннеспелых растений может быть в потомстве?
4. Сколько гомозиготных раннеспелых растений может быть?
5. Сколько типов гамет может образовать каждая из родительских форм?

21. У собак черная окраска шерсти доминирует над коричневой. Коричневая самка, оба родителя которой были черными, спаривалась с гетерозиготным черным самцом, в результате чего родилось 12 щенят.

1. Сколько типов гамет образует коричневая самка?
2. Сколько типов гамет образует черный самец?
3. Сколько щенят могли иметь коричневую масть?
4. Сколько разных фенотипов получилось в потомстве?
5. Сколько щенят из 6, полученных от скрещивания данного самца с черной самкой, могут иметь черную масть?

22. У овса нормальный рост (ген - А) доминирует над гигантским ростом (ген - а). Гетерозиготное растение с нормальным ростом было скрещено с гигантским растением. В  $F_1$  получено 192 растения нормального роста.

1. Сколько типов гамет образует материнское растение?
2. Сколько различных генотипов могут иметь растения  $F_1$ ?
3. Сколько растений  $F_1$  будут гетерозиготными?
4. При скрещивании гетерозиготного растения с растением нормального роста получено 24 растения. Сколько из них могут быть гетерозиготными?
5. Сколько растений при втором скрещивании могут иметь нормальный рост?

23. У томатов ген круглой формы плода доминирует над геном, обуславливающим развитие грушевидной формы. От скрещивания гомозиготного растения с круглой формой плода с растением, имеющим грушевидную форму, было получено 8 растений  $F_1$  и 48 растений  $F_2$  от самоопыления  $F_1$ .

1. Сколько типов гамет может образовать растение с грушевидными плодами?
2. Сколько растений  $F_1$  могут быть гетерозиготными?
3. Сколько растений  $F_2$  могут быть гетерозиготными?

4. Сколько растений  $F_2$  дадут нерасщепляющееся потомство?

5. Сколько растений  $F_2$  дадут нерасщепляющееся потомство с круглой формой плода?

24. Группа крови у человека определяется тремя аллелями одного локуса. Гены принято обозначать  $I^A$ ,  $I^B$ ,  $I^O$ . В различных сочетаниях генов образуются 4 группы крови: первая с генотипом -  $I^O I^O$ , вторая -  $I^A I^A$ , или  $I^A I^O$ , третья -  $I^B I^B$  или  $I^B I^O$ , четвертая -  $I^A I^B$ . Мать со II группой крови родила ребенка с I группой крови. Установите возможные группы крови отца.

25. В родильном доме перепутали двух девочек. Родители одной из них имеют I и II группы крови, родители другой - II и IV. Исследование показало, что дети имеют I и IV группы крови. Определите, кто чья дочь.

26. От скрещивания земляники с красными и белыми ягодами в  $F_1$  было получено 12 растений. Все они имели ягоды розового цвета. В  $F_2$  было получено 336 растений с розовыми ягодами, и 336 растений с красными и белыми ягодами.

1. Сколько типов гамет может образовать растение с розовыми ягодами?

2. Сколько разных генотипов может быть в  $F_2$ ?

3. Сколько растений  $F_2$  могут иметь красную окраску ягод?

4. Сколько растений  $F_2$  с красными ягодами могли дать нерасщепляющееся потомство?

5. Сколько растений  $F_2$  с белыми ягодами могли дать нерасщепляющееся потомство?

27. При скрещивании растений львиного зева с широкими и узкими листьями между собой во втором поколении появляется, кроме исходных типов, еще часть растений с листьями промежуточной ширины. Как идет расщепление во втором поколении и почему?

28. У сорта бобов при самоопылении растения, дающего светло-пятнистые семена, в потомстве было получено  $\frac{1}{2}$  растений со светло-пятнистыми семенами,  $\frac{1}{4}$  - с темно-пятнистыми и  $\frac{1}{4}$  - без пятен. Определите характер наследования окраски семян и генотип родительского растения.



## Тема 2. Решение задач на дигибридное скрещивание

*Дигибридное скрещивание* – скрещивание, при котором родительские пары различаются по двум парам альтернативных признаков.

Например, скрещиваются гомозиготные особи по окраске и характеру поверхности семян:

Генотипы	→	ААВВ	х	аавв
Фенотипы	→	жёлтые гладкие семена		зелёные морщинистые семена

Тип гамет		АВ		ав
		↙		↘
гибриды F <sub>1</sub>		АаВв		
		Желтые гладкие семена		

Так как оба родителя гомозиготны, то дают по одному типу гамет «АВ» и «ав». При слиянии этих гамет образуются гетерозиготы «АаВв», т.е. все потомки первого поколения будут иметь гетерозиготный генотип и по фенотипу будут все с желтыми гладкими семенами. Что соответствует первому правилу Менделя - единообразия гибридов первого поколения.

При скрещивании гибридов F<sub>1</sub> между собой, каждый родитель ♀АаВв х ♂АаВв дает уже не два типа гамет, а четыре (2<sup>2</sup>). Составим решетку Пеннета:

♀\♂	AB	Ab	aB	ab
AB	ААВВ	ААВв	АаВВ	АаВв
Ab	ААВв	ААвв	АаВв	Аавв
aB	АаВВ	АаВв	aaВВ	aaВв
ab	АаВв	Аавв	aaВв	aaвв

Оказалось, что расщепление по фенотипу будет соответствовать 9/16 АВ (жёлтых гладких), 3/16 Ав (жёлтых морщинистых), 3/16 аВ (зелёных гладких) и 1/16 ав (зелёных морщинистых). По генотипу: ААВВ-1; ААВв-1; ааВВ-1; аавв-1; Аавв-2; АаВВ-2; ААВв-2; ааВв-2; АаВв-4. Количество генотипов в F<sub>2</sub> будет 9, т.е. (3)<sup>2</sup>.

Теперь проведём анализ отдельно по каждому признаку.

по окраске: жёлтых всего 12 - зелёных всего 4, т.е. (12:4) или (3:1)

по поверхности: гладких 12 - морщинистых 4, т.е. (12:4) или (3:1)

Индивидуально расщепление по каждому признаку соответствует 3:1, т.е. признаки комбинируются независимо друг от друга, частота встречи гамет равновероятна.

При решении задач на ди-, три- и полигибридное скрещивание необходимо пользоваться формулой бинома Ньютона  $(3+1)^n$ , где  $n$  – число анализируемых признаков. Так при тригибридном скрещивании расщепление будет соответствовать  $(3+1)^3$ , т.е.

27/64 ABC: 9/64 ABc: 9/64 AbC: 9/64 aBC: 3/64 abC : 3/64 aBc : 3/64 Abc : 1/64 abc.

Количество типов гамет рассчитывается по формуле  $2^n$ , типов фенотипов  $2^n$  и генотипов  $3^n$ , где « $n$ » число анализируемых признаков.

### Задание

1. Какие типы гамет могут образовать следующие генотипы:

а) AABV; б) AaBV; в) AaBv; г) AAВв; д) aaBV; е) aавв.

2. У гороха желтая окраска семян – доминантный признак, а зеленая – рецессивный. Гладкая форма семян доминирует над морщинистой. Определить тип гамет, фенотип следующих генотипов: а) AaBv; б) AaBV; в) aaBv; г) AAВв.

3. Определить фенотип семян гороха в потомстве следующих скрещиваний:

а) AABV x aавв; б) AAВв x aaBV; в) AaBv x AaBv; г) aaBv x Aавв; д) AaBv x aавв.

4. Растение флоксов, имеющее белые цветки и плоский венчик, скрещенное с растением, имеющим белые цветки и воронковидный венчик, дало в потомстве 63 белых воронковидных, 58 белых плоских, 18 кремовых воронковидных и 22 кремовых плоских. Это же растение, скрещенное с кремовым плоским, дало 37 белых плоских и 41 кремовое плоское. Определите генотипы всех трех родительских растений.

5. У томатов красная окраска плодов доминантна по отношению к желтой, а нормальный рост по отношению к карликовому. Имеются сорта: желтоплодный с нормальным ростом и красноплодный карликовый. Как целесообразнее из этих сортов получить новые: красноплодный нормальный и желтоплодный карликовый? Какой сорт получить легче?

6. Растение дурмана с пурпурными цветками и гладкими коробочками, скрещенное с растением, имеющим пурпурные цветки и колючие коробочки, дало в потомстве  $\frac{3}{8}$  пурпурных колючих,  $\frac{3}{8}$  пурпурных гладких,  $\frac{1}{8}$  белых колючих и  $\frac{1}{8}$  белых гладких. Объясните результаты, если колючие коробочки - доминантный признак.

7. При скрещивании двух растений тыквы, имеющих белую окраску и сферическую форму плодов, между собой получены семена, из которых, однако, возшло только два растения. Одно из них оказалось с белыми сферическими плодами, а другое - с желтыми удлинёнными. С какими плодами могли бы появиться еще растения тыквы, если бы возшло больше семян?

8. При скрещивании растений земляники с усами и розовыми ягодами в потомстве появляются растения безусые с розовыми ягодами, с усами с красными ягодами и другие. Можно ли вывести из этого материала сорт земляники с усами и розовыми ягодами?

9. У львиного зева красная окраска цветков неполно доминирует над белой, а узкие листья - над широкими. Скрещиваются растения с розовыми цветками и листьями промежуточной ширины с растениями, имеющими белые цветки и узкие листья. Какого потомства и в каком соотношении можно ожидать от этого скрещивания?

10. Из собранного в хозяйстве урожая томата оказалось 36 т гладких красных плодов и 12 т пушистых красных плодов. Сколько в урожае будет желтых пушистых плодов, если исходный материал был гетерозиготен по обоим признакам?

11. Красная окраска ягоды земляники неполно доминирует над белой, а нормальная чашечка - над листовидной. Определите возможные фенотипы потомства, полученного от скрещивания растений земляники с розовыми ягодами и промежуточной формой чашечки между собой.

12. У гороха желтая окраска семян доминирует над зеленой, а гладкая форма семян над морщинистой. Оба признака наследуются независимо. Гомозиготное растение с желтыми гладкими семенами было опылено растением с зелеными морщинистыми семенами. В  $F_1$  было получено 15 растений, от самоопыления которых в  $F_2$  получено 480 семян.

1. Сколько разных фенотипов может быть у растений  $F_1$ ?
2. Сколько растений  $F_1$  могут дать расщепляющееся потомство?
3. Сколько разных фенотипов может быть в  $F_2$ ?
4. Сколько семян  $F_2$  могут быть желтыми морщинистыми?
5. Сколько семян  $F_2$  могут быть желтыми гладкими?

13. У гороха желтая окраска семян доминирует над зеленой, а гладкая форма семян над морщинистой. Оба признака наследуются независимо. Гетерозиготные растения с желтыми гладкими семенами были опылены пыльцой растения с зелеными морщинистыми семенами. В  $F_a$  получили 248 семян.

1. Сколько разных типов гамет могут образовать материнские растения?
2. Сколько разных типов гамет могут образовать отцовские растения?
3. Сколько в  $F_a$  может быть желтых гладких семян?
4. Сколько семян  $F_a$  могут дать нерасщепляющееся потомство по обоим признакам?
5. Сколько морщинистых семян может быть получено в  $F_a$ ?

14. У дурмана пурпурная окраска цветков доминирует над белой, а колючие семенные коробочки – над гладкими. Признаки наследуются независимо. В  $F_1$  получили 55 растений, в  $F_2$  - 400.

1. Сколько типов гамет может образовать материнское растение?
2. Сколько растений  $F_1$  будут гетерозиготными?
3. Сколько растений  $F_2$  могут иметь пурпурную окраску цветков и гладкие коробочки?
4. Сколько растений  $F_2$  могут иметь белую окраску?
5. Сколько генотипов образуется в  $F_2$  ?

15. У сорта пшеницы ген опушенности колоса доминирует над геном, который обуславливает неопушенный колос, а ген карликовости стебля над геном нормального роста. Оба признака наследуются независимо. Гомозиготное растение с опушенным колосом и карликовым стеблем было опылено пыльцой растения с неопушенным колосом и нормальным ростом. В  $F_1$  получено 16 растений, от самоопыления которых в  $F_2$  было получено 320 растений.

1. Сколько растений  $F_1$  могут иметь опушенный колос и карликовый стебель?
2. Сколько типов гамет могут образовать растения  $F_1$  ?
3. Сколько разных фенотипов могут иметь растения  $F_2$ ?
4. Сколько растений  $F_2$  могут иметь опушенный колос и карликовый стебель?
5. Сколько растений  $F_2$  могут иметь неопушенный колос и нормальный рост?

16. У человека имеется два вида слепоты. Каждая из них определяется своим рецессивным геном, который наследуется независимо. В семье оба родителя гомозиготные слепые, но слепота каждого из них детерминирована разным геном.

1. Сколько детей из трех родившихся могут быть зрячими?
2. Сколько зрячих детей может родиться в другой семье (всего детей восемь), если отец зрячий, но мать его была слепой по двум генам слепоты, а жена – тоже слепая по одному гену и гетерозиготна по другому?
3. Сколько детей в этой семье могут быть слепыми по одному гену?
4. В семье отец и мать зрячие, но известно, что бабушка страдала слепотой, обусловленной одним геном, а дедушка был слепым по двум генам. Другие члены этой семьи имели нормальное зрение, и в их семьях слепых не было. Сколько детей из восьми родившихся могут быть зрячими?
5. Сколько слепых детей могут иметь оба гена слепоты в гомо- или гетерозиготном состоянии?

17. Глаукома – тяжелое наследственное заболевание, обуславливающее слепоту у людей в пожилом возрасте. Она проявляется в двух формах. Первая форма детерминирована доминантным геном, вторая – рецессивным. Обе формы наследуются независимо. Мать страдает глаукомой и имеет оба гена в гетерозиготном состоянии, отец также страдает глаукомой, но она детерминирована только вторым рецессивным геном. В семье родилось восемь детей.

1. Сколько типов гамет может образовать мать?
2. Сколько типов гамет может образовать отец?
3. Сколько разных генотипов могут иметь дети, родившиеся от этого брака?
4. Сколько детей могут быть здоровыми?
5. Сколько детей могут иметь глаукому, обусловленную двумя генами?

18. У сорта пшеницы безостый тип колоса доминирует над остистым, а красная окраска колоса над белой. Оба признака наследуются независимо. Гомозиготное растение с безостым белым колосом было опылено пыльцой гомозиготного растения с остистым красным колосом. В  $F_1$  получено 18 растений, от самоопыления которых в  $F_2$  было получено 240 растений.

1. Сколько различных типов гамет может образовать материнское растение в первом скрещивании?
2. Сколько различных типов гамет могут образовать растения  $F_1$ ?
3. Сколько разных фенотипов могут иметь растения  $F_1$ ?
4. Сколько растений  $F_2$  могут иметь безостый белый колос?
5. Сколько растений  $F_2$  могут иметь остистый белый колос?

19. У ячменя двурядный тип колоса доминирует над многорядным, а устойчивость к головне над неустойчивостью. Оба признака наследуются независимо. Проведено скрещивание гомозиготного двурядного устойчивого к головне сорта с многорядным неустойчивым. В  $F_1$  выращено 18 растений, от самоопыления которых получено 528 растений  $F_2$ .

1. Сколько типов гамет могут образовать растения  $F_1$ ?
2. Сколько растений  $F_1$  могут быть двурядными?
3. Сколько растений  $F_2$  могут иметь многорядный колос и быть устойчивыми к головне?
4. Сколько растений  $F_2$  могут иметь двурядный колос и поражаться головней?
5. Сколько растений  $F_2$  могли иметь оба признака в рецессивном состоянии?

20. У ячменя двурядный тип колоса доминирует над многорядным, а устойчивость к головне над неустойчивостью. Оба признака наследуются независимо. Гетерозиготное растение с двурядным колосом и устойчивое к головне было опылено пыльцой растений с многорядным колосом и неустойчивого к головне. В  $F_a$  было выращено 24 растения.

1. Сколько разных типов гамет может образовать материнское растение?
2. Сколько разных типов гамет может образовать отцовское растение?
3. Сколько разных фенотипов могут иметь растения  $F_a$ ?
4. Сколько растений  $F_a$  могут дать нерасщепляющееся потомство по обоим признакам?
5. Сколько растений  $F_a$  могут иметь двурядный колос?

21. У ячменя яровой тип развития доминирует над озимым, а остистый колос над безостым. Оба признака наследуются независимо. Гетерозиготное по обоим признакам растение было скрещено с гетерозиготным по типу развития растением, имеющим безостый колос. В  $F_b$  получено 16 растений.

1. Сколько разных типов гамет может образовать материнское растение?
2. Сколько разных типов гамет можем образовать отцовское растение?
3. Сколько разных фенотипов может быть у растений  $F_b$ ?
4. Сколько растений  $F_b$  могут иметь яровой тип развития и остистый колос?
5. Сколько растений  $F_b$  могут иметь озимый тип развития и остистый колос?

22. У сорта овса раннеспелость доминирует над позднеспелостью, а раскидистая форма метелки над сжатой. Оба признака наследуются независимо. Гомозиготное раннеспелое растение со сжатой формой метелки было опылено пыльцой гомозиготного позднеспелого растения с раскидистой метелкой. В  $F_1$  было получено 24 растения, от самоопыления которых в  $F_2$  получено 544 растения

1. Сколько разных типов гамет могут образовать отцовские растения?
2. Сколько разных типов гамет могут образовать растения  $F_1$ ?
3. Сколько растений  $F_1$  были раннеспелыми?
4. Сколько растений  $F_2$  могут быть скороспелыми и иметь раскидистую форму метелки?
5. Сколько растений  $F_2$  могут быть позднеспелыми и иметь сжатую форму метелки?

23. Кареглазый правша женился на голубоглазой правше. Первый ребенок имеет голубые глаза и является левшой. Каковы генотипы родителей, и какими могут быть фенотипы дальнейших потомков этой пары.

24. У сорта кукурузы устойчивость к ржавчине и гельминтоспориозу доминирует над неустойчивостью. Эти признаки наследуются независимо. Гетерозиготное растение, устойчивое к ржавчине и гельминтоспориозу, было опылено пыльцой растения неустойчивого к ржавчине и гельминтоспориозу. В  $F_a$  получено 364 растения.

1. Сколько разных типов гамет может образовать материнское растение?
2. Сколько разных типов гамет может образовать отцовское растение?
3. Сколько разных генотипов может быть в  $F_a$ ?
4. Сколько растений  $F_a$  могут быть устойчивыми к ржавчине и гельминтоспориозу?
5. Сколько растений  $F_a$  могут быть восприимчивы к ржавчине и гельминтоспориозу?

25. У томатов красная окраска плодов доминирует над желтой, а многокамерные плоды над двукамерными. Оба признака наследуются независимо. Гетерозиготные растения с красными двукамерными плодами были скрещены с гомозиготными растениями с желтыми многокамерными плодами. В  $F_b$  было получено 18 растений.

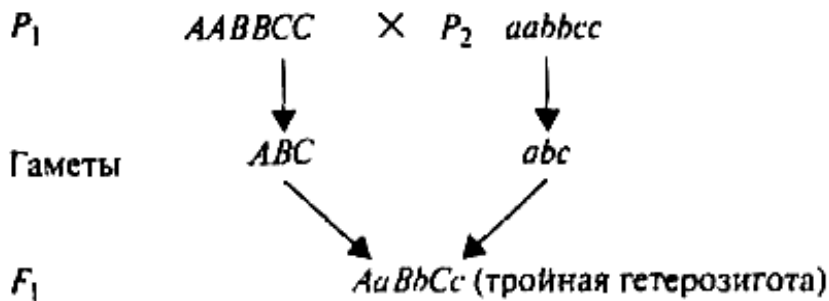
1. Сколько растений  $F_b$  имели красную окраску плодов?
2. Сколько растений  $F_b$  имели красную окраску плодов и были многокамерными?
3. Сколько растений  $F_b$  имели желтую окраску плодов?
4. Сколько растений  $F_b$  дадут расщепляющееся потомство по одному признаку?
5. Сколько растений  $F_b$  дадут расщепляющееся потомство по двум признакам?

### Тема 3. Тригибридное скрещивание

Подтверждение закона независимого комбинирования было получено Менделем при скрещивании константных форм растений, различавшихся по трем признакам. Это можно проиллюстрировать с помощью следующего примера.

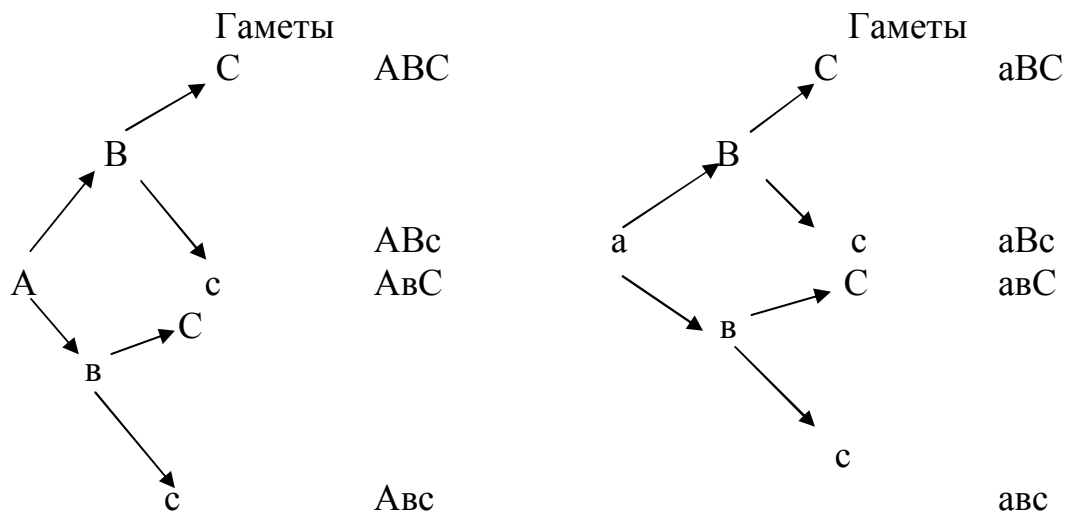
Признаки материнской формы ( $P_1$ ):  
 гладкие семена -  $AA$   
 желтые семена -  $BB$   
 красные цветки -  $CC$

Признаки отцовской формы ( $P_2$ ):  
 морщинистые семена -  $aa$   
 зеленые семена -  $bb$   
 белые цветки -  $cc$



Гибриды  $F_1$  по фенотипу будут гладкими и желтыми с красными цветками, все потомство единообразно. Растения первого гибридного поколения образуют 8 типов гамет в равном соотношении, поскольку вероятность попадания в гамету доминантного или рецессивного гена из пары альтернативных признаков равна  $1/2 \times 1/2 \times 1/2 \times 1/2 = 1/8$ .

Для выписывания гамет  $F_1$  можно пользоваться схемой





Таким образом, мы имеем следующие 8 типов гамет:

$1/8 ABC$        $1/8 aBC$   
 $1/8 ABc$        $1/8 aBc$   
 $1/8 AbC$        $1/8 abC$   
 $1/8 Abc$        $1/8 abc$

Ожидаемый характер расщепления  $F_2$  удобно определять по решетке Пеннета.

♀ \ ♂	$1/8 ABC$	$1/8 ABc$	$1/8 AbC$	$1/8 aBC$	$1/8 Abc$	$1/8 aBc$	$1/8 abC$	$1/8 abc$
$1/8 ABC$	ABC ABC	ABc ABC	AbC ABC	aBC ABC	Abc ABC	aBc ABC	abC ABC	abc ABC
$1/8 ABc$	ABC ABc	ABc ABc	AbC ABc	aBC ABc	Abc ABc	aBc ABc	abC ABc	abc ABc
$1/8 AbC$	ABC AbC	ABc AbC	AbC AbC	aBC AbC	Abc AbC	aBc AbC	abC AbC	abc AbC
$1/8 aBC$	ABC aBC	ABc aBC	AbC aBC	aBC aBC	Abc aBC	aBc aBC	abC aBC	abc aBC
$1/8 Abc$	ABC Abc	ABc Abc	AbC Abc	aBC Abc	Abc Abc	aBc Abc	abC Abc	abc Abc
$1/8 aBc$	ABC aBc	ABc aBc	AbC aBc	aBC aBc	Abc aBc	aBc aBc	abC aBc	abc aBc
$1/8 abC$	ABC abC	ABc abC	AbC abC	aBC abC	Abc abC	aBc abC	abC abC	abc abC
$1/8 abc$	ABC abc	ABc abc	AbC abc	aBC abc	Abc abc	aBc abc	abC abc	abc abc

Таким образом, соотношение фенотипических классов при тригибридном скрещивании составляет  $27 A-B-C- : 9 A-B-c : 9 A-b-C- : 9 a-B-C- : 3 A-b-c : 3 a-b-C- : 3 a-B-c : 1 a-b-c$ , Количество генотипов  $(3)^3$ , т.е. 27.

### Задания

1. У гороха желтая окраска семян  $A$  доминирует над зеленой  $a$ , гладкая форма  $B$  – над морщинистой  $b$  и красная окраска цветков  $C$  – над белой  $c$ .

Определить тип гамет, фенотип растений, имеющих следующие генотипы: а)  $AABBCC$ ; б)  $AaBBCC$ ; в)  $AABVcc$ ; г)  $aavvCC$ ; д)  $AaBVcc$ .

2. У гороха желтая окраска семян  $A$  доминирует над зеленой  $a$ , гладкая форма  $B$  – над морщинистой  $b$  и красная окраска цветков  $C$  – над белой  $c$ .

Определить фенотип потомства следующих скрещиваний:

а)  $AABVCC$  x  $aavvcc$ ; б)  $AaBVcc$  x  $AaBVcc$ ; в)  $AaBVcc$  x  $AABVCC$ ; г)  $AaBVCC$  x  $AABVcc$ .

3. Растение гороха, гетерозиготное по всем трем признакам, скрещено с рецессивной гомозиготой. Определить расщепление в потомстве по генотипу.

4. Какая часть потомков от скрещивания  $AaBbCc \times AABbCc$  будет полностью гомозиготная?

5. У овса гигантский рост, позднеспелость, восприимчивость к ржавчине являются рецессивными по отношению к нормальному росту, раннеспелости и устойчивости к ржавчине. Все признаки наследуются независимо. От скрещивания гигантского, позднеспелого, восприимчивого к ржавчине сорта овса с сортом нормального роста, раннеспелым, устойчивым к ржавчине получили 123 растения  $F_1$ . От скрещивания растений  $F_1$  с родительской формой, имеющей все признаки в доминантном состоянии, получили 472 растения.

1. Сколько типов гамет может образовать растение  $F_1$ ?
2. Сколько разных генотипов могут иметь растения  $F_2$ ?
3. Сколько разных фенотипов могут иметь растения  $F_2$ ?
4. Сколько растений  $F_2$  могут иметь все три гена в гомозиготном состоянии?
5. Сколько растений  $F_2$  могут иметь такой же генотип, как и растения  $F_1$ ?

6. У сортов гороха пурпурная окраска цветков доминирует над белой, высокий рост стебля над низким, а пергаментный слой в створках боба над беспергаментным. Признаки наследуются независимо. Гетерозиготные растения с пурпурными цветками, высоким стеблем и бобами с пергаментным слоем были опылены пыльцой гомозиготных растений, имеющих такие же признаки, как и растения материнского сорта. В  $F_2$  получено 72 растения.

1. Сколько типов гамет могут образовать отцовские растения?
2. Сколько разных фенотипов могут иметь растения  $F_2$ ?
3. Сколько разных генотипов могут иметь растения  $F_2$ ?
4. Сколько растений  $F_2$  могут быть гомозиготными по трем генам и иметь пурпурные цветки, высокий стебель и пергаментные бобы?
5. Сколько растений могут быть гетерозиготными по трем генам?

7. У сортов гороха пурпурная окраска цветков доминирует над белой, высокий рост стебля над низким, а пергаментный слой в створках боба над беспергаментным. Гомозиготное растение со всеми доминантными признаками было скрещено с растением, у которого все признаки рецес-

сивные. В  $F_1$  было получено 12 растений, от самоопыления которых в  $F_2$  получено 128 растений.

1. Сколько типов гамет может образовать материнское растение в первом скрещивании?

2. Сколько растений  $F_1$  могут быть гетерозиготными?

3. Сколько типов гамет могут образовать растения  $F_1$ ?

4. Сколько разных фенотипов могут иметь растения  $F_2$ ?

5. Сколько растений  $F_2$  могут иметь все признаки в рецессивном состоянии?

8. У пшеницы ген опушенности колоса доминирует над геном, обуславливающим неопушенный колос, ген безостости колоса - над геном остистости, а ген красной окраски колоса - над геном белой окраски. Признаки наследуются независимо. Гомозиготное растение с опушенным безостым колосом белой окраски было скрещено с гомозиготным растением с неопушенным остистым колосом красной окраски. В  $F_1$  было получено 10 растений, от самоопыления которых были выращены растения  $F_2$ .

1. Сколько типов гамет может образовать материнское растение?

2. Сколько типов гамет может образовать отцовское растение?

3. Сколько растений  $F_1$  будут гетерозиготными по трем признакам?

4. Сколько разных фенотипов могут иметь растения  $F_1$ ?

5. Сколько разных генотипов могут иметь растения  $F_2$ ?

9. У пшеницы ген опушенности колоса доминирует над геном, обуславливающим неопушенный колос, ген безостости колоса - над геном остистости, а ген красной окраски колоса - над геном белой окраски. Гетерозиготное растение с опушенным, безостым колосом красной окраски было опылено пыльцой растения со всеми рецессивными признаками. В  $F_a$  получено 24 растения.

1. Сколько разных типов гамет может образовать материнское растение?

2. Сколько разных типов гамет может образовать отцовское растение?

3. Сколько разных генотипов могут иметь растения  $F_a$ ?

4. Сколько растений  $F_a$  могут иметь все признаки в рецессивном состоянии?

5. Сколько растений  $F_a$  могут иметь все признаки в доминантном состоянии?

10. У пшеницы ген опушенности колоса доминирует над геном, обуславливающим неопушенный колос, ген безостости колоса - над геном остистости, а ген красной окраски колоса над геном белой окраски. Признаки

наследуются независимо. Гетерозиготное растение, имеющее все три признака в доминантном состоянии, было скрещено с гомозиготным растением, имеющим все три признака в доминантном состоянии. В  $F_2$  было получено 16 растений.

1. Сколько разных типов гамет может образовать материнское растение?
2. Сколько разных типов гамет может образовать отцовское растение?
3. Сколько разных фенотипов могут иметь растения  $F_2$ ?
4. Сколько растений  $F_2$  могут иметь все признаки в доминантном состоянии?
5. Сколько растений  $F_2$  могут иметь все признаки в доминантном состоянии и быть гомозиготными по этим признакам?

11. У ячменя яровой тип развития доминирует над озимым, двурядный тип колоса - над многорядным, а устойчивость к головне - над неустойчивостью. Признаки наследуются независимо. Гомозиготное яровое растение с двурядным колосом и устойчивое к головне было скрещено с растением, имеющим все признаки в рецессивном состоянии. В  $F_1$  было получено 18 растений, от самоопыления которых в  $F_2$  получено 192 растения.

1. Сколько типов гамет образует материнское растение в первом скрещивании?
2. Сколько типов гамет образует отцовское растение в первом скрещивании?
3. Сколько растений  $F_1$  могут иметь яровой тип развития, двурядный колос и быть устойчивыми к головне?
4. Сколько генотипов могут иметь растения  $F_2$ ?
5. Сколько растений  $F_2$  могут иметь все признаки в рецессивном состоянии?

12. У ячменя яровой тип развития доминирует над озимым, двурядный тип колоса над многорядным, а устойчивость к головне над неустойчивостью. Признаки наследуются независимо. Гомозиготное растение, у которого все три признака доминантные, было скрещено с гомозиготным растением, у которого все три признака рецессивные.

Растения  $F_1$  были скрещены с гомозиготными растениями, имеющими озимый тип развития, многорядный колос и поражаемыми головней. В  $F_2$  было получено 72 растения.

1. Сколько разных типов гамет могут образовать растения  $F_1$ ?
2. Сколько разных фенотипов могли иметь растения  $F_1$ ?
3. Сколько разных фенотипов могли иметь растения  $F_2$ ?

4 . Сколько растений  $F_a$  могли иметь такой же генотип, как и материнское растение?

5 . Сколько растений  $F_a$  могли иметь такой же генотип, как и отцовское растение?

13. У овса раскидистая форма метелки доминирует над сжатой, раннезрелость над позднезрелостью, а устойчивость к ржавчине над неустойчивостью. Признаки наследуются независимо. Гомозиготное растение с раскидистой метелкой, раннезрелое и устойчивое к ржавчине было опылено пыльцой растения, у которого все признаки находились в рецессивном состоянии. В  $F_1$  было получено 17 растений, от самоопыления которых получено 192 растения  $F_2$ .

1 . Сколько типов гамет может образовать отцовское растение в первом скрещивании?

2 . Сколько растений  $F_1$  будут иметь все признаки в доминантном состоянии?

3 . Сколько разных типов гамет может образовать растение  $F_1$ ?

4 . Сколько разных фенотипов будут иметь растения  $F_2$ ?

5 . Сколько растений  $F_2$  могут иметь сжатую метелку, быть раннезрелыми и устойчивыми к ржавчине и давать нерасщепляющееся потомство?

14. У овса раскидистая форма метелки доминирует над сжатой, раннезрелость над позднезрелостью, а устойчивость к ржавчине над неустойчивостью. Признаки наследуются независимо. Гетерозиготное по трем признакам растение было опылено пыльцой растения, у которого все три признака находились в гомозиготном доминантном состоянии. В  $F_2$  получили 32 растения.

1 . Сколько типов гамет может образовать материнское растение?

2 . Сколько типов гамет может образовать отцовское растение?

3 . Сколько разных фенотипов могут иметь растения  $F_2$ ?

4 . Сколько разных генотипов могут иметь растения  $F_2$ ?

5 . Сколько растений  $F_2$  могут иметь раскидистую метелку, обладать раннезрелостью, устойчивостью к ржавчине и в то же время быть гомозиготными?

15. У подсолнечника панцирность семян доминирует над беспанцирностью, полосатая окраска семян над однотонной, желтая окраска пыльцы над белой. Признаки наследуются независимо. Гетерозиготное по трем признакам растение было опылено пыльцой растения, у которого семена беспанцирные однотонные, пыльца белая. В  $F_2$  получено 128 растений.

1. Сколько разных типов гамет может образовать материнское растение?
2. Сколько разных типов гамет может образовать отцовское растение?
3. Сколько разных фенотипов могут иметь растения  $F_a$ ?
4. Сколько растений  $F_a$  могут иметь такой же генотип, как и отцовское растение?
5. Сколько растений  $F_a$  могут иметь все три признака доминантными и давать нерасщепляющееся потомство по этим признакам?

16. У подсолнечника панцирность семян доминирует над беспанцирностью, полосатая окраска семян над однотонной, желтая окраска пыльцы над белой. Признаки наследуются независимо. Растение, имеющее панцирные полосатые семена в гетерозиготном состоянии, а желтую окраску пыльцы в гомозиготном состоянии, было опылено пыльцой растения, имеющего все три признака в доминантном гомозиготном состоянии. В  $F_b$  получено 72 семечки.

1. Сколько разных типов гамет может образовать материнское растение?
2. Сколько разных типов гамет может образовать отцовское растение?
3. Сколько разных генотипов могут иметь растения  $F_b$ ?
4. Сколько растений  $F_b$  могут иметь панцирные полосатые семена и желтую пыльцу?
5. Сколько разных фенотипов могут иметь растения  $F_b$ ?

17. У душистого горошка пурпурные цветки доминируют над белыми, высокий рост - над карликовым, зеленая окраска бобов - над желтой, круглые семена - над угловатыми. Какую часть потомства составят растения с белыми цветками, высоким ростом, зелеными бобами и угловатыми семенами от скрещивания гетерозиготных по всем признакам растений душистого горошка между собой? Какую часть потомства будут составлять растения с генотипом  $AABbccDd$ ?

18. У томатов высокий рост доминирует над карликовым, красная окраска плодов - над желтой, круглые плоды на длинными. При скрещивании высокого красно- и круглоплодного растения томата с таким же по фенотипу были получены семена, из которых взошло только одно. Растение оказалось карликовым желто- и длинноплодным. Возможно ли появление в потомстве других фенотипов, если бы взошли все семена? Если да, то какова вероятность появления каждого из фенотипов?

19. При скрещивании двух растений львиного зева, одно из которых было с узкими листьями, нормальными красными цветками, а другое - с широкими листьями, пилорическими белыми цветками в потомстве все растения оказались с листьями промежуточной ширины, нормальными розовыми цветками. Какова вероятность появления во втором поколении растений с узкими листьями, пилорическими розовыми цветками?

#### Тема 4. Понятие о пенетрантности и экспрессивности

Реализация генотипа в фенотип зависит от того, насколько полно проявляются его гены и какова степень их выражения.

Способность гена проявляться в фенотипе называется *пенетрантностью*.

Мерилом пенетрантности служит доля особей, гомозиготных или гетерозиготных по определенному доминантному гену, или особей, гомозиготных по определенному рецессивному гену, у которых этот ген имеет фенотипическое проявление. Пенетрантность и экспрессивность гена могут зависеть от условий окружающей среды, в которых развивается организм, а также от влияния других присутствующих в организме генов. Например, 100% - ная пенетрантность рецессивного гена «а» означает, что все особи «аа» имеют фенотипические особенности, отличающие их от особей АА и Аа; если этой особенностью обладает только половина особей «аа», другая половина их фенотипически подобна особям АА и Аа, то говорят, что ген «а» характеризуется 50%-ой пенетрантностью.

Степень выражения влияния гена на фенотип называется *экспрессивностью*.

Например, мать носитель доминантного аутосомного гена арахнодактилии («паучьи пальцы»), отец имеет нормальный фенотип. Определить вероятность рождения детей различных фенотипов. При этом пенетрантность гена – арахнодактилии составляет 30%. Если бы пенетрантность по гену арахнодактилии была бы 100%, то вероятность детей нормальных и с арахнодактилией была бы равной.

Р	Аа	х	аа
арахнодактилия			норма

Проведем анализ: первый родитель дает 2 типа гамет, второй один. В потомстве, каждого типа особей поровну - 0,5, но арахнодактилия проявляется только у 30% детей. Следовательно, арахнодактилия будет только (0,5 x 0,3 = 0,15) у 15% детей, остальные 85% будут нормальные по этому гену.

## Задание

1. В брак вступили нормальные мужчина и женщина, в семьях которых один из родителей страдал врожденным псориазом. Определите вероятность фенотипов детей в этой семье, если пенетрантность гена псориаза составляет 20%.

2. Определите вероятность рождения нормальных детей в семье, где оба родителя с аниридией и происходят из семей, в которых один из супругов имел эту аномалию. Известно, что пенетрантность данного гена около 80%.

3. У человека птоз часто определяется аутосомным рецессивным геном с пенетрантностью 60 %. Определите вероятность рождения детей различных фенотипов в семье, где оба родителя являются гетерозиготными носителями этого гена.

4. Удлинение (или укорочение) нижней челюсти у овец - дефект не столь уж редкий. Нордби нашел по одному из этих дефектов почти 1,4% исследованных им 7 000 ягнят рамбулье. Среди ягнят, у которых оба родителя имели один из этих дефектов, он наблюдался у 16,4%. Наследуются ли эти аномалии? Если да, то как?

5. Синдром Ван дер Хеве наследуется как доминантный аутосомный плейотропный ген, определяющий голубую окраску склеры, хрупкость костей и глухоту. Пенетрантность признаков различна. В ряде случаев она составляет по голубой склере почти 100%, хрупкости костей - 63%, глухоте 60%.

Носитель голубой склеры, нормальный в отношении других признаков синдрома, вступает в брак с нормальной женщиной, происходящей из благополучной по этому синдрому семьи. Определите вероятность рождения в этой семье глухих детей с признаками хрупкости костей.

6. Отосклероз наследуется как доминантный аутосомный признак с пенетрантностью 30%. Определите вероятность фенотипов детей в семье, где оба родителя гетерозиготны по этому гену.

7. Поликистоз почек у кошек наследуется как аутосомно-рецессивный признак. Пенетрантность составляет 30 %. Определите вероятность рождения здоровых котят, если один из родителей страдал поликистозом.



## Тема 5. Генетический анализ гибридного потомства F<sub>2</sub> с вычлением критерия $\chi^2$

Данные, полученные при непосредственном подсчёте, или измерении выращенных растений в полевых или лабораторных условиях называются фактическими. Они не всегда совпадают с данными, полученными расчетным путём, т.е. теоретически ожидаемыми. Отклонение фактически полученных величин от теоретически ожидаемых связано чаще всего с небольшим количеством анализируемых гибридов, т.к. при недостаточном количестве особей в потомстве закон больших чисел не проявляется.

Чтобы оценить вероятность совпадения фактически полученных величин с теоретическими ожидаемыми, используют показатель критерия соответствия, (хи – квадрат) –  $\chi^2$ , который вычисляется по формуле:

$$\chi^2 = \sum^D (Q_{\text{ф}} - E_{\text{т}})^2 / E_{\text{т}},$$

где E – теоретически ожидаемые величины;  
Q – фактически полученные;  
D – отклонение теоретически ожидаемого от фактически полученного; -  $Q_{\text{ф}} - E_{\text{т}}$   
 $\Sigma$  - знак суммирования.

Для вычисления  $\chi^2$  составляется таблица данных гибридологического анализа.

Например, у гороха от скрещивания растений, имеющих жёлтые семядоли, с растениями, имеющими зелёные семядоли, получено потомство, которое имело два фенотипических класса: 96 семян с жёлтой окраской семядолей и 24 семени с зелёной окраской семядолей.

Во-первых, необходимо установить какой тип скрещивания был проведён, т.к. в гибридном потомстве только два фенотипических класса. Следовательно, скрещивались родители, которые различались только по одному признаку. Проведено моногибридное скрещивание, при котором расщепление по фенотипу соответствует 3: 1.

Составляем таблицу:

п/п	Фенотипические классы	Число семян		Отклонения		d <sup>2</sup> /E
		Фактически получено Q <sub>ф</sub>	Теоретически ожидаемое E <sub>т</sub>	D= Q <sub>ф</sub> – E <sub>т</sub>	D <sup>2</sup>	
1.	Жёлтые семядоли	96	90	+6	36	36/90=0,4
2.	Зелёные семядоли	24	30	- 6	36	36/30=1,2
	Сумма (Σ)	120	120			1,6

Подставим полученные данные таблицы в формулу:

$$\chi^2 = \sum D^2 / E = 0,4/1,2 = 1,6$$

В нашем примере  $\chi^2=1,6$ . Чтобы сделать правильный вывод о достоверности полученных данных необходимо обратиться к таблице 1.

Таблица 1. - Стандартные значения  $\chi^2$  при разных степенях свободы (по Р. Фишеру, с сокращениями)

Число степеней свободы, df	Вероятность, 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	18,47
5	11,07	15,09	20,50
6	12,59	16,91	22,50
7	14,07	18,48	24,30
8	15,51	20,09	26,10
9	16,92	21,67	27,90
10	18,31	23,31	39,60

Значение достоверности величин  $\chi^2$  зависит от числа степеней свободы df, которая вычисляется по формуле  $(n - 1) = df$ , где n- число фенотипических классов, в данном примере это число равно 2, т.е. df – будет равно 2-1=1.

Уровень значимости условно принимаем равным 0,05 (5% значимости) и сравниваем вычисленное значение  $\chi^2$  с табличным. Табличное значение  $\chi^2$  при уровне значимости 0,05= 3,84, расчётная - 1,6. Это означает, что если вычисленный  $\chi^2$  не превышает табличное значение графы со значимостью 0,05 при числе степеней свободы 1, или эта величина значительно меньше, то фактически полученные данные соответствуют теоретически ожидаемой. В нашем примере  $\chi^2= 1,6$ , табличная – 3,84; т.е. полученные

фактические величины расщепления соответствуют теоретически ожидаемым. Следовательно, фактически полученное расщепление статистически соответствует теоретически ожидаемому 3:1. Величина  $\chi^2$  зависит не только от величины отклонения, но и от числа проанализированных гибридов (в данном примере – семян растений). При малой выборке (если в  $F_2$  мало растений) значение  $\chi^2$  больше табличного, поэтому нельзя говорить о достоверности результатов генетического анализа наследования изучаемых признаков.

Предварительно на учебной практике проводится скрещивание (например, растений гороха различающихся по одному, двум признакам), получают потомство первого, второго поколений и во время занятий каждый обучающийся самостоятельно проводит анализ полученных результатов.

### Задание

**1.** Провести анализ гибридов  $F_2$  при моно- и дигибридном скрещивании и вычислить  $\chi^2$ . Использовать в работе заранее заготовленные планшеты семян гороха, фасоли, пшеницы с различной окраской семян и остей ( $F_2$ ) или учет проводится по целым растениям, полученным от самоопыления гибридов  $F_1$ .

**2.** При скрещивании двух гомозиготных сортов гороха, имеющих желтую и зеленую окраску семян, получили 420 семян  $F_2$ , в том числе 120 зеленых.

1. Определите величину отклонения теоретически ожидаемого от фактически полученного в фенотипическом классе зеленых семян.

2. Чему равен показатель  $d^2$  для данного класса.

3. Определите значение  $d$  в фенотипическом классе желтых семян.

4. Чему равен  $\chi^2$ ?

5. Какому уровню значимости наиболее точно соответствует данный показатель значения  $\chi^2$ ?

**3.** При скрещивании гомозиготного карликового сорта томата с гомозиготным сортом, растения которого имели нормальную высоту, в  $F_2$  получили 844 гибрида, в том числе 196 карликовых. Остальные растения имели нормальную высоту. Предположим, что карликовость у томата наследуется моногенно.

1. Определите величину отклонения  $d$  в фенотипическом классе растений, имеющих нормальную высоту.

2. Определить показатель  $d$  в классе карликовых растений?

3. Чему равен показатель  $d^2$  в классе карликовых растений?

4. Чему равен  $\chi^2$ ?

5. Какому уровню значимости ( $P$ ) наиболее точно соответствует данный показатель  $\chi^2$ ?

4. У львиного зева в  $F_2$  получили 1232 растения, в том числе 290 с белыми цветками, 260 - с красными. Остальные растения имели розовую окраску цветков. Предположим, что окраска цветков у львиного зева наследуется моногенно при неполном доминировании.

1. Определите величину  $d$  в фенотипическом классе растений с розовыми цветками.

2. Чему равен показатель  $d$  в классе растений, имеющих белые цветки?

3. Чему равен показатель  $d^2$  в классе растений с красными цветками?

4. Чему равен  $\chi^2$ ?

5. Какому уровню значимости ( $P$ ) наиболее полно соответствует данный показатель  $\chi^2$ ?

5. В  $F_2$  у овса получили 688 растений, из них 184 поражаются головней, остальные были устойчивыми. Предположим, что устойчивость к головне у овса наследуется моногенно.

1. Сколько растений овса было в фенотипическом классе, устойчивых к головне?

2. Вычислите показатель  $d^2$  в классе растений, устойчивых к головне.

3. Вычислите  $d^2$  в классе растений, поражаемых головней.

4. Чему равен  $\chi^2$ ?

5. Какому значению вероятности ( $P$ ) наиболее полно соответствует данный показатель  $\chi^2$ ?

6. У кормовых бобов в  $F_2$  получили 968 семян, в том числе 267 с белой окраской кожуры, остальные - с черной. Предположим, что данный признак наследуется моногенно.

1. Сколько семян имели черную окраску кожуры?

2. Чему равен показатель  $d^2$  данного фенотипического класса?

3. Чему равен показатель  $d^2$  в фенотипическом классе семян, имеющих белую окраску кожуры?

4. Чему равен  $\chi^2$ ?

5. Какому показателю значимости  $P$  (%) наиболее полно соответствует данный показатель  $\chi^2$ ?

7. У пшеницы в  $F_2$  получили 128 растений, в том числе 38 остистых. Предположим, что данный признак наследуется моногенно.

1. Сколько безостых растений было в  $F_2$ ?

2. Чему равен показатель  $d^2$  для данного фенотипического класса?

3. Чему равен показатель  $d$  для фенотипического класса остистых растений?

4. Чему равен  $\chi^2$ ?

5. Какому показателю значимости  $P$  (%) наиболее полно соответствует данный показатель  $\chi^2$ ?

**8.** У пшеницы в  $F_2$  получили 240 растений четырех фенотипических классов: 12 растений были остистыми белоколосыми, 52 - безостыми с белым колосом, 43 - остистыми с красным колосом, остальные — безостыми с красным колосом.

1. Чему равен показатель  $d$  в фенотипическом классе остистых белоколосых растений?

2. Чему равен показатель  $d^2$  в фенотипическом классе остистых красноколосых растений?

3. Чему равен показатель  $d^2$  в фенотипическом классе безостых красноколосых растений?

4. Чему равен  $\chi^2$ ?

5. Какому уровню значимости  $P$  (%) наиболее полно соответствует данный показатель  $\chi^2$ ?

**9.** У томата в  $F_2$  получили 512 растений четырех фенотипических классов: 28 растений карликовых с желтыми плодами, 101 — нормальной высоты с желтыми плодами, 90 - карликовых с красными плодами, остальные - нормальные по высоте и с красными плодами. Предположим, что эти два признака наследуются независимо.

1. Чему равен показатель  $d$  в фенотипическом классе карликовых растений с красными плодами?

2. Чему равен показатель  $d^2$  в фенотипическом классе растений, имеющих нормальную высоту и красные плоды?

3. Чему равно число степеней свободы  $df$  в данном примере?

4. Чему равен  $\chi^2$ ?

5. Какому уровню значимости  $P$  (%) наиболее полно соответствует данный показатель  $\chi^2$ ?

**10.** При скрещивании двух сортов декоративных растений львиного зева в  $F_2$  получили 960 растений шести генотипических классов: 174 растения имели типичное строение цветка и красную окраску лепестков венчика, 186 - типичное строение цветка и белую окраску венчика, 54 - пилорическую форму и красную окраску венчика, 110 - пилорическую форму и розовую окраску, 68 - пилорическую форму и белую окраску венчика, остальные - типичную форму цветка и розовую окраску лепестков венчика. Форма цветка определяется: геном  $N$  - типичная,  $n$  - пилорическая. Ген  $R$  в гомозиготном состоянии определяет красную, в гетерозиготном состоянии - розовую окраску лепестков венчика,  $rr$  - белую.

1. Чему равен показатель  $d$  в фенотипическом классе растений, имеющих типичную форму цветков и розовую окраску венчика?

2. Чему равен показатель  $d^2$  в классе растений, имеющих пилорическую форму цветка и красную окраску венчика?

3. Чему равен  $\chi^2$ ?
4. Чему равно число степеней свободы ( $df$ ) в данном примере?
5. Какому уровню значимости  $P$  (%) наиболее полно соответствует данный показатель  $\chi^2$ ?

**11.** У фасоли получили 1120 растений четырех фенотипических классов: 64 растения имели желтые бобы и белые семена, 216 - желтые бобы и черные семена, 202 - зеленые бобы и белые семена, остальные - зеленые бобы и черные семена. Предположим, что у фасоли оба признака (окраска семян и бобов) наследуются независимо.

1. Чему равен показатель  $d$  в фенотипическом классе растений с зелеными бобами и черными семенами?
2. Чему равен показатель  $d$  в классе растений с желтыми бобами и черными семенами?
3. Чему равен показатель  $d^2$  в фенотипическом классе растений с желтыми бобами и белыми семенами?
4. Чему равен  $\chi^2$ ?
5. Какому уровню значимости  $P$  (%) наиболее полно соответствует данный показатель  $\chi^2$ ?

**12.** У ячменя в  $F_2$  получили 128 растений четырех фенотипических классов: 10 растений плотноколосых фуркатных, 22 - плотноколосых остистых, 28 - рыхлоколосых фуркатных, остальные имели рыхлый остистый колос. Предположим, что данные признаки наследуются независимо.

1. Чему равен показатель  $d$  в фенотипическом классе растений с плотным фуркатным колосом?
2. Чему равен показатель  $d^2$  в фенотипическом классе рыхлоколосых фуркатных растений?
3. Чему равен  $\chi^2$ ?
4. Чему равно число степеней свободы ( $df$ )?
5. Какому уровню значимости  $P$  (%) наиболее полно соответствует данный показатель  $\chi^2$ ?

**13.** У ячменя в  $F_2$  получили 176 растений четырех фенотипических классов: 15 растений с многорядным колосом и с желтой окраской цветковых чешуи, 30 - с многорядным колосом и черной окраской цветковых чешуи, 36 - с двурядным колосом и желтой окраской цветковых чешуи. Остальные растения имели двурядный колос и черную окраску цветковых чешуи. Предположим, что строение колоса и окраска чешуи у ячменя наследуются независимо.

1. Чему равен показатель  $d^2$  для фенотипического класса растений с двурядным колосом и черной окраской цветковых чешуи?
2. Чему равен показатель  $d^2$  для фенотипического класса растений с многорядным колосом и черной окраской цветковых чешуи?
3. Чему равно  $d^2$  для растений с двурядным колосом и желтой окраской цветковых чешуи?
4. Чему равен  $\chi^2$ ?
5. Какому уровню значимости  $P$  (%) наиболее полно соответствует данное значение  $\chi^2$ ?

**14.** При скрещивании двух сортов кукурузы, имеющих белую окраску зерновок, все зерновки  $F_1$  были окрашенными, а в  $F_2$  наблюдалось расщепление: 140 зерновок были окрашенными, а 118 - белыми. Предположим, что в данном случае наблюдается комплементарное взаимодействие двух неаллельных генов.

1. Чему равен показатель  $d$  в фенотипическом классе окрашенных зерновок?
2. Чему равен показатель  $d^2$  в фенотипическом классе белых зерновок?
3. Чему равен  $\chi^2$ ?
4. Чему равен показатель числа степеней свободы ( $df$ )?
5. Какому уровню значимости  $P$  (%) наиболее полно соответствует данный показатель  $\chi^2$ ?

**15.** При скрещивании двух карликовых мутантов риса все растения  $F_1$  имели нормальную высоту, а в  $F_2$  наблюдалось расщепление на два фенотипических класса: 280 растений имели нормальную высоту, а 231 - были карликовыми. Предположим, что данный признак детерминируется комплементарным взаимодействием двух неаллельных генов.

1. Чему равен показатель  $d$  в фенотипическом классе растений нормальной высоты?
2. Чему равен показатель  $d^2$  в классе карликовых растений?
3. Чему равен  $\chi^2$ ?
4. Чему равен показатель степеней свободы  $\chi^2$  ?
5. Какому уровню значимости  $P$  (%) наиболее полно соответствует данный показатель  $\chi^2$ ?

### Раздел III. НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ ПРИ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ГЕНОВ

Типичные менделевские расщепления в  $F_2$  (по фенотипу 3:1 при моногибридном и 9:3:3:1 при дигибридном скрещивании) могут быть нарушены. При взаимодействии генов в отличие от независимого наследования проявление большинства генов зависит от наличия других генов.

Различают аллельное и межаллельное взаимодействие генов, примером внутриаллельного взаимодействия генов является неполное доминирование. Например, у ночной красавицы ген «R» обуславливает проявление красной окраски цветка, ген «r» обуславливает проявление белой окраски цветка, если оба эти гена встречаются вместе (гетерозигота) «Rr», то проявляется розовая окраска и расщепление в  $F_2$  по признакам красной, розовой, белой окраски (по фенотипу) будет соответствовать не 3:1, а 1: 2:1; следовательно расщепление по фенотипу и генотипу в  $F_2$  будет совпадать и соответствовать расщеплению 1: 2:1, т.е. при взаимодействии генов менделевские расщепления в  $F_2$  не сохраняются; появляются новые признаки.

При межаллельном взаимодействии генов различают следующие типы действия и взаимодействия генов: плейотропия, комплементарность, эпистаз, полимерия, модифицирующее действие генов.

#### **Тема 1. Решение задач на комплементарное и эпистатическое взаимодействие**

*Комплементарное или дополнительное действие генов*, наблюдается в случаях, когда неаллельные гены отдельно не проявляют своего действия, но если эти гены встречаются в генотипе вместе, то обуславливают проявление нового признака.

Например, В. Бэтсон обнаружил, что у душистого горошка доминантный ген А и ген В отдельно обуславливают белую окраску, если гены А и В присутствуют в генотипе вместе, то проявляется красная окраска цветков, при отсутствии в генотипе любого из доминантных генов или обоих доминантов А и В красящий пигмент не образуется и цветки белой окраски. Так, aaBB - белоцветковые, AAвв - белоцветковые, аавв - белоцветковые, AaBb - красноцветковые.

В  $F_1$  проявляется красная окраска цветков. Менделевские расщепления в  $F_2$  как при дигибридном скрещивании 9:3:3:1 не сохраняются и расщепление при комплементарном взаимодействии соответствует 9/16 А-В- красноцветковых : 7/16 А-вв, ааВ-, аавв белоцветковых (9:7).



### Задание

1. У тыквы дисковидная форма плода определяется взаимодействием двух доминантных генов *A* и *B*. При отсутствии в генотипе любого из них плоды имеют сферическую форму. Сочетание рецессивных генов дает удлиненную форму плодов.

Определить форму плодов у растений с генотипами: а) *AABB*; б) *AAbb*; в) *aaBB*; г) *AaBB*; д) *aaBb*; е) *aabb*.

2. Определить генотип и фенотип потомства в скрещиваниях:

а) *AABB* × *aabb*; б) *AaBB* × *AABB*; в) *AAbb* × *aaBB*; г) *AaBb* × *aabb*; д) *AaBb* × *AaBb*.

3. Дигетерозиготное растение с дисковидными плодами скрещено с растением, имеющим удлиненные плоды. Определить генотип и фенотип полученного потомства.

4. При скрещивании тыквы с дисковидными плодами с растением, имеющим удлиненную форму плодов, получили  $\frac{1}{4}$  растений с дисковидными плодами,  $\frac{2}{4}$  – со сферическими плодами и  $\frac{1}{2}$  – с удлиненными. Определить генотипы родительских форм.

5. У баклажанов фиолетовая окраска плодов обуславливается ком-плементарным воздействием двух пар генов *A* и *B*. При отсутствии в генотипе одного из них или если оба гена в рецессивном состоянии растения имеют белые плоды.

При скрещивании двух растений с белыми плодами выросли гибриды первого поколения с окрашенными плодами, а в  $F_2$  получили 900 растений с фиолетовыми плодами и 700 с белыми. Определить тип взаимодействия генов.

6. Зеленозерный сорт ржи при скрещивании с белозерным дает в первом гибридном поколении зеленозерные растения, а во втором было получено 89 зеленозерных, 28 желтозерных и 39 белозерных растений. Как наследуется окраска семян?

7. При скрещивании белоплодного растения тыквы с желтоплодным в потомстве получено около половины растений белоплодных,  $\frac{3}{8}$  желтоплодных и  $\frac{1}{8}$  – с зелеными плодами. Определите характер наследования окраски плодов и генотипы родителей.

**8.** У ночной красавицы известны два неполнодоминантных гена: У и R. В результате их взаимодействия получаются различные окраски цветков: УУRR - алая, УУRr - оранжево-красная, УУrr - желтая, ууRR, ууRr и ууrr - белая, УуRR - маджентовая, УуRr – розовато - маджентовая, Ууrr - светло-желтая. Два растения ночной красавицы с неизвестной окраской цветков при скрещивании дали в потомстве 1/8 алых, 1/8 оранжево-красных, 1/4 маджентовых, 1/4 розовато-маджентовых и 1/4 белых. Каковы фенотипы и генотипы родителей?

**9.** Две линии кукурузы, имеющие семена с неокрашенным алейроном, при скрещивании друг с другом дали в потомстве семена с окрашенным алейроном, а во втором поколении гибридов появились растения, имеющие семена как с окрашенным, так и с неокрашенным алейроном. Объясните, в каком отношении идет расщепление и почему?

**10.** При скрещивании двух сортов тыквы, с белыми и сорта с желтыми плодами, F<sub>1</sub> - белоплодное, а в F<sub>2</sub> на каждые 12 белоплодных растений появилось 3 желтоплодных и 1 с зелеными плодами. Определите характер наследования окраски плодов и генотипы родительских сортов.

**11.** Зеленая окраска листьев растений ячменя контролируется наличием доминантных генов А и В. Наличие гена А или рецессивное состояние обоих генов обуславливает белую окраску листьев. Доминантный ген В в сочетании с рецессивными генами аа обеспечивает желтую окраску. От скрещивания растений с генотипом АаВв между собой было получено 32 потомка.

1. Сколько растений в потомстве имели белую окраску?
2. Сколько белых растений были гомозиготными по обоим генам?
3. Сколько растений имели желтую окраску?
4. Сколько растений имели зеленую окраску?
5. Сколько зеленых растений было гетерозиготными по обоим признакам?

**12.** У кукурузы окраска алейронового слоя в зерновке обусловлена комплементарным взаимодействием генов А и В, которые в доминантном состоянии обуславливают развитие окрашенного алейрона, а в рецессивном – неокрашенного. При скрещивании линии кукурузы с окрашенным алейроном с линией, имеющей неокрашенный алейрон, в F<sub>1</sub> получено 12 растений, а в F<sub>2</sub> - 114.

1. Сколько растений F<sub>1</sub> имели окрашенный алейрон?
2. Сколько растений F<sub>2</sub> имеют неокрашенный алейрон?
3. Сколько гомозиготных растений в F<sub>2</sub> имеют неокрашенный алейрон?

4. Сколько разных генотипов образуется в  $F_2$ ?
5. Сколько растений, имеющих окрашенный алейрон, будут двойными гомозиготами?

**13.** У растений клевера содержание цианида контролируется комплементарными генами А и В, находящимися в доминантном состоянии. При скрещивании растений  $F_1$ , имеющих генотип АаВв, с растениями, имеющими генотип аавв, было получено 200 растений.

1. Сколько различных фенотипов будет при таком скрещивании?
2. Сколько различных генотипов будет при таком скрещивании?
3. Сколько растений в  $F_1$  будут содержать цианид?
4. Сколько растений в  $F_1$  не будут содержать цианид?
5. Сколько растений, не содержащих цианид, в  $F_1$  будут двойными гетерозиготами?

**14.** У растений клевера содержание цианида контролируется комплементарными генами А и В, находящимися в доминантном состоянии. При скрещивании растений, имеющих генотип ААВв, с растениями, имеющими генотип ааВВ, в  $F_1$  было получено 48 растений. В  $F_2$  было получено 576 растений.

1. Сколько всего растений, содержащих цианид, было в  $F_2$ ?
2. Сколько растений, содержащих цианид в  $F_2$ , было доминантными гомозиготами?
3. Сколько растений, содержащих цианид в  $F_2$ , было гетерозиготными?
4. Сколько разных генотипов в  $F_2$ ?
5. Сколько растений в  $F_2$ , не содержащих цианид, находящихся в гомозиготном состоянии?

**15.** У сортов мягкой пшеницы хлороз определяется взаимодействием двух пар комплементарных генов А и В. При скрещивании растений пшеницы, имеющих генотип ААbb и ааВВ, в  $F_1$  было получено 48 растений, а в  $F_2$  – 192.

1. Сколько хлорозных растений было в  $F_1$ ?
2. Сколько хлорозных растений было в  $F_2$ ?
3. Сколько растений в  $F_2$  было непораженных хлорозом?
4. Сколько генотипов было в  $F_2$ , обуславливающих хлороз растений?
5. Сколько фенотипов было в  $F_2$ ?

**16.** У сортов мягкой пшеницы некроз определяется двумя доминантными комплементарными генами - А и В. При скрещивании растений пшеницы, имеющих генотипы ААbb и aaBB, в F<sub>1</sub> было получено 12 растений, а в F<sub>2</sub> - 96.

1. Сколько некрозных растений было в F<sub>1</sub>?
2. Сколько разных генотипов было в F<sub>2</sub>, обуславливающих некроз растений?
3. Сколько генотипов было в F<sub>2</sub>, обуславливающих нормальное развитие растений?
4. Сколько некрозных растений было в F<sub>2</sub>?
5. Сколько растений в F<sub>2</sub> было устойчивых к некрозу?

**17.** У баклажанов синяя окраска плодов обуславливается комплементарным взаимодействием двух пар генов А и В. При скрещивании растений, имеющих генотип АaBb, с растениями, имеющими генотип aaBB, было получено 480 растений в F<sub>v</sub>.

1. Сколько различных генотипов будет при таком скрещивании?
2. Сколько различных генотипов будет у растений, имеющих синие плоды?
3. Сколько растений в F<sub>v</sub> будет с синими плодами?
4. Сколько различных генотипов будет у растений, имеющих белые плоды?
5. Сколько растений в F<sub>v</sub> будет с белыми плодами?

**18.** У фигурной тыквы дисковая форма плодов обуславливается комплементарным взаимодействием доминантных генов А и В, а удлиненная форма плодов - сочетанием их рецессивных аллелей (aавв). При скрещивании гомозиготных растений, имеющих сферическую форму плодов, в F<sub>1</sub> было получено 10 растений, а в F<sub>2</sub> было получено 240 растений, из них 15 - удлиненной формы плодов.

1. Сколько различных фенотипов было в F<sub>1</sub>?
2. Сколько различных фенотипов было в F<sub>2</sub>?
3. Сколько растений, имеющих дисковидную форму плодов в F<sub>2</sub>, были доминантными гомозиготами?
4. Сколько растений, имеющих дисковидную форму плодов в F<sub>2</sub>, были гетерозиготами?
5. Сколько растений, имеющих сферическую форму плодов в F<sub>2</sub>, были гомозиготами?

19. У фигурной тыквы дисковая форма плодов обуславливается взаимодействием доминантных генов А и В, а удлиненная форма плодов сочетанием их рецессивных аллелей (аавв). Десять гибридных растений  $F_1$ , имеющих генотип АаВв, были скрещены с растениями, имеющими генотип аавв. Было получено 96 растений в  $F_2$ .

1. Сколько разных фенотипов будет при таком скрещивании?
2. Сколько разных генотипов будет при таком скрещивании?
3. Сколько растений в  $F_2$  будут иметь дисковую форму плодов?
4. Сколько растений в  $F_2$  будут иметь дисковую форму, находящихся в гетерозиготном состоянии по обоим генам?
5. Сколько растений в  $F_2$  будут иметь сферическую форму плодов?

20. У фигурной тыквы дисковая форма плодов обуславливается комплементарным взаимодействием доминантных генов А и В, а удлиненная форма плодов - сочетанием их рецессивных аллелей (аавв). При скрещивании гомозиготных растений, имеющих сферическую форму плодов, в  $F_1$  было получено 20 растений, а в  $F_2$  было получено 144 растения.

1. Сколько различных генотипов было в  $F_1$ ?
2. Сколько различных генотипов было в  $F_2$ ?
3. Сколько было растений в  $F_2$ , имеющих дисковидную форму плодов?
4. Сколько было растений в  $F_2$ , имеющих сферическую форму плодов?
5. Сколько было растений в  $F_2$ , имеющих удлиненную форму плодов?

### Эпистаз

*Эпистаз* проявляется в ингибировании действия одной аллельной пары генов, геном другой, неаллельной им пары. Различают доминантный и рецессивный эпистаз. При этом гены, подавляющее действие других, неаллельных им генов, называются *эпистатическими*, подавляемые - *гипостатическими*. Эпистатическое взаимодействие генов по своему характеру противоположно комплементарному взаимодействию. Например, у овса черная окраска зерна обусловлена доминантным геном А, серая окраска доминантным геном В. Ген А эпистатичен по отношению к гену В и ген В в присутствии гена А не проявляет своего действия. И тогда будет проявляться только черная окраска.

При скрещивании гомозиготных растений овса по черной окраске ААВВ с гомозиготными растениями, имеющими белую окраску аавв в  $F_1$  все растения черносеменные. В  $F_2$  следовало бы ожидать расщепление как при дигибридном скрещивании 9АВ : 3Ав : 3аВ : 1ав, обозначив фенотип АВ – черные, Ав – черные, аВ – серые, ав – белые, получили расщепление 12:3:1.

Менделевское расщепление нарушается и соответствует 12 : 3 : 1 вместо 9 : 3 : 3 : 1. Эпистатическое взаимодействие генов может быть как доминантным, также и рецессивным.

### Задание

1. У хлопчатника ген В обуславливает коричневую окраску волокна, ген в – белую. Ген I подавляет проявление коричневой и белой окраски и обуславливает развитие зеленой окраски. Ген i не оказывает влияние на проявление окраски.

Определите окраску волокна у растений, имеющих генотипы:

а) iiBB, б) IiBb, в) Iibb г) IIВВ, д) iibb.

2. Определите окраску волокна в следующих скрещиваниях:

а) iiBB x IIbb, б) iIBb x iiBB, в) IiBb x IiBb, Г) IiBb x iibb.

3. У овса черная окраска семян определяется доминантным геном А, а серая окраска – доминантным геном В. Ген А эпистатичен по отношению к гену В, и последний в его присутствии не проявляется. При отсутствии в зиготе обоих доминантных генов проявляется белая окраска зерновки.

При скрещивании двух растений, выросших из серых семян, получили серые и белые зерновки в соотношении 3:1. Определите генотипы родителей.

4. При самоопылении растения, выросшего из черного семени, получены черные, серые и белые зерна в соотношении 12 : 3 : 1.

Определите генотип исходного растения.

5. У пшеницы остистость наследуется по типу эпистаза. Ген А определяет развитие остистости, ген а - безостости. Ген В действует как ингибитор остистости, а ген в не влияет на развитие остистости. При скрещивании растения, имеющего генотип ААВВ, с растением, имеющим генотип ааbb, в F<sub>1</sub> было получено 18 растений, а в F<sub>2</sub> - 192.

1. Сколько растений F<sub>1</sub> были безостыми?

2. Сколько разных фенотипов было в F<sub>2</sub>?

3. Сколько растений в F<sub>2</sub> были остистыми?

4. Сколько растений в F<sub>2</sub> были безостыми?

5. Сколько растений F<sub>2</sub> были безостыми и по обоим генам гомозиготными?

6. У пшеницы остистость наследуется по типу эпистаза. Ген А определяет развитие остистости, ген а - безостости. Ген В действует как ингибитор остистости, а ген в не влияет на развитие остистости. При скрещивании растения, имеющего генотип ааVb, с растением, имеющим генотип Аabb, было получено 56 растений.

1. Сколько типов гамет может образовать родительское растение?

2. Сколько разных фенотипов будет при таком скрещивании?

3. Сколько разных генотипов может образоваться при таком скрещивании?

4. Сколько растений при таком скрещивании будут остистыми?

5. Сколько растений при таком скрещивании будут безостыми?

7. У пшеницы остистость наследуется по типу эпистаза. Ген А определяет развитие остистости, ген а – безостости. Ген В действует как ингибитор остистости, а ген в не влияет на развитие остистости. При скрещивании растения  $F_1$  с генотипом  $AaVb$  с гомозиготным безостым растением, имеющим рецессивные гены, в  $F_a$  было получено 100 растений.

1. Сколько разных типов гамет может образовать материнская форма?

2. Сколько разных фенотипов может быть в  $F_a$ ?

3. Сколько растений при таком скрещивании будут остистыми?

4. Сколько растений при таком скрещивании будут безостыми?

5. Сколько остистых растений при таком скрещивании будут гетерозиготными по обоим генам?

8. У пшеницы остистость наследуется по типу эпистаза. Ген А определяет развитие остистости, ген а - безостости. Ген В действует как ингибитор остистости, а ген в не влияет на развитие остистости. При скрещивании растения  $F_1$  с гомозиготным остистым растением, в  $F_b$  было получено 16 растений.

1. Сколько разных фенотипов может быть в  $F_b$ ?

2. Сколько разных генотипов может быть в  $F_b$ ?

3. Сколько растений в  $F_b$  были остистыми?

4. Сколько растений в  $F_b$  имели остистые колосья и были гомозиготными по обоим генам?

5. Сколько растений в  $F_2$  были безостыми?

9. У некоторых сортов ячменя яровая наследуется по типу эпистаза. Ген А - обуславливает яровой тип развития растения, ген а - озимый тип. Ген - ингибитор В подавляет развитие яровости, ген в на проявление признака влияния не оказывает. При скрещивании сорта, имеющего генотип  $AABV$ , с сортом, имеющим генотип  $aabb$ , было получено 10 растений  $F_1$ , от самоопыления которых было получено 112 растений  $F_2$ .

1. Сколько растений  $F_1$  имели озимый тип развития?

2. Сколько разных генотипов в  $F_2$  обуславливали озимый тип развития?

3. Сколько разных генотипов в  $F_2$  обуславливали яровой тип развития?

4. Сколько растений в  $F_2$  развивались по озимому типу?

5. Сколько растений в  $F_2$  развивались по яровому типу?

**10.** У некоторых сортов ячменя яровость наследуется по типу эпистаза. Ген А – обуславливает яровой тип развития раннеспелости, ген а - озимый тип. Ген В - ингибитор подавляет развитие яровости, ген в на проявление типа развития влияния не оказывает. При скрещивании растения  $F_1$  с растением, имеющим генотип ААbb, в  $F_2$  было получено 36 растений.

1. Сколько разных генотипов может быть получено в  $F_2$ ?
2. Сколько разных фенотипов может быть получено в  $F_2$ ?
3. Сколько растений в  $F_2$  будут развиваться по озимому типу развития?
4. Сколько растений в  $F_2$  будут развиваться по яровому типу развития?
5. Сколько растений в  $F_2$  имели яровой тип развития и были гомозиготными по обоим генам?

**11.** Окраска зерна у некоторых сортов овса наследуется по типу эпистаза. Ген А - обуславливает черную окраску зерна, ген В - серую окраску зерна. Ген А эпистатичен по отношению к гену В. При скрещивании сортов, имеющих генотипы ААbb и aaBB, было получено 18 растений  $F_1$ , от самоопыления которых было получено 256 растений  $F_2$ .

1. Сколько растений  $F_1$  имели черную окраску зерна?
2. Сколько разных фенотипов было в  $F_2$ ?
3. Сколько растений  $F_2$  имели черную окраску зерна?
4. Сколько растений  $F_2$  имели серую окраску зерна?
5. Сколько растений  $F_2$  имели белую окраску зерна?

**12.** Окраска зерна у некоторых сортов овса наследуется по типу эпистаза. Ген А - обуславливает черную окраску зерна, а ген В - серую окраску. Ген А эпистатичен по отношению к гену В. При скрещивании растений, имеющих генотип АaBb, с растениями, имеющими генотип aabb, было получено 36 растений в  $F_2$ .

1. Сколько разных фенотипов будет в  $F_2$ ?
2. Сколько разных генотипов будет в  $F_2$ ?
3. Сколько растений будут иметь черную окраску зерна?
4. Сколько растений будут иметь серую окраску зерна?
5. Сколько растений будут иметь белую окраску зерна?

**13.** Окраска зерна у некоторых сортов овса наследуется по типу эпистаза. Ген А - обуславливает черную окраску зерна, а ген В - серую окраску. Ген А эпистатичен по отношению к гену В. При скрещивании растений, имеющих генотип АaBb, с растениями, имеющими генотип АAbb, было получено 24 растения в  $F_2$ .

1. Сколько разных фенотипов будет в  $F_2$ ?
2. Сколько разных генотипов будет в  $F_2$ ?



3. Сколько растений будут иметь черную окраску зерна?
4. Сколько из них будут давать нерасщепляющееся потомство?
5. Сколько растений будут гетерозиготными по обоим генам?

**14.** У тыквы белая окраска плодов определяется доминантным геном А, а желтая - доминантным В. Ген А эпистатичен по отношению к гену В. Рecessивные аллели этих генов в гомозиготном состоянии дают зеленую окраску плодов. При скрещивании растений, имеющих в генотипе доминантные аллели обоих генов, с растениями, имеющими зеленую окраску плодов, было получено в  $F_1$  24 растения, а в  $F_2$  - 192 растения.

1. Сколько растений  $F_1$  имели белую окраску плодов?
2. Сколько разных фенотипов было в  $F_2$ ?
3. Сколько разных генотипов было в  $F_2$ ?
4. Сколько растений в  $F_2$  имели белую окраску плодов?
5. Сколько растений в  $F_2$  имели желтую окраску плодов?

**15.** У тыквы белая окраска плодов определяется доминантным геном А, а желтая - доминантным геном В. Ген А эпистатичен по отношению к гену В. Рecessивные аллели этих генов в гомозиготном состоянии дают зеленую окраску плодов. При скрещивании, растений с белыми плодами, имеющими генотип АаВв, с растениями, имеющими желтую окраску плодов и генотип ааВв, было получено 600 растений.

1. Сколько разных фенотипов будет при таком скрещивании?
2. Сколько разных генотипов будет при таком скрещивании?
3. Сколько растений будут иметь белую окраску плодов?
4. Сколько растений будут иметь желтую окраску плодов?
5. Сколько растений будут иметь зеленую окраску плодов?

**16.** У тыквы белая окраска плодов определяется доминантным геном А, а желтая - доминантным - В. Ген А эпистатичен по отношению к гену В. Рecessивные аллели этих генов в гомозиготном состоянии дают зеленую окраску плодов. При скрещивании растений гетерозиготных по обоим генам с растениями, имеющими recessивные аллели этих генов, было получено 384 растения в  $F_a$ .

1. Сколько разных фенотипов будет в  $F_a$ ?
2. Сколько разных генотипов будет в  $F_a$ ?
3. Сколько растений будут иметь белую окраску плодов?
4. Сколько растений будут иметь желтую окраску плодов?
5. Сколько растений будут иметь зеленую окраску плодов?

## Тема 2. Решение задач на полимерное взаимодействие генов

Полимерное взаимодействие генов это однозначное (аддитивное) действие неаллельных генов или другими словами суммарное действие неаллельных генов, действующих в одном направлении (действующих на развитие одного и того же признака).

Так Нильсон-Эле в 1908 установил, что у пшеницы красная окраска зерна обусловлена двумя парами неаллельных генов  $A_1 A_1 A_2 A_2$ ; при отсутствии одного из доминанта интенсивность окраски убывает и если в генотипе отсутствуют все доминантные гены, то окраска зерна белая –  $a_1 a_1 a_2 a_2$ , расщепление в  $F_2$  по красной и белой окраске будет соответствовать 15:1. Так как полимерные гены действуют на развитие одного и того же признака и их обозначают одной буквой, а аллельную пару цифрой  $A_1 A_1$  или  $A_2 A_2$ .

Полимерные гены обуславливают наследование количественных признаков. Различают полимерию – кумулятивную и некумулятивную.

*Кумулятивной* (суммирующей) полимерией называется такое взаимодействие полимерных генов, при котором степень проявления признака зависит от числа доминантных аллелей, содержащихся в генотипе особи.

При кумулятивной полимерии у гибридов  $F_2$  наблюдается непрерывный ряд изменчивости признака, т.е. интенсивность проявления данного признака зависит от числа генов обуславливающих данный признак.

При кумулятивной полимерии наблюдается явление *трансгрессии* – это захождение признака потомков за родительский признак, т.е. выщепление в  $F_1$  потомков с более сильным или более слабым выражением признака, чем у каждой из родительских форм и гибридов. Трансгрессии могут быть положительными и отрицательными.

При некумулятивной полимерии развитие признака обуславливается наличием любого числа соответствующих доминантных аллелей полимерных генов, т.е. достаточно одного из них для фенотипического проявления данного признака.

*Модифицирующее действие генов.*

Наряду с генами "основного" действия, которые назвал К. Мезер олигогенами, на развитие любого признака оказывают действие другие гены, влияние которых не всегда удается установить.

Эти гены не проявляют своего действия, но способны усилить (усилители) или ослаблять (ингибиторы, супрессоры) действие основных или главных генов, такие гены называются генами - модификаторами.

### Задание

1. У некоторых сортов пшеницы красная окраска зерна контролируется двумя парами полимерных доминантных генов. Два доминантных неаллельных гена в гомозиготном ( $A_1 A_1 A_2 A_2$ ) состоянии определяют тёмно-красную окраску зерна, один доминантный ген ( $A_1$  или  $A_2$ ) - бледно-красную, два - светло-красную, а три - красную окраску зерна.

Какие типы гамет образуют растения, имеющие генотипы:

а)  $A_1 A_1 A_2 A_2$ ; б)  $A_1 a_1 A_2 A_2$ ; в)  $a_1 a_1 A_2 A_2$ ; г)  $A_1 a_1 a_2 A_2$ ; д)  $A_1 A_1 a_2 a_2$ ; е)  $A_1 a_1 a_2 a_2$ ; ж)  $a_1 a_1 a_2 a_2$ ; з)  $a_1 A_1 a_2 a_2$ ; и)  $A_1 a_1 a_2 a_2$ ; к)  $A_1 a_1 A_2 a_2$ .

2. Определить окраску зерна у растений, полученных в результате следующих скрещиваний: а)  $A_1 a_1 A_2 A_2 \times a_1 a_1 A_2 a_2$ ;

б)  $A_1 a_1 A_2 a_2 \times a_1 a_1 a_2 a_2$ ; в)  $A_1 A_1 a_2 a_2 \times A_1 a_1 a_2 a_2$ ;

г)  $A_1 a_1 a_2 a_2 \times A_1 a_1 A_2 A_2$ .

3. У пшеницы яровость контролируется двумя доминантными полимерными генами  $A_1$  и  $A_2$ ; а озимость - рецессивными аллелями  $a_1$  и  $a_2$ . В наибольшей степени яровость проявляется в генотипах  $A_1 A_1 A_2 A_2$ , а озимость - при сочетании генов  $a_1 a_1 a_2 a_2$ .

Определить генотипы и фенотипы гибридных растений в следующих скрещиваниях: а)  $A_1 A_1 A_2 A_2 \times a_1 a_1 a_2 a_2$ ; б)  $A_1 A_1 a_2 a_2 \times a_1 a_1 a_2 a_2$ ; в)  $A_1 a_1 a_2 a_2 \times a_1 a_1 A_2 a_2$ .

4. У льна-долгунца высота растений обусловлена взаимодействием  $2^x$  пар полимерных генов, каждый из которых носит количественный кумулятивный характер. Высота растений при наличии 2 пар рецессивных генов карликовости равна 72 см, при наличии 2 пар доминантных генов - 144 см. При скрещивании растений, имеющих генотип  $A_1 A_1 a_2 a_2$ , с растением, имеющим генотип  $a_1 a_1 A_2 A_2$ , было получено 10 растений  $F_1$ , от самоопыления которых было получено 192 растения в  $F_2$ ?

1. Какую высоту имели материнские растения в первом скрещивании?

2. Какую высоту имели растения  $F_1$ ?

3. Сколько растений  $F_2$  имели такую же высоту, как растения  $F_1$ ?

4. Сколько растений  $F_2$  имели высоту 144 см?

5. Сколько растений  $F_2$  имели высоту 72 см?

5. У пшеницы темно-красная окраска зерновки обусловлена двумя парами доминантных полимерных генов  $A_1 A_1 A_2 A_2$ , а белая - двумя парами рецессивных аллелей этих генов. Если в генотипе присутствует четыре доминантных гена  $A_1 A_1 A_2 A_2$ , то окраска зерновки будет темно-красная, три -  $A_1 A_1 A_2 a_2$  или  $A_1 a_1 A_2 A_2$  - красная, два -  $A_1 A_1 a_2 a_2$ ,  $A_1 a_1 A_2 a_2$  или  $a_1 a_1 A_2 A_2$  -

светло-красная, один-  $A_1a_1a_2a_2$  или  $a_1a_1A_2a_2$ - бледно-красная. Скрещивали гетерозиготное светло-красное растение с белозерной родитетской формой и получили 80 растений  $F_a$ .

1. Сколько разных генотипов может быть получено при таком скрещивании?

2. Сколько растений могут иметь светло-красную окраску зерновки?

3. Сколько растений могут иметь белую окраску зерновки?

4. Сколько фенотипов может быть в  $F_a$ ?

5. Сколько растений могут иметь бледно-красную окраску зерновки?

6. Содержание витамина А в эндосперме зерновки зависит от числа доминантных аллелей гена Y. Клетки эндосперма триплоидные. Если в генотипе все гены содержатся в доминантном состоянии, то количество витамина А (в единицах активности) = 6. Следовательно, действие одной дозы доминантного гена примерно равно одной единицы активности. С увеличением числа доминантных аллелей их действие суммируется. Линию кукурузы, в эндосперме которой практически не содержалось витамина А, опыляли пыльцой линии, в эндосперме которой было 6 единиц активности витамина А. Было получено 120 растений  $F_1$ , которые после самоопыления дали в  $F_2$  384 растения.

1. Сколько единиц активности витамина А может содержаться в эндосперме зерновки  $F_1$ ?

2. Сколько зерновок  $F_2$  могут содержать четыре единицы активности витамина А?

3. Сколько зерновок  $F_2$  могут содержать в эндосперме шесть единиц активности витамина А?

4. Сколько зерновок  $F_2$  могут практически не содержать в эндосперме витамина А?

5. Сколько единиц активности витамина А могут содержать зерновки, завязавшиеся в год скрещивания, материнской особи, имеющей генотип  $A_1A_1a_2a_2a_3a_3$ , с отцовской, имеющей генотип  $a_1a_1a_2a_2A_3A_3$ ?

7. У пастушьей сумки *Capsella bursa pastoris* известны растения двух разновидностей, четко различающихся по форме плодов (стручков). Одна разновидность (генотип  $a_1a_1a_2a_2$ ) характеризуется овальной формой стручков, другая (в генотипе имеется хотя бы один доминантный аллель из двух пар полимерных некумулятивных генов) - треугольной формой стручка. Скрещивали между собой растения со стручками треугольной формы (данные гены в доминантном состоянии) и овальной. В  $F_1$  получили 122 растения, в  $F_2$  - 640.

1. Сколько растений  $F_1$  могли иметь плоды треугольной формы?

2. Сколько растений  $F_2$  могли иметь плоды овальной формы?

3. Сколько растений  $F_2$  могли иметь плоды треугольной формы и давать нерасщепляющееся потомство?
4. Сколько разных фенотипов могли иметь растения  $F_2$ ?
5. Сколько разных генотипов могли иметь растения  $F_2$ ?

**8.** У пшеницы плотность колоса определяется по числу колосков на 10 см длины колосового стержня. Различают следующие типы плотности колоса: рыхлый - меньше 17 колосков, средней плотности - 17-20, выше средней – 20-23, плотный - 23-26, очень плотный (булавовидный) - больше 26. Предположим, что плотность колоса детерминируется двумя парами полимерных неаллельных генов, оказывающих кумулятивное действие: чем меньше содержится в генотипе доминантных генов, тем плотнее будет колос. При скрещивании двух сортов пшеницы, имеющих колос выше средней плотности и генотипы  $A_1A_1a_2a_2 \times a_1a_1A_2A_2$ , в  $F_1$  получили 50 растений, в  $F_2$  – 320.

1. Какую максимально возможную плотность колоса могут иметь растения  $F_1$ ?
2. Сколько разных фенотипов могут иметь растения  $F_2$ ?
3. Сколько растений  $F_2$  могут быть трансгрессивными и иметь более плотный колос, чем каждая из родительских форм?
4. Сколько трансгрессивных плотноколосых растений  $F_2$  могут дать нерасщепляющееся потомство?
5. Сколько в  $F_2$  может быть трансгрессивных растений, имеющих более рыхлый колос, чем каждая из родительских форм?

**9.** В результате исследования нескольких тысяч растений одного сортообразца ржи была обнаружена сильная изменчивость по опушенности стебля. Предположим, что эта изменчивость обусловлена тремя парами полимерных генов с кумулятивным действием. При скрещивании гомозиготных растений, имеющих опушенность стебля 40 волосков на  $1 \text{ см}^2$  и генотипы  $A_1A_1A_2A_2a_3a_3 \times a_1a_1A_2A_2A_3A_3$ , получили в  $F_1$  20 растений, в  $F_2$  – 64.

1. Какова может быть опушенность стебля у растений  $F_1$ ?
2. Сколько разных генотипов может быть в  $F_2$ ?
3. Сколько разных фенотипов может быть в  $F_2$ ?
4. Сколько растений  $F_2$  могут быть трансгрессивными по данному признаку и иметь большую опушенность, чем родительские формы?
5. Какую минимальную опушенность стебля могут иметь растения  $F_2$ ?

**10.** У некоторых сортов пшеницы (Норин 10, Мексика 50) короткостебельность растений обусловлена тремя парами рецессивных полимерных генов карликовости. Предположим, что каждый из них имеет одинаковое количественное значение в определении длины соломины, и все они имеют кумулятивный эффект. При наличии трех рецессивных пар генов карликовости (генотип  $a_1 a_1 a_2 a_2 a_3 a_3$ ) растения имеют высоту 18 см, а при наличии этих генов в доминантном состоянии высота растений равна 120 см. Скрещивали гомозиготные растения, имеющие минимальную и максимальную высоту. В  $F_1$  получили 20 растений, которые от самоопыления дали 64 растения  $F_2$ .

1. Какова может быть высота растений  $F_1$ ?
2. Сколько разных фенотипов может быть в  $F_2$ ?
3. Какую высоту могут иметь растения с генотипом  $A_1 A_1 A_2 a_1 a_3 a_3$ ?
4. Сколько растений могут иметь высоту меньше 60 см?
5. Сколько из них могут дать нерасщепляющееся потомство в  $F_2$  при самоопылении?

**11.** У кукурузы длина початка обусловлена двумя парами полимерных кумулятивных генов, каждый из которых имеет однозначное действие. Предположим, что каждый доминантный ген обуславливает 5 см, а рецессивный ген - 2 см длины початка. Скрещивали две гомозиготные линии кукурузы, одна из которых имела длину початка 8 см, а другая - 20 см. В  $F_1$  получили 160 растений, которые от самоопыления дали 960 гибридов  $F_2$ .

1. Какую длину початка могли иметь растения  $F_1$ ?
2. Сколько разных фенотипов может быть в  $F_2$ ?
3. Какую длину початка могут иметь растения, в генотипе которых содержится три доминантных гена?
4. Сколько таких растений может быть в  $F_2$ ?
5. Какую длину початка могут иметь растения с одним доминантным геном?

**12.** У кукурузы число рядов зерен в початке наследуется очень сложно. Предположим, что оно определяется четырьмя парами полимерных генов, имеющих кумулятивный эффект. Если в генотипе содержится четыре пары рецессивных генов  $a_1 a_1 a_2 a_2 a_3 a_3 a_4 a_4$ , число рядов в початке равно восьми, а четыре пары доминантных генов - 24. Опыляли линию кукурузы, имеющую генотип  $A_1 A_1 A_2 A_2 a_3 a_3 a_4 a_4$  пылью линии, имеющей генотип

$A_1A_1a_2a_2A_3A_3a_4a_4$ . Получили 112 растений  $F_1$ , которые от самоопыления дали 1280 растений  $F_2$ .

1. Сколько рядов зерен в початке может быть у материнского растения в первом скрещивании?

2. Сколько рядов зерен в початке может быть у гибридов  $F_1$ ?

3. Сколько разных фенотипов может быть в  $F_2$ ?

4. Сколько трансгрессивных растений  $F_2$  могли иметь меньше рядов зерен в початке, чем каждая из родительских форм, и давать нерасщепляющееся потомство?

5. Сколько растений  $F_2$  могли иметь больше рядов зерен в початке, чем каждая из родительских форм?

**13.** У зернового сорго высота растений обусловлена взаимодействием четырех пар полимерных генов, каждый из которых влияет на длину междоузлия. Допустим, что это действие обусловлено в равной мере каждым из четырех генов, причем их действие носит количественный и кумулятивный характер. Высота растений при наличии всех четырех пар рецессивных генов карликовости равна 40 см, при наличии всех четырех пар доминантных генов - 240 см.

1. Какую высоту могут иметь растения с генотипом  $A_1A_1A_2A_2a_3a_3a_4a_4$ ?

2. Какую высоту могут иметь растения с генотипом  $a_1a_1a_2A_2A_3A_3A_4A_4$ ?

3. Какова может быть высота гибридов  $F_1$ , полученных от скрещивания растения, в генотипе которого содержатся все четыре гена карликовости, с растением, в генотипе которого все гены находятся в доминантном состоянии?

4. Материнское растение, имеющее генотип  $A_1A_1A_2A_2A_3A_3a_4a_4$ , опыляли пыльцой отцовского растения, имеющего генотип  $a_1a_1a_2a_2a_3a_3A_4A_4$ . Какова может быть высота растений в  $F_1$ ?

5. Какова могла быть высота отцовского растения в последнем скрещивании?

**14.** Соцветие ячменя - колос, стержень которого состоит из отдельных члеников. На уступах члеников колосового стержня располагаются колоски. Плотность и форма колоса зависит от длины каждого членика колосового стержня, чем он короче, тем плотнее колос. Длина членика колосового стержня контролируется полимерными генами, обладающими кумулятивным действием. У линии, имеющей все гены в рецессивном со-

стоянии –  $a_1a_1a_2a_2a_3a_3a_4a_4$  колос эректоидный очень плотный. Длина одного членика колосового стержня 1,15мм. У другой линии с генотипом  $A_1A_1A_2A_2A_3A_3A_4A_4$  колос рыхлый членики колосового стержня относительно длинные – 3,33мм. Два доминантных аллеля  $A_1$ , увеличивают длину стержня по сравнению с рецессивной на 0,16 мм,  $A_2$  - на 0,27 мм,  $A_3$  - на 0,82 мм,  $A_4$  - на 0,93 мм.

1. Определите возможную длину членика колосового стержня у растений, имеющих в генотипе три доминантных гена  $A_1$ ,  $A_2$ ,  $A_3$  и один рецессивный  $a_4$ .

2. Определите возможную длину членика колосового стержня у растений с генотипом  $A_1A_1a_2a_2 A_3A_3A_4a_4$ .

3. Определите возможную длину членика колосового стержня у растений, имеющих гены  $a_3$  и  $a_4$  в рецессивном, а остальные – в доминантном состоянии.

4. Определите длину членика колосового стержня у гибрида, имеющего гены  $a_1$  и  $a_2$  в рецессивном состоянии,  $A_3$  и  $A_4$  - в доминантном.

5. При скрещивании сортов с генотипами  $A_1A_1A_2A_2a_3a_3a_4a_4$  х  $a_1a_1a_2a_2A_3A_3A_4A_4$  получили 256 растений. Сколько из них могут быть трансгрессивными с минимальным размером члеников колосового стержня?

**15.** Длина ушей у кроликов породы Баран 28 см, у других пород - около 12 см. Предположим, что различия в длине ушей зависят от двух пар генов с однозначным кумулятивным действием. Генотип кроликов породы Баран  $A_1A_1A_2A_2$ , обычных пород –  $a_1a_1a_2a_2$ . Скрещивали чистопородных кроликов Баран с обычными кроликами, в  $F_1$  получили 14 крольчат, в  $F_2$  - 32.

1. Какова может быть длина ушей у кроликов  $F_1$ ?

2. Сколько разных генотипов могут иметь гибриды  $F_2$ ?

3. Сколько разных фенотипов может быть в  $F_2$ ?

4. Сколько кроликов в  $F_2$  могут иметь такую же длину ушей, как и породы Баран?

5. Сколько кроликов  $F_2$  могут иметь такую же длину ушей, как и животные  $F_1$ , и давать нерасщепляющееся потомство?

**16.** У кур оперенность ног детерминируется двумя парами полимерных некумулятивных генов. Если хотя бы один из них будет находиться в доминантном состоянии, куры будут иметь оперенные ноги. Если все гены рецессивные, то ноги будут неоперенными. Скрещивали куриц, имеющих



неоперенные ноги, с петухами, имеющими оперенные ноги и все гены в доминантом состоянии. В  $F_1$  получили 120, в  $F_2$  - 1 128 птиц.

1. Сколько разных типов гамет может образовать петух  $F_1$ ?
2. Сколько птиц  $F_1$  могли иметь оперенные ноги?
3. Сколько птиц  $F_2$  могли иметь оперенные ноги и давать нерасщепляющееся потомство?
4. Сколько птиц  $F_2$  могли иметь неоперенные ноги?
5. Сколько птиц  $F_2$  могли иметь оперенные ноги и быть двойными гетерозиготами?

**17.** У пшеницы высота растений обусловлена 3 парами рецессивных полимерных генов карликовости. Предположим, что каждый из них имеет одинаковое количественное значение в определении длины соломины, и все они имеют кумулятивный эффект. При наличии трех пар генов карликовости (генотип  $a_1a_1a_2a_2a_3a_3$ ) растения имеют высоту 18 см, а при наличии всех трех пар генов в доминантном состоянии высота растений будет 120 см. Растения  $F_1$ , имеющие генотип  $A_1a_1A_2a_2A_3a_3$  скрещивали с растениями, имеющими все три пары генов в рецессивном состоянии. Было получено 40 растений  $F_a$ .

1. Какую высоту имели растения  $F_1$ ?
2. Сколько разных фенотипов было в  $F_a$ ?
3. Сколько растений  $F_a$  будут иметь высоту 18 см?
4. Сколько растений  $F_a$  будут иметь высоту в пределах 60-70 см?
5. Сколько растений  $F_a$  будут давать при самоопылении нерасщепляющееся потомство?

**18.** В результате исследования одного вида ржи у него была обнаружена сильная изменчивость по опушенности стебля (от 60 волосков на 1 см до полного отсутствия опушения). Предположили, что эта изменчивость обусловлена тремя парами полимерных генов с кумулятивным действием. При скрещивании растений с опушенностями 60 волосков на 1 см с неопушенным растением было получено 17 растений  $F_1$  от самоопыления которых было получено 64 растения  $F_2$ .

1. Какова была опушенность растений  $F_1$ ?
2. Сколько фенотипов будет в  $F_2$ ?
3. Сколько растений  $F_2$  будет иметь такую же опушенность, как и  $F_1$ ?
4. Сколько растений  $F_2$  будет иметь более сильную опушенность, чем  $F_1$ ?
5. Сколько растений  $F_2$  будут неопушенными?

**19.** У зернового сорго высота растений обусловлена взаимодействием 4 пар полимерных генов, каждый из которых в одинаковой степени влияет на длину междоузлия, причем их действие носит количественный и кумулятивный характер. Высота растения, в генотипе которого содержится 4 пары рецессивных генов карликовости, равна 40см, а при наличии 4 пар доминантных генов – 240см. При опылении материнского растения, имеющего генотип  $A_1A_1A_2A_2A_3A_3a_4a_4$  пыльцой растения, имеющего генотип  $A_1A_1a_2a_2A_3A_3A_4A_4$ , было получено 10 растений в  $F_1$ , от самоопыления которых было получено 96 растений  $F_2$ .

1. Какова высота растений  $F_1$ ?
2. Какова высота отцовского растения в первом скрещивании?
3. Сколько растений  $F_2$  будут иметь большую высоту, чем отцовское растение?
4. Сколько разных генотипов будет в  $F_2$ ?
5. Сколько разных фенотипов будет в  $F_2$ ?

**20.** У кукурузы длина початка обусловлена двумя парами полимерных генов, каждый из которых имеет однозначное действие. Предположим, что каждый доминантный ген обуславливает 5см, а рецессивный ген – 2см длины початка. Растения  $F_1$  с генотипом  $A_1a_1A_2a_2$  были опылены пыльцой растения, имеющим генотип  $a_1a_1a_2a_2$ . В  $F_2$  было получено 32 растения.

1. Каковую длину початка имели материнские растения?
2. Каковую длину початка имели отцовские растения?
3. Сколько разных фенотипов было в  $F_2$ ?
4. Сколько растений  $F_2$  имели такую же длину початка, как и отцовские?
5. Сколько растений  $F_2$  имели длину початка 11 см?

## Раздел IV. СЦЕПЛЕННОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ

### Тема 1. Решение задач на полное и неполное сцепление генов (простой перекрест)

Закономерности независимого наследования признаков (независимого комбинирования признаков), установленные Г. Менделем, были основаны на изучении признаков, гены которых локализованы в разных хромосомах.

Однако, число пар гомологичных хромосом у любого живого организма во много раз меньше, чем число генов, контролирующих наследование признаков и свойств. Так, у дрозофилы всего 4 пары хромосом  $2n = 8$ , а число генов, определяющих свойства и признаки, более 1100. Следовательно, все гены не могут быть локализованы в разных хромосомах - их не хватает. Следует предположить, что в одной хромосоме локализовано несколько генов. Гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются вместе, т.е. сцеплено.

Явление сцепленного наследования было открыто Бетсоном и Пеннетом в 1905 году. Теоретическое объяснение этому явлению было дано Т. Морганом и его школой в 1910 г., создавшим *хромосомную теорию наследственности*. Согласно которой гены, находящиеся в одной хромосоме, сцеплены (наследуются вместе, если сцепление полное) и образуют группу сцепления. Количество групп сцепления равно количеству пар хромосом, т.е. гаплоидному набору хромосом.

Сцепленные гены обозначаются иначе, чем гены, находящиеся в разных хромосомах. Так, когда гены находятся в разных хромосомах, мы записываем в буквенной символике гетерозиготу по двум признакам, как  $AaBb$ , т.е. гены в разных хромосомах. Если гены сцеплены, тогда гетерозигота может быть изображена так:  $(AB)(ab)$ , т.е. сцепленные гены заключаются в скобки, чаще в литературе принято такое изображение – гены « $AB$ » в одной хромосоме  $AB$  и гены « $ab$ » в другой хромосоме, т.е. гетерозигота  $AaBb$  изображается  $AB$  аллели одного гена ( $A$  и  $a$ ), находящиеся в гомологичных хромосомах, пишутся строго один под другим.

Для анализа характера наследования изучаемых признаков как при независимом, а также и сцепленном наследовании применяют анализирующее скрещивание. *Анализирующее скрещивание* – это скрещивание гибридов первого поколения ( $F_1$ ) с гомозиготной особью по изучаемым рецессивным признакам, например,  $AaBb \times aabb$  при независимом и  $(AB)(ab) \times (ab)(ab)$  или  $AB$ <sub>ав</sub> ×  $ав$ <sub>ав</sub> сцепленном наследовании.

При сцепленном наследовании, если изучаемые признаки локализованы в одной хромосоме, при анализирующем скрещивании в  $F_a$  – образуются только два фенотипических класса.

Например: У томата высокий рост (D) доминирует над карликовым (d), гладкие плоды (P) над опушенными (p). Гены локализованы в одной хромосоме.

Гомозиготная особь с высоким ростом и гладкими плодами скрещена с гомозиготной особью, карликового роста и с опушенными плодами, получено  $F_1$  и проведено анализирующее скрещивание.

Генотипы родителей	P	♀(PD)(PD)	x	♂(pd)(pd),
	фенотип	высокий рост гладкие плоды		карликовый рост опушенные плоды

т.к. родители гомозиготны, то дадут по одному типу гамет: материнская форма (PD) и отцовская форма (pd), в  $F_1$  при слиянии гамет получится (PD)(pd) все растения будут высокими с гладкими плодами и гетерозиготным генотипом.

Полученные гибриды  $F_1$  скрещиваем между собой и получаем  $F_2$ , т.к. сцепление полное оба родителя дадут по 2 типа гамет, воспользовавшись решеткой Пеннета для анализа потомства, получим:

♀ \ ♂	(PD)	(pd)
(PD)	(PD) (PD)	(PD) (pd)
(pd)	(PD) (pd)	(pd) (pd)

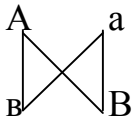
Расщепление по фенотипу:  $\frac{3}{4}$  высокорослых с гладкими плодами,  $\frac{1}{4}$  карликовых с опушенными плодами; по генотипу на одну гомозиготу по генам (PD), две гетерозиготы (Pd)(pd) и одна гомозигота по генам (pd).

Таким образом, при полном сцеплении в  $F_2$  расщепление по двум фенотипическим классам такое же, что и при моногибридном скрещивании.

Однако, сцепление генов не абсолютно, т.к. хромосомы способны к рекомбинации, происходящей в профазе первого мейотического деления. В стадии пахинемы происходит кроссинговер (crossingover) – перекрест хромосом, который приводит к обмену гомологичными участками несестринских хроматид, в результате чего образуются новые сочетания генов. Гаметы с новым сочетанием генов, образовавшиеся в результате кроссинговера называются *кроссоверными*.

Допустим гены АВ сцеплены и находятся в одной хромосоме (АВ). Гетерозигота по этим генам (АВ)(ав) будет образовывать следующие типы гамет:

$\begin{array}{l} A \\ | \\ B \end{array}$ 
 $\begin{array}{l} a \\ | \\ в \end{array}$ 
 при расхождении хромосом в анафазе мейоза будут гаметы (АВ) и (ав), но между сцепленными генами может, как мы уже говорили, произойти перекрест и тогда после разрыва в местах перекреста будут новые сочетания (Ав) и (аВ) и эти гаметы будут называться кроссинговерными или кроссоверными. Количество кроссоверных гамет зависит от частоты перекреста.



Частота образования кроссоверных гамет зависит от расстояния между генами в хромосоме: чем оно больше, тем чаще проходит кроссинговер. Частота перекреста измеряется в процентах. Максимальная величина перекреста около 50%. Пятьдесят процентов перекреста быть не может, т.к. в этом случае идет независимое наследование.

Процент кроссоверных особей и гамет определяется экспериментальным путем при анализирующем скрещивании.

Процент перекреста показывает расстояние между генами, количество гамет и особей, образовавшихся в результате перекреста; силу сцепления.

Например, особь гомозиготная по генам АВ скрещена с гомозиготной особью по генам - ав. Получено F<sub>1</sub> и проведено анализирующее скрещивание гибридов F<sub>1</sub> с двойным рецессивом. Получено потомство с фенотипом (АВ)- 400 шт., (ав)-380 шт., (Ав) - 40 шт., (аВ) - 60 шт. Определить силу сцепления между генами А и В, процент кроссоверных гамет.

*Решение задачи.*

Пишем схему скрещивания: P ♀ (АВ) (АВ) x ♂ (ав)(ав).

Каждая гомозиготная особь родителей дает один тип гамет (АВ) и (ав). Гаметы сливаются, образуя гибриды F<sub>1</sub> (АВ)(ав) - гетерозиготы.

Проводим анализирующее скрещивание (скрещивание гибридов F<sub>1</sub> с рецессивным родителем)

F<sub>a</sub> (АВ)(ав) x (ав) (ав)

Гетерозигота (АВ)(ав) дает 4 типа гамет. Гомозигота (ав)(ав) – 1 тип.

Составляем решетку Пеннета:

	♂ / ♀	(ав)	Потомков, шт.	
44,3%	(АВ)	(АВ) (ав)	400	Не кроссоверные
44,3%	(ав)	(ав) (ав)	380	
5,7%	(Ав)	(Ав) (ав)	40	кроссоверные
5,7%	(аВ)	(аВ) (ав)	60	

Всего 880 особей из них *кроссоверных* 100.

Находим процент кроссоверных особей. Всего особей 800, т.е. 100%, из них кроссоверных особей -100, т.е.  $x$  процентов.

Решаем пропорцию  $X=100 \times 100/800 = 11,4 \%$ . Это значит, что кроссоверных гамет 11,4%, расстояние между генами 11,4%. Сила сцепления между генами 11,4%. Некроссоверных особей  $100\% - 11,4\% = 88,6\%$ , тогда на долю каждого типа некроссоверных особей будет приходиться (АВ)(ав) – 44,3%, на (ав)(ав) тоже 44,3%, на долю кроссоверных (Ав) (ав) - 5,7 % и (аВ)(ав) - 5,7 %.

#### Задание

**1.** У растений горошка душистого гены, детерминирующие окраску цветков и наличие усиков на листьях, локализованы в одной хромосоме и наследуются сцеплено. При скрещивании гомозиготных растений, имеющих ярко-красную окраску цветков и усики на листьях (генотип *RRTT*), с растением, имеющим бледно-розовые цветки и без усиков на листьях (генотип *rrtt*), в  $F_1$  получили 80 гибридов. Их скрестили с растениями, у которых оба признака находились в рецессивном состоянии, и получили 120 растений  $F_a$ .

1. Сколько типов гамет могут образовать растения  $F_1$  ?
2. Сколько растений  $F_a$  могли иметь бледно-розовую окраску цветков и листья без усиков?
3. Сколько растений  $F_a$  могли иметь ярко-красную окраску цветков и листья с усиками?
4. Сколько разных генотипов может быть в  $F_a$ ?
5. Сколько разных фенотипов может быть в  $F_a$ ?

**2.** У томата гены, определяющие высоту растений и форму плодов, наследуются сцеплено и локализованы в одной хромосоме.

Скрещивали гомозиготное растение с доминантными генами высокорослости (Н) и шаровидной формы плодов (Р) с растениями, имеющими карликовый рост (аллель *h*) и грушевидную форму плодов (р). В  $F_1$  получили 10 растений, в  $F_2$  - 798.

1. Сколько высокорослых растений с шаровидными плодами может быть в  $F_1$ ?

2. Сколько типов гамет может образовать растение  $F_1$ ?
3. Сколько разных генотипов может быть в  $F_2$ ?
4. Сколько растений  $F_2$  могли иметь карликовый рост и грушевидные плоды?
5. Сколько групп сцепления может иметь томат?

**3.** У томата округлая форма плода ( $O$ ) доминантна по отношению к плоской ( $o$ ), одиночные цветки ( $S$ ) доминантны по отношению к цветкам, собранным в соцветие ( $s$ ), и признак опушения плода ( $p$ ) рецессивен по отношению к неопушенному ( $P$ ). Все три гена находятся по второй хромосоме.

Скрещивали растения с гладкими округлыми плодами и единичными цветками с растениями, имеющими опушенные плоские плоды и цветки, собранные в соцветия. В  $F_1$  получили 120 растений, в результате самоопыления которых завязалось 600 семян. Все они были всхожими.

1. Сколько разных типов гамет может образовать растений  $F_1$ ?
2. Сколько растений  $F_1$  могут иметь все три признака в доминантном состоянии?
3. Сколько разных генотипов может быть в  $F_2$ ?
4. Сколько разных фенотипов может быть в  $F_2$ ?
5. Сколько растений  $F_2$  могут иметь все три признака в рецессивном состоянии?

**4.** У кукурузы гены, обуславливающие фертильность пыльцы и матовую поверхность листьев, локализованы в одной хромосоме. Нормальная фертильность ( $F$ ) является доминантной по отношению к пониженной ( $f$ ), а матовая поверхность листа ( $G$ ) доминантна по отношению к глянцевой ( $g$ ).

При скрещивании гомозиготного растения, имеющего пониженную фертильность и матовую поверхность листьев, с растением, имеющим нормальную фертильность и глянцевою поверхность листьев, получили 52 гибрида  $F_1$ , от переопыления которых получили 800 растений  $F_2$ .

1. Сколько разных типов гамет может образовать растение  $F_1$ ?
2. Сколько растений  $F_2$  могут иметь оба доминантных признака?
3. Сколько разных генотипов может быть в  $F_2$ ?
4. Сколько растений  $F_2$  могут иметь пониженную фертильность и матовые листья?
5. Сколько растений  $F_2$  могут иметь оба признака в рецессивном состоянии?

**5.** У примулы китайской длина пестика и окраска пыльцы определяется генами, локализованными в одной хромосоме. Короткий пестик ( $L$ ) является доминантным по отношению к длинному ( $l$ ), а зеленая окраска

рыльца (*Rs*) доминантна по отношению к красной (*rs*). Гомозиготное растение, имеющее короткий пестик и красное рыльце, скрестили с растением, имеющим длинный пестик и зеленое рыльце. В  $F_1$  получили 160 растений, в  $F_2$  – 960.

1. Сколько типов гамет может образовать растение  $F_1$ ?
2. Сколько растений в  $F_1$  могло иметь короткий пестик и зеленое рыльце?
3. Сколько разных генотипов могло быть в  $F_2$ ?
4. Сколько растений в  $F_2$  могли иметь оба признака в доминантном состоянии?
5. Сколько растений в  $F_2$  могли иметь короткий пестик и зеленое рыльце?

6. У кукурузы зеленая окраска всходов (*V*) является доминантной по отношению к золотистой (*v*), а отсутствие лигул (*Lg*) – доминантно по отношению к наличию лигул (*lg*). Оба гена находятся в одной хромосоме.

Скрещивали безлигульное растение с золотистой окраской всходов с растением, имеющим лигулы и зеленую окраску всходов. В  $F_1$  получили 160 гибридов, а от скрещивания их с гомозиготной формой по обоим рецессивным признакам в  $F_a$  - 624 растения.

1. Сколько групп сцепления может быть у кукурузы?
2. Сколько разных типов гамет может образовать растение  $F_1$ ?
3. Сколько растений  $F_a$  могли быть безлигульными и иметь золотистую окраску всходов?
4. Сколько разных генотипов может быть в  $F_a$ ?
5. Сколько растений  $F_a$  могли иметь лигулы и зеленую окраску всходов?

7. У ячменя в I хромосоме локализованы гены *gs3* (отсутствие воскового налета) и ген *n* (голозерность). Доминируют гены *Gs3* (наличие воскового налета) и ген пленчатости *N*. Скрещивали пленчатые растения без воскового налета и голозерные с восковым налетом. В  $F_1$  получили 124 растения, в  $F_2$  – 1140.

1. Сколько гибридов  $F_1$  были пленчатыми и имели восковой налет?
2. Сколько типов гамет может образовать растение  $F_2$ ?
3. Сколько разных фенотипов может быть в  $F_2$ ?
4. Сколько разных генотипов может быть в  $F_2$ ?
5. Сколько групп сцепления может быть у ячменя?



**8.** У дрозофилы во II хромосоме локализованы гены *cl* — темно-каштановые глаза и *cui* — загнутые кверху крылья. Эти гены рецессивны по отношению к доминантным генам *Cl* — красные глаза и *Cui* — нормальные крылья.

Скрещивали мух, имеющих оба признака в рецессивном состоянии, с мухами, имеющими доминантные признаки. В  $F_1$  получено 60, в  $F_2$ , — 240 мух.

1. Сколько мух  $F_1$  могли иметь все признаки в доминантном состоянии?

2. Сколько мух  $F_2$  могли иметь все признаки в доминантном состоянии и дать нерасщепляющееся потомство?

3. Сколько мух  $F_2$  были гетерозиготными по обоим генам?

4. Сколько разных фенотипов могло быть в  $F_2$ ?

5. Сколько типов гамет может образовать муха  $F_1$ ?

**9.** Допустим, что гены А и В сцеплены друг с другом и показывают 40% перекреста. Каков будет генотип  $F_1$ , при скрещивании гомозиготной особи (АВ) с (ав)? Какие гаметы и в каких отношениях будут давать особи  $F_1$ ? Каковы будут фенотипы и генотипы потомства от возвратного скрещивания особи  $F_1$  с двойным рецессивом и в-  $F_2$ ?

**10.** Каков будет генотип  $F_1$  от скрещивания гомозиготных особей (Ав)(Ав) и (аВ)(аВ)? Какие гаметы будут иметь особи -  $F_1$ ? Каково будет потомство от возвратного скрещивания особей  $F_1$  с двойным рецессивом, если процент перекреста равен 20?

**11.** Особь, гомозиготная по генам CD, скрещена с гомозиготной особью cd и гибриды  $F_1$ , возвратно скрещены с двойным рецессивом. От этого возвратного скрещивания получено следующее потомство (указаны фенотипы):

903 CD

893 cd

98 Cd

102 cD

Объясните результаты, определив силу сцепления между С и D. Каковы были бы результаты этого скрещивания в случае независимого распределения С и D.

**12.** Особь, гомозиготная по генам  $Ef$ , скрещена с гомозиготной особью  $(eF)(eF)$ . От возвратного скрещивания  $F_1$  с двойным рецессивом получено:

762  $Ef$

758  $eF$

243  $EF$

237  $ef$

Определить силу сцепления между генами  $Ef$ .

**13.** У томата высокий стебель доминирует над карликовым, а шаровидная форма плода над грушевидной. Расстояние между генами, определяющими эти признаки, равно 20%. Скрещено высокое грушевидное растение с карликовым шаровидным. Какое потомство, и в каком соотношении следует ожидать от скрещивания гибридов  $F_1$  с карликовыми грушевидными растениями.

**14.** У кукурузы признаки желтых проростков, детерминируемых геном  $a$ , и блестящих листьев, детерминируемых геном  $b$ , наследуются сцепленно и являются рецессивными по отношению к признакам зеленых проростков и матовых листьев. От скрещивания гомозиготных растений кукурузы имеющих желтые проростки и блестящие листья, с растениями, имеющими зеленые проростки и матовые листья, получили 124 гибрида  $F_1$ . От скрещивания растений  $F_1$  с линией-анализатором получили 726 растений, в том числе 310 с признаками доминантной родительской формы, 287 - рецессивной родительской формы, 129 - кроссоверных по данным генам. Составьте схему скрещивания, выпишите некроссоверные и кроссоверные гаметы, получите и проанализируйте гибриды  $F_a$ .

1. Какой процент некроссоверных растений был среди гибридов  $F_a$ ?

2. Сколько фенотипических классов было получено в  $F_a$ ?

3. Сколько разных генотипов было в  $F_a$ ?

4. Какой процент растений имели в  $F_a$  желтые проростки и матовые листья?

5. Какое расстояние (в % кроссинговера) будет между генами  $a$  и  $b$ ?

**15.** У кроликов в одной хромосоме локализован рецессивный ген  $B$ , детерминирующий коричневую окраску меха, и рецессивный ген  $a$  - желтая окраска жира. Расстояние между генами 4%. Доминантный ген  $B$  обуславливает серую окраску меха, а ген  $A$  - белый жир. Линию с серой окраской меха и желтым жиром скрестили с линией, имеющей коричневую окраску меха и белый жир. В  $F_1$  получили 12 животных, в  $F_a$  - 42.

1. Сколько типов гамет может образовать гибрид  $F_1$ ?

2. Сколько животных  $F_1$  могут иметь серую окраску меха и белый жир?

3. Сколько разных генотипов может быть в  $F_a$ ?
4. Сколько гибридов  $F_a$  могли иметь серую окраску меха и желтый жир?
5. Сколько гибридов  $F_a$  могли иметь коричневую окраску меха и белый жир?

**16.** У кукурузы во II хромосоме локализованы гены лигульности и характера поверхности листьев. Доминантный ген  $A$  обуславливает развитие лигулы, рецессивный ген  $a$  - безлигульность, доминантный ген  $B$  - матовую поверхность листьев,  $b$  - глянцевые листья. От скрещивания гомозиготного безлигульного растения, имеющего матовые листья, с гомозиготным лигульным растением, имеющим глянцевые листья, получили 120 растений  $F_1$ . От скрещивания растений  $F_1$  с линией-анализатором получили 800 гибридов, из которых 64 лигульных с матовыми листьями.

1. Сколько растений  $F_1$  имели лигульные листья с матовой поверхностью?
2. Сколько процентов растений  $F_a$  имели лигулу и глянцевые листья?
3. Сколько процентов растений  $F_a$  не имели лигулы, но были с матовыми листьями?
4. Сколько процентов растений  $F_a$  имели лигулу и матовые листья?
5. Какое расстояние между этими генами?

**17.** У кукурузы ген  $a$ , обуславливающий проявление рецессивного признака «укороченные междоузлия», и ген  $b$ , обуславливающий рецессивный признак «зачаточная метелка» локализованы в одной хромосоме. Расстояние между ними равно 4% кроссинговера.

При скрещивании линии, имеющей укороченные междоузлия и нормальную метелку, с линией, имеющей нормальные междоузлия и зачаточную метелку, в  $F_1$  получили 120 растений. От скрещивания их с линией-анализатором в  $F_a$  получили 800 растений.

1. Сколько растений  $F_1$  могли иметь оба признака в доминантном состоянии?
2. Сколько растений  $F_a$  могли иметь укороченные междоузлия и нормальную метелку?
3. Сколько процентов растений  $F_a$  могли быть с нормальными междоузлиями и нормальной метелкой?
4. Сколько процентов растений  $F_a$  могут иметь оба признака в доминантном состоянии?
5. Сколько процентов растений  $F_a$  могут иметь оба признака в рецессивном состоянии?

**18.** У дрозофилы во II хромосоме локализованы гены формы крыла и наличия пятна у основания крыла. Ген *A* контролирует прямые крылья, рецессивный ген *a* - аркообразные крылья, ген *B* - отсутствие пятна, рецессивный ген *b* - наличие пятна у основания крыла. При скрещивании гомозиготных мух с аркообразными крыльями без пятна у основания с гомозиготными мухами, имеющими прямые крылья и пятно у основания крыла, получили 124 мухи. От скрещивания их с мухами, имеющими оба признака в рецессивном состоянии, получили 1000 мух, из которых 40 были с обоими признаками в рецессивном состоянии.

1. Сколько генотипов в анализирующем скрещивании?
2. Какой процент мух  $F_a$  имели оба доминантных признака?
3. Какой процент мух  $F_a$  имели оба рецессивных признака?
4. Сколько мух  $F_a$  имели те же признаки, что и исходные родительские особи?
5. Какое расстояние в морганидах между генами *a* и *b*?

**19.** У дрозофилы в одной хромосоме локализованы гены, обуславливающие длину крыльев и ног. Доминантный ген *A* обуславливает развитие нормальных крыльев, аллель *a* - коротких, доминантный ген *B* - нормальную длину ног, *b* - короткие ноги. Скрещивали гомозиготных мух, имеющих короткие крылья и нормальные ноги, с гомозиготными мухами, имеющими нормальные крылья и короткие ноги. В  $F_1$  получили 46 мух. От скрещивания их с мухами, имеющими оба признака в рецессивном состоянии, получили 240 мух, из которых 27 имели оба доминантных признака.

1. Сколько фенотипов в  $F_1$ ?
2. Сколько мух  $F_a$  могли иметь нормальные ноги и короткие крылья?
3. Сколько процентов мух могли быть некроссоверными?
4. Сколько процентов мух  $F_a$  могли иметь оба признака в рецессивном состоянии?
5. Какое расстояние в морганидах между генами *a* и *B*?

**20.** У кроликов английский тип окраски шерсти (белая пятнистость) доминирует над сплошной, а короткая шерсть - над длинной (ангорской). От скрещивания кроликов, имевших оба доминантных признака, с кроликами, имевшими сплошной тип окраски и длинную шерсть, в  $F_1$  получили 22 гибрида, а в результате анализирующего скрещивания - 268 животных  $F_a$ , из которых 48 кроссоверных.

1. Сколько кроликов  $F_1$  были короткошерстными и имели английский тип окраски шерсти?
2. Сколько кроликов  $F_a$  могли иметь короткую шерсть и английский тип окраски?

3. Сколько кроликов  $F_a$  могли иметь длинную шерсть и английский тип окраски?

4. Сколько разных генотипов может быть в  $F_a$ ?

5. Какое расстояние в морганидах между генами, контролирующими тип окраски и длину шерсти у кроликов?

**21.** У сорго признаки блестящих листьев (ген  $a$ ) и надрезанной формы листа ( $B$ ) являются рецессивными по отношению к признакам матовых листьев ( $A$ ) и нормальной формы листа ( $B$ ) и наследуются сцепленно. От скрещивания линии сорго с блестящими надрезанными листьями с линией с матовыми нормальной формы листьями было получено 16 растений  $F_1$ . От скрещивания растений с линией - анализатором было получено 126 растений, из них 34 были кроссоверными, а 92 - некроссоверными между генами  $a$  и  $B$ .

1. Сколько растений  $F_1$  имели матовые нормальные формы листьев?

2. Сколько растений  $F_a$  имели матовые надрезанные листья?

3. Сколько разных фенотипов было в  $F_a$ ?

4. Сколько разных генотипов было в  $F_a$ ?

5. Какое расстояние (в процентах кроссинговера) будет между генами  $a$  и  $b$ ?

**22.** Растение суданки, гомозиготное по сцепленным генам  $A$  и  $B$ , скрещено с линией, гомозиготное по генам  $a$  и  $b$ . В  $F_1$  было получено 10 потомков, от скрещивания их с линией - анализатором было получено 120 потомков, из них 48 кроссоверных.

1. Сколько растений  $F_1$  имели оба доминантных гена?

2. Сколько растений  $F_a$  были гомозитными по обоим признакам?

3. Сколько растений  $F_a$  имели только один доминантный ген  $A$ ?

4. Сколько растений  $F_a$  имели только один доминантный ген  $B$ ?

5. Какое расстояние между генами  $A$  и  $B$  в единицах кроссинговера?

**23.** У сорго признаки блестящих листьев (ген  $a$ ) и узкой формы листа ( $b$ ), являются рецессивными по отношению к признакам матовых листьев ( $A$ ) и нормальной формы листа ( $B$ ) и наследуются сцепленно. От скрещивания линии кукурузы с блестящими узкими листьями с линией с матовыми нормальной формы листьями было получено 22 растения. От скрещивания растений с линией - анализатором было получено 440 растений. Из них 148 были кроссоверными, а 292 - некроссоверными между генами  $a$  и  $B$ .

1. Сколько растений  $F_1$  имели матовые нормальной формы листья?

2. Сколько растений  $F_a$  имели матовые узкие листья?

3. Сколько разных фенотипов было в  $F_a$ ?
4. Сколько разных генотипов было в  $F_a$ ?
5. Какое расстояние между генами А и В в единицах кроссинговера?

**24.** Линия суданки, гомозиготная по сцепленным генам А и В, скрещена с линией, гомозиготной по генам а и в. В  $F_1$  было получено 18 потомков, от скрещивания их с линией - анализатором было получено 420 потомков, из них 100 кроссоверных.

1. Сколько растений имели оба доминантных гена?
2. Сколько растений  $F_a$  были гомозиготными по обоим признакам?
3. Сколько растений  $F_a$  имели только один доминантный ген А?
4. Сколько растений  $F_a$  имели один доминантный ген В?
5. Какое расстояние между генами А и В в единицах кроссинговера?

**25.** У кукурузы в 3 хромосоме локализованы аллели, определяющие характер листовой пластинки: рецессивный ген а - скрученные листья, доминантный ген А - нормальные листья и аллели, определяющие высоту растения, доминантный ген В, обуславливающий нормальную высоту и ген в - карликовость. От скрещивания гомозиготного растения нормальной высоты и с нормальной листовой пластинкой с растением, имеющим скрученные листья и карликовый рост, было получено в  $F_1$  18 растений, а в  $F_a$  от скрещивания  $F_1$  с линией-анализатором - 900 растений, из них 66 растений были карликовыми с нормальными листьями.

1. Сколько растений  $F_1$  имели оба признака в доминантном состоянии?
2. Какой процент растений  $F_a$  имел оба признака в рецессивном состоянии?
3. Какой процент растений  $F_a$  был карликовым с нормальными листьями?
4. Какой процент растений  $F_a$  был нормальной высоты со скрученными листьями?
5. Какое расстояние в % кроссинговера между генами а и в?

**26.** У кукурузы во 2 хромосоме локализованы гены лигульности и характера поверхности листьев. Доминантный ген А обуславливает развитие лигулы. Рецессивный ген а – безлигульности. Доминантный ген В обуславливает матовую поверхность листьев, в - блестящие листья. От скрещивания растений  $F_1$  с линией-анализатором было получено 800 растений, из них 64 растения были безлигульными с матовыми листьями.

1. Сколько растений  $F_a$  не были рекомбинантами?
2. Какой процент растений  $F_a$  был с лигулой и глянцевыми листьями?
3. Какой процент растений  $F_a$  был без лигулы с матовыми листьями?
4. Какой процент растений  $F_a$  был с лигулой и матовыми листьями?
5. Какое расстояние между генами а и в?

**27.** У кукурузы в 3 хромосоме локализованы аллели, определяющие характер листовой пластинки и высоту растений: рецессивный ген  $a$  - скрученные листья, доминантный ген  $A$  - нормальные листья, доминантный ген  $B$ , обуславливающий нормальную высоту и ген  $b$  - карликовость. От скрещивания гомозиготного растения нормальной высоты и с нормальной листовой пластинкой с растением, имеющим скрученные листья и карликовый рост, было получено в  $F_1$  10 растений, а в  $F_a$  от скрещивания с линией-анализатором – 1800 растений, из них 136 растений были карликовыми с нормальными листьями.

1. Сколько растений  $F_1$  имели оба признака в доминантном состоянии?
2. Какой процент растений  $F_a$  имел оба признака в рецессивном состоянии?
3. Какой процент растений  $F_a$  был карликовым с нормальными листьями?
4. Какой процент растений  $F_a$  был нормальной высоты со скрученными листьями?
5. Какое расстояние в % кроссинговера между генами  $a$  и  $b$ ?

**28.** У кукурузы во 2 хромосоме локализованы гены лигульности и характера поверхности листьев. Доминантный ген  $A$  обуславливает развитие лигулы, рецессивный ген  $a$  – безлигульности. Доминантный ген  $B$  обуславливает матовую поверхность листьев,  $b$  - блестящие листья. От скрещивания гомозиготного безлигульного растения с матовыми листьями с гомозиготным лигульным растением с глянцевыми листьями было получено 15 растений  $F_1$ . От скрещивания растений с линией-анализатором было получено 600 растений, из них 54 растения было лигульных с матовыми листьями.

1. Сколько растений  $F_a$  не были рекомбинантами?
2. Какой процент растений  $F_a$  был с лигулой и глянцевыми листьями?
3. Какой процент растений  $F_a$  был без лигулы с матовыми листьями?
4. Какой процент растений  $F_a$  был с лигулой и матовыми листьями?
5. Какое расстояние между генами  $a$  и  $b$ ?

**29.** У суданки в 4 хромосоме локализованы гены, обуславливающие озерненность метелки и крупность пыльца. Метелка с семенами - доминантный признак, метелка без семян - рецессивный признак ( $a$ ). Мелкая пыльца - рецессивный признак ( $b$ ), крупная пыльца - доминантный признак. От скрещивания линии с озерненной метелкой и крупной пыльцой с линией, имеющей оба признака в рецессивном состоянии, было получено  $F_1$ , от скрещивания которого с линией-анализатором было получено всего 390 растений, из них 45 растений, имеющих озерненную метелку и мелкую пыльцу.

1. Сколько разных генотипов может образоваться в потомстве  $F_a$ ?
2. Какой процент растений  $F_a$  имел незерненную метелку и крупную пыльцу?
3. Сколько растений  $F_a$  имели оба признака в доминантном состоянии?
4. Какой процент растений  $F_a$  имел оба признака в рецессивном состоянии?
5. Какое расстояние в единицах кроссинговера между генами  $a$  и  $b$ ?

**30.** У суданки в 4 хромосоме локализованы гены, обуславливающие наличие антоциановой окраски и желтых проростков. Ген  $A$  - зеленая окраска растения (доминантный признак), ген  $a$  - антоциановая окраска растения (рецессивный признак), ген  $b$  - желтая окраска всходов (рецессивный признак),  $B$  - зеленая окраска всходов (доминантный признак). Расстояние между этими генами равно 10% кроссинговера. От скрещивания линии с антоциановой окраской растений и желтыми всходами с гомозиготным растением, имеющим зеленую окраску и зеленые всходы, было получено  $F_1$ , от скрещивания которого с линией-анализатором было получено 400 растений.

1. Сколько разных генотипов будет получено во втором скрещивании?
2. Сколько растений  $F_a$  будет иметь зеленую окраску и зеленые всходы?
3. Сколько в  $F_a$  будет растений - рекомбинантов?
4. Сколько растений  $F_a$  будет иметь антоциановую окраску и желтые всходы?
5. Какой % растений  $F_a$  будет иметь зеленую окраску и зеленые всходы?

**31.** У кукурузы гены  $A$  и  $B$  наследуются сцепленно. Ген  $A$  обуславливает развитие лиловой или красной окраски зерновки, а ген  $a$  - белой или желтой. Ген  $B$  обуславливает гладкую поверхность зерновки,  $b$  - морщинистую. От скрещивания линии, имеющей красную окраску и гладкую зерновку, с линией, у которой зерновка имеет желтую окраску и морщинистую поверхность, было получено 25 растений. От скрещивания  $F_1$  с линией-анализатором было получено 800 растений, в том числе 20 растений, имевших красную окраску зерновки и морщинистый эндосперм.

1. Какой процент растений  $F_a$  имел оба признака в доминантном состоянии?
2. Какой процент растений  $F_a$  имел оба признака в рецессивном состоянии?
3. Какой процент растений имел генотип  $(Ab)(ab)$ ?
4. Какой процент растений имел генотип  $(aB)(ab)$ ?
5. Чему равно расстояние между генами  $A$  и  $B$  в единицах кроссинговера?



**32.** У тритикале гены А и В наследуются сцепленно, расстояние между ними в единицах кроссинговера равно 10%. Была скрещена гомозиготная линия с генотипом ААВВ с линией, имеющей генотип аавв. В F<sub>1</sub> было возвратно скрещено с линией аавв. В F<sub>a</sub> было получено 200 потомков.

1. Сколько потомков F<sub>a</sub> имели оба признака в доминантном состоянии?
2. Сколько потомков F<sub>a</sub> имели оба признака в рецессивном состоянии?
3. Сколько растений F<sub>a</sub> имели генотип (АВ)(ab)?
4. Сколько растений F<sub>a</sub> имели генотип (aB)(ab)?
5. Сколько всего было кроссоверных особей в F<sub>a</sub>?

**33.** У пшеницы гены А и В наследуются сцепленно. Особь, гомозиготная по генам А и В, скрещена с гомозиготной рецессивной особью. F<sub>1</sub> скрещено с линией-анализатором. В F<sub>a</sub> было получено следующее количество потомков:

1003 (АВ)(ав)    128 (АВ)(ав)  
996 (ав)(ав)    102 (aB)(ав)

1. Какой процент растений F<sub>a</sub> имеет оба признака в доминантном состоянии?
2. Какой процент некроссоверных особей будет в F<sub>a</sub>?
3. Какой процент кроссоверных особей будет с генотипом (АВ)(ав)?
4. Какой процент кроссоверных особей будет с генотипом (aB)(ав)?
5. Какое расстояние (в единицах кроссинговера) между генами а и в?

**34.** У кукурузы в 4 хромосоме локализованы гены, обуславливающие озерненность метелки и крупность пыльцы. Метелка с семенами (доминантный признак) А, метелка без семян (рецессивный признак) а, b - мелкая пыльца (рецессивный признак), В - крупная пыльца (доминантный признак). От скрещивания линии с озерненной метелкой и крупной пыльцей с линией, имеющей оба признака в рецессивном состоянии, было получено F<sub>1</sub>, от скрещивания которого с линией-анализатором было получено всего 400 растений, из них 45 растений, имеющих озерненную метелку и мелкую пыльцу.

1. Сколько разных генотипов может образоваться в F<sub>1</sub>?
2. Какой процент растений F<sub>a</sub> имел неозерненную метелку и крупную пыльцу?
3. Сколько растений F<sub>a</sub> имели оба признака в доминантном состоянии?
4. Какой процент растений F<sub>a</sub> имел оба признака в рецессивном состоянии?
5. Какое расстояние в единицах кроссинговера между генами а и b?

**35.** У дрозофилы гены, определяющие коричневую окраску глаз (а) и уменьшенное число щетинок (В), локализованы в 3 хромосоме. От скрещивания гомозиготных мух, имеющих нормальную окраску глаз (доминантный признак) и уменьшенное число щетинок (доминантный признак), с гомозиготными мухами, имеющими коричневые глаза и нормальное число щетинок, было получено 24 мухи  $F_1$ , от скрещивания которых с линией-анализатором в  $F_a$  было получено 300 мух, в том числе 20 мух имели коричневые глаза и уменьшенное число щетинок.

1. Сколько мух  $F_1$  имели оба признака в доминантном состоянии?
2. Сколько мух  $F_a$  имели оба признака в рецессивном состоянии?
3. Какое количество мух  $F_a$  имело коричневые глаза и уменьшенное количество щетинок?
4. У какого процента мух  $F_a$  были нормальные глаза и уменьшенное количество щетинок?
5. Какое расстояние в единицах кроссинговера между генами а и в?

**36.** У дрозофилы во 2-й хромосоме локализованы гены, обуславливающие длину крыльев и ног. Доминантный ген А обуславливает развитие нормальных крыльев, ген а - коротких, доминантный ген В - нормальной длиной ног, в - коротконогость. От скрещивания гомозиготных мух с нормальными ногами и короткими крыльями с гомозиготными мухами, имеющими короткие ноги и нормальные крылья, было получено 48 мух  $F_1$ . От скрещивания  $F_1$  с мухами, имеющими оба признака в рецессивном состоянии, было получено 300 мух  $F_a$ , из них 27 с обоими доминантными признаками.

1. Сколько мух  $F_a$  имели оба признака в рецессивном состоянии?
2. Сколько мух  $F_a$  имели нормальные ноги и короткие крылья?
3. Какой процент мух  $F_a$  имел короткие ноги и нормальные крылья?
3. Какой процент мух  $F_a$  имел оба признака в рецессивном состоянии?
5. Определите расстояние между генами а и в в единицах кроссинговера?

**37.** У дрозофилы во 2 хромосоме локализованы гены формы крыла и наличия пятна у основания крыла. Ген А - прямые крылья, рецессивный ген а - аркообразные крылья, ген В - отсутствие пятна, рецессивный ген в - наличие пятна у основания крыла. При скрещивании гомозиготных мух с аркообразными крыльями без пятна у основания с гомозиготными мухами, имеющими прямые крылья и пятно у основания крыла, было получено 44 мухи  $F_1$ . От скрещивания мух  $F_1$  с мухами, имеющими оба признака в рецессивном состоянии, было получено 500 мух, из них 24 - с обоими признаками в рецессивном состоянии.

1. Сколько мух  $F_a$  имели оба признака в доминантном состоянии?
2. Какой процент мух  $F_a$  был с обоими рецессивными признаками?
3. Сколько генотипов в  $F_a$ ?
4. Какое число мух  $F_a$  имели те же признаки, что и материнская особь?
5. Какое расстояние между генами  $a$  и  $b$  в единицах кроссинговера?

**38.** У кукурузы признаки желтых проростков (ген  $a$ ) и блестящих листьев (ген  $b$ ) наследуются сцепленно и являются рецессивными по отношению к признакам зеленых проростков ( $A$ ) и матовых листьев ( $B$ ) и наследуются сцепленно. От скрещивания линий кукурузы с желтыми проростками и блестящими листьями с линией, у которой были зеленые проростки и матовые листья, было получено 24 растения  $F_1$ . От скрещивания этих растений с сортом-анализатором было получено 720 растений, из них 288 растений имели признаки доминантного родителя, 318 -рецессивного и 114 растений кроссоверных по генам  $a$  и  $b$ .

1. Какой процент некроссоверных растений был среди гибридов  $F_a$ ?
2. Сколько разных фенотипов было получено при скрещивании  $F_1$  с линией-анализатором?
3. Сколько растений  $F_a$  имели зеленые проростки и матовые листья?
4. Какой процент растений  $F_a$  имел желтые проростки и матовые листья?
5. Какое расстояние (в % кроссинговера) будет между генами  $a$  и  $b$ ?

**39.** У дрозофилы гены, определяющие, коричневую окраску глаз ( $a$ ) и уменьшенное число щетинок ( $B$ ), локализованы в 3 хромосоме. От скрещивания гомозиготных мух, имеющих нормальную окраску глаз (доминантный признак) и уменьшенное число щетинок (доминантный признак), с мухами, имеющими коричневые глаза и нормальное число щетинок было получено 25 мух  $F_1$ , от скрещивания которых с линией-анализатором в  $F_a$  было получено 400 мух, в том числе 30 мух имели коричневые глаза и уменьшенное число щетинок.

1. Сколько мух  $F_a$  имели оба признака в доминантном состоянии?
2. Сколько мух  $F_a$  имели оба признака в рецессивном состоянии?
3. Какое количество мух  $F_a$  имело коричневые глаза и уменьшенное количество щетинок?
4. У какого процента мух  $F_a$  были нормальные глаза и уменьшенное количество щетинок?
5. Какое расстояние в единицах кроссинговера между генами  $a$  и  $b$ ?

40. У дрозофилы во 2 хромосоме локализованы гены формы крыла и наличия пятна у основания крыла. Ген А - прямые крылья, рецессивный ген а - аркообразные крылья, ген В - отсутствие пятна, рецессивный ген в - наличие пятна у основания крыла. При скрещивании гомозиготных мух с аркообразными крыльями без пятна у основания с гомозиготными мухами, имеющими крылья и пятно у основания крыла, было получено 34 мухи F<sub>1</sub>. От скрещивания мух F<sub>1</sub> с мухами, имеющими оба признака в рецессивном состоянии, было получено 1400 мух, из них 140 - с обоими признаками в рецессивном состоянии.

1. Сколько мух F<sub>a</sub> имели оба признака в доминантном состоянии?
2. Какой процент мух F<sub>a</sub> был с обоими рецессивными признаками?
3. Какой процент мух F<sub>a</sub> был с обоими доминантными признаками?
4. Какое число мух F<sub>a</sub> имели те же признаки, что и исходные родительские особи в первом скрещивании?
5. Какое расстояние между генами а и в в единицах кроссинговера?

## Тема 2. Решение задач на двойной и множественный перекрест. Составление генетических карт хромосом

Перекрест может происходить сразу в нескольких точках, т.е. гомологичные хромосомы могут скручиваться и образовывать перекресты в нескольких точках. Следовательно, перекрест может быть одинарным, двойным, тройным, множественным. При этом, чем в большем числе точек происходит кроссинговер, тем большее число рекомбинантных гамет и особей в потомстве.

Например, гены АВС сцеплены и показывают: между генами АВ - 10%, генами ВС - 20% перекреста. Перекрест произошел в 2-х точках, количество двойных перекрестов - 3,6%.

Доминантная гомозиготная особь по генам АВС, т.е. (АВС)(АВС) скрещена с гомозиготной особью по генам - авс, т.е. (авс)(авс). Получено F<sub>1</sub>, которое повторно скрещено с рецессивным родителем (авс)(авс). Определить соотношение особей в потомстве анализирующего скрещивания, расстояние между генами А и С.

*Решение и анализ:*

Скрещиваются гомозиготные особи:

генотип	(АВС) (АВС)	x	(авс)(авс)
гаметы	(АВС)		(авс)
	↓		↓
F <sub>1</sub> -	(АВС)(авс)		

Так как каждая особь гомозиготна, то дает по одному типу гамет: (ABC) и (abc). При слиянии гамет образуется F<sub>1</sub> (ABC)(abc). Все гены остаются в своих хромосомах, т.е. наследуются вместе. Далее проводится анализирующее скрещивание, т.е. полученное первое поколение F<sub>1</sub> повторно скрещивается с рецессивным родителем.

(ABC)(abc) x (abc)(abc).

Анализируем полученное потомство, используя решетку Пеннета.

♂ \ ♀	(abc)	
(ABC)	(ABC)(abc)	некросоверные-66%
(abc)	(abc)(abc)	
(aBC)	(aBC)(abc)	простой (одинарный) перекрест между генами АВ-10%
(Abc)	(Abc)(abc)	
(ABc)	(ABc)(abc)	простой (одинарный) перекрест между ВС-20%
(abC)	(abC)(abc)	
(aBc)	(aBc)(abc)	двойной перекрест -4% между АС
(AbC)	(AbC)(abc)	

Сколько типов и какие гаметы будут образовывать особи F<sub>1</sub> - (ABC)(abc)?

При редукционном делении в анафазе хромосомы расходятся к полюсам и гаметы получают гаплоидный набор. Следовательно, при расхождении хромосом в одни клетки попадут хромосомы с первоначальной комбинацией генов (ABC) и (abc) без перекреста, образуя некросоверные гаметы. Если произошел перекрест между генами АВ, то кроссоверные гаметы будут содержать следующие гены (Abc) и (aBC), но перекрест может произойти не между АВ, а между генами ВС, и тогда гаметы будут иметь следующее сочетание генов (ABc) и (abC), но перекрест может также происходить одновременно в 2-х точках, т.е. между генами АВ и ВС. В этом случае относительное положение генов АС, далеко расположенных друг от друга не изменится, и гаметы будут иметь следующий вид (aBc) и (AbC). Таким образом, при двойном перекресте гетерозигота по трем генам - (ABC)(abc) дает 8 типов гамет: (ABC); (abc); (Abc); (aBC); (abC); (ABc); (ABc); (aBc). В результате анализирующего скрещивания получили 8 типов потомков, из которых первые два образовались от независимого комбинирования, т.е. некросоверные, следующие две пары - в результате двух простых перекрестов между АВ и ВС, последние два типа - в результате двойного перекреста.

Согласно условию, процент перекреста между генами АВ - 10%. Это значит, что количество особей с генотипом (Abc)(abc) и (aBC)(abc) - 10%,

между генами ВС - 20% и особей с генотипом (АВс)(авс) и (авС)(авс) тоже 20%.

Как известно, процент перекреста показывает расстояние между генами в хромосоме. Следовательно, расстояние между генами АВ также равно 10%, между генами ВС – 20%, теоретически ожидаемое расстояние между генами АС будет равно 10% + 20%, т.е. 30%. Однако фактически при множественных перекрестах наблюдается подавление одного перекреста другими в близлежащих точках (в силу прочности водородных связей перекрест, произошедший в одной точке, мешает перекресту в близлежащей). Это явление получило название *интерференции*.

В результате интерференции процент ожидаемых двойных разрывов не совпадает, с фактически совершающимися разрывами, т. е. фактическое расстояние между генами АС будет меньше теоретически вычисленного на величину двойных перекрестов.

Теоретическая величина двойных перекрестов вычисляется (в соответствии с теорией вероятности) путем перемножения произошедших перекрестов между АВ и ВС:  $10\% \times 20\% / 100 = 2$ , т.к. перекрест произошел в двух точках, то количество двойных перекрестов будет  $2 \times 2 = 4$ .

Следовательно, фактическое расстояние между генами АС будет равно  $30\% - 4 = 26\%$ .

Отношение фактически полученных двойных перекрестов к теоретически ожидаемым дает нам представление о *коэффициенте коинциденции*.

$$K_0 = \frac{\Phi - 2x \text{ кроссов.}}{T - 2x \text{ кроссов.}}$$

В нашем примере —  $K_0$  - меньше 1.

$$K_0 = 3,6 : 4 = 0,9$$

Если коэффициент коинциденции будет равен единице, то интерференция отсутствует.

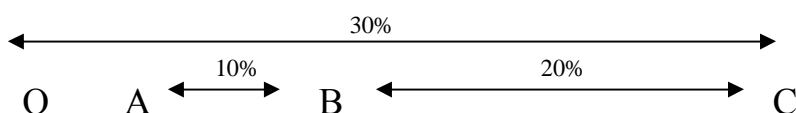
Таким образом, в потомстве при анализирующем скрещивании в данном примере будет: некроссоверных особей 66%, кроссоверных одинарного перекреста по генам АВ - 10%, генам ВС - 20%, двойных кроссоверных - 4%.

Явление кроссинговера позволило Моргану сформулировать закон линейного расположения генов в хромосоме.

Так, гены в хромосоме расположены линейно, частота перекреста между гомологичными хромосомами прямо пропорциональна расстоянию между генами и обратнопропорциональна силе сцепления. Д.Холден в 1919 предположил единицу расстояния между генами в хромосоме назвать морганидой, приравняв ее к одному проценту перекреста.

Линейное расположение генов в хромосоме позволило составить карты хромосом. Карта хромосом это схематическое изображение относительного положения генов, находящихся в одной группе сцепления. Различают генетические и цитологические карты хромосом. Генетические карты составляются по вычисленному проценту перекреста, цитологические по фактическому расстоянию между генами.

В нашем примере гены ABC на хромосоме расположатся в следующем порядке от точки хромосомы условно принятой за нулевую.



Это и есть генетическая карта хромосом, но генетические карты менее точны, чем цитологические, которые составляются на основании измерения фактического расстояния между генами.

В настоящее время для большинства видов растений составлены карты хромосом. Наиболее изученными в этом отношении являются кукуруза, томат, из животных объектов - муха дрозофила. Знание местоположения генов в хромосоме имеет большое значение в селекционной работе.

### Задание

**1.** Допустим, что гены A, B и C лежат в одной и той же хромосоме в указанном порядке и что между A и B перекрест происходит в 20 %, а между B и C - в 10%.

Особь, гомозиготная по генам ABC, скрещена с гомозиготной по генам авс. Какие гаметы будут образовываться в  $F_1$ ? Каково будет потомство от возвратного скрещивания  $F_1$  с гомозиготной особью по генам авс. Какие особи будут являться двойными кроссоверами?

**2.** У китайской примулы короткие пестики доминируют над длинными, маджентовая окраска цветков над красной, а зеленое рыльце - над красным. Гомозиготное растение с коротким пестиком, маджентовыми розетками и зеленым рыльцем скрещено с гомозиготным растением, а  $F_1$  от этого скрещивания возвратно скрещено с растениями, имеющими длинные пестики, красные цветки и красные рыльца. При этом получено следующее потомство:

Пестик	цветок	рыльце	Количество особей
короткий <b>P</b>	маджентовый <b>C</b>	зеленое <b>R</b>	1063
длинный <b>p</b>	красный <b>c</b>	красное <b>r</b>	1038
короткий <b>P</b>	маджентовый <b>C</b>	красное <b>r</b>	634
длинный <b>p</b>	красный <b>c</b>	зеленое <b>R</b>	526
короткий <b>P</b>	красный <b>c</b>	красное <b>r</b>	156
длинный <b>p</b>	маджентовый <b>C</b>	зеленое <b>R</b>	180
короткий <b>P</b>	красный <b>c</b>	зеленое <b>R</b>	39
Длинный <b>p</b>	маджентовый <b>C</b>	красное <b>r</b>	54

Составьте карту хромосомы, в которой лежат эти гены.

**3.** У кукурузы гены *a*, *b*, *c* локализованы в одной хромосоме и наследуются сцеплено. Между ними наблюдается кроссинговер. Скрещивали две линии кукурузы. Одна линия имела желтые проростки (ген *a*), глянце-вые листья (ген *b*) и надрезанные листья (ген *c*). Растения второй линии имели все признаки в доминантном состоянии: зеленые проростки, мато-вые листья нормальной формы. В  $F_1$  получили 120 гибридов, а в анализи-рующем скрещивании - 726 растений  $F_a$ , из которых 236 с доминантными и 270 с рецессивными признаками, 49 растений  $F_a$  имели зеленые проростки и матовые листья надрезанной формы.

1. Сколько растений  $F_a$  могут иметь желтые проростки и глянцевые листья нормальной формы?

2. Чему равно расстояние в морганидах между генами *a* и *b*?

3. Сколько растений  $F_a$  могут иметь желтые проростки и глянцевые листья нормальной формы (%)?

4. Чему равно расстояние в морганидах между генами *b* и *c*?

5. Чему равно расстояние в морганидах между генами *a* и *c*?

**4.** У кукурузы в IX хромосоме локализованы гены *a*, *b*, *c*, де-терминирующие рецессивные признаки зерновки: ген *a* - окрашенный алейрон, ген *b* - морщинистую форму, *c* - коричневую окраску перикарпа. Скрещивали гомозиготную линию, имеющую доминантные признаки (не-окрашенный алейрон, гладкую форму и светлый перикарп), с линией, у ко-торой все признаки были в рецессивном состоянии. Гибриды  $F_1$  скрещива-ли с линией-анализатором и получили 400 растений  $F_a$ , из которых 6 имели зерновки с окрашенным алейроном, гладкой формы и светлым перикар-пом, а 30 - имели зерновки с неокрашенным алейроном, гладкой формы и с коричневым перикарпом.

1. Сколько растений имели зерновки с неокрашенным алейроном, морщинистой формы и с коричневым перикарпом (%)?

2. Сколько растений могли иметь зерновки с окрашенным алейро-ном, морщинистой формы и с коричневым перикарпом (%)?



3. Чему равно расстояние в морганидах между генами а и b?
4. Какое расстояние в процентах кроссинговера между генами b и с?
5. Чему равно расстояние в морганидах между генами а и с?

5. У дрозофилы в III хромосоме локализованы гены а, b, с. Рецессивный ген а детерминирует развитие розовых глаз, b - коротких щетинок, с - черную окраску тела. Все эти признаки являются рецессивными по отношению к норме. Гетерозиготные мухи F<sub>1</sub>, имеющие все доминантные признаки - красную окраску глаз, длинные щетинки и серую окраску тела, были скрещены с линией - анализатором. В F<sub>a</sub> получили 900 гибридов, из которых 362 имели все доминантные признаки, 40 - красные глаза, короткие щетинки и черную окраску тела, а 48 - красные глаза, длинные щетинки и черную окраску тела.

1. Сколько мух F<sub>a</sub> могли иметь все признаки в рецессивном состоянии (%)?
2. Сколько мух F<sub>a</sub> могли иметь розовые глаза, короткие щетинки и серую окраску тела (%)?
3. Чему равно расстояние в морганидах между генами а и b?
4. Сколько морганид составляет расстояние между генами b и с?
5. Какое расстояние в процентах кроссинговера между генами а и с?

6. У суданки в 4 хромосоме локализованы гены а - желто-зеленые проростки, b - развесистая метелка, с - блестящие листья. Скрещивали гетерозиготные растения с доминантными признаками с линией-анализатором и было получено 250 растений F<sub>a</sub>. Среди них было 126 растений с рецессивными признаками, 12 растений имели желто-зеленые проростки, компактную метелку и матовые листья, 5 растений - желто-зеленые проростки, развесистую метелку и матовые листья.

1. Какой процент растений F<sub>a</sub> имел все признаки в доминантном состоянии?
2. Какой процент растений F<sub>a</sub> имел зеленые проростки, компактную метелку и блестящие листья?
3. Какое расстояние между генами а и b?
4. Какое расстояние между генами b и с?
5. Какое расстояние между генами а и с?

7. У сорго гены а - комовая метелка, b - усилитель окраски зерновки и с - желто-зеленые проростки локализованы в одной хромосоме и являются рецессивными по отношению к норме. Скрещивали гетерозиготную линию, у которой вышеперечисленные признаки были в доминантном состоянии, с линией - анализатором. Было получено 210 растений. В том числе 75 растений имели все признаки в рецессивном состоянии, 24 расте-

ния имели рыхлую метелку, усиленную окраску зерновки и желто-зеленые проростки и 4 растения - рыхлую метелку, нормальную окраску зерновки и желто-зеленые проростки.

1. Какой процент растений  $F_a$  имел все признаки в доминантном состоянии?

2. Какой процент растений  $F_a$  имел комовую метелку нормальную окраску зерновки и зеленые всходы?

3. Какое расстояние между генами  $a$  и  $b$ ?

4. Какое расстояние между генами  $b$  и  $c$ ?

5. Какое расстояние между генами  $a$  и  $c$ ?

8. У кукурузы признаки желтых проростков (ген  $a$ ), блестящих листьев  $b$  и "надрезанной" формы листа  $c$  являются рецессивными по отношению к признакам зеленых проростков  $A$ , матовых листьев  $B$  и нормальной формы листа  $C$  и наследуются сцеплено. От скрещивания линии кукурузы с рецессивными признаками с линией кукурузы с доминантными признаками было получено 30 растений. При скрещивании растений  $F_1$  с линией-анализатором было получено 726 растений. Из них 506 растений имели родительское сочетание признаков, а остальные – кроссоверные. От одинарного перекреста между генами  $a$  и  $b$  было получено 124 растения, а между генами  $b$  и  $c$  - 90 растений.

1. Сколько растений  $F_1$  имели зеленые проростки, матовые нормальные листья?

2. Сколько разных фенотипов было в  $F_a$ ?

3. Какое расстояние (в процентах кроссинговера) между генами  $a$  и  $b$ ?

3. Какое расстояние (в процентах кроссинговера) между генами  $b$  и  $c$ ?

4. Какое расстояние (в процентах кроссинговера) между генами  $a$  и  $c$ ?

9. У суданки в 5-й хромосоме локализованы гены  $a$  - желто-зеленые проростки,  $b$  - развесистая метелка,  $c$  - блестящие листья, определяющие рецессивное состояние признаков по отношению к норме. Скрещивали гетерозиготные растения с доминантными признаками с линией-анализатором и было получено 250 растений  $F_a$ . Среди них было 130 растений с рецессивными признаками, 18 растений имели желто-зеленые проростки, компактную метелку и матовые листья, 8 растений имели желто-зеленые проростки, развесистую метелку и матовые листья.

1. Какой процент растений  $F_a$  имел все признаки в доминантном состоянии?

2. Сколько генотипов в  $F_a$ ?

3. Какое расстояние между генами  $a$  и  $b$ ?

4. Какое расстояние между генами  $b$  и  $c$ ?

5. Какое расстояние между генами  $a$  и  $c$ ?

**10.** У сорго в 5-й хромосоме локализованы гены А, В, С.

А - доминантный ген - антоциановая окраска растений,

а - зеленая окраска растения, В - нормальная зерновка, в - пятнистая зерновка, с - антоциановая окраска рылец, С - нормальная окраска рылец.

Гомозиготную линию кукурузы, имеющую все вышеперечисленные признаки в доминантном состоянии, скрестили с линией, имеющей рецессивные признаки. Растения  $F_1$  были скрещены с линией-анализатором и было получено 1080 растений. Среди них 5 растений было с антоциановой окраской, пятнистой зерновкой и антоциановой окраской рылец, 45 растений имели антоциановую окраску, пятнистый алейрон и нормальную окраску рылец.

1. Какой процент растений  $F_a$  имел зеленую окраску, пятнистую зерновку и нормальную окраску рылец?

2. Сколько фенотипов в  $F_a$ ?

3. Какое расстояние в единицах кроссинговера между генами а?

4. Какое расстояние в единицах кроссинговера между генами b и с?

5. Какое расстояние в единицах кроссинговера между генами а и с?

**11.** У кукурузы в 9 хромосоме локализованы гены а, b и с. Ген а - окрашенный алейрон, b - морщинистый эндосперм, с - коричневый перикарп алейрона. Все эти гены - рецессивные. Скрещивали гомозиготную линию с доминантными признаками с линией, у которой все признаки были в рецессивном состоянии. А  $F_1$  было скрещено с сортом-анализатором. В  $F_a$  было получено 800 растений. В том числе 10 растений имели окрашенный алейрон, нормальный эндосперм и нормальную окраску перикарпа, а 60 растений имели нормальную окраску алейрона, нормальный эндосперм и коричневую окраску перикарпа.

1. Какой процент растений  $F_a$  имел неокрашенный алейрон, морщинистый эндосперм и коричневую окраску?

2. Какой процент растений  $F_a$  имел неокрашенный алейрон, гладкий эндосперм и коричневую окраску перикарпа?

3. Какое расстояние между генами а и b?

4. Какое расстояние между генами b и с?

5. Какое расстояние между генами а и с?

**12.** У кукурузы гены а - неопушенная обертка, b – усилитель окраски алейрона и с - желто-зеленые проростки локализованы в одной хромосоме и являются рецессивными по отношению к норме. Скрещивали гетерозиготную линию, у которой все вышеперечисленные признаки были в доминантном состоянии, с линией-анализатором. Было получено 200 растений. В том числе 86 растений имели все признаки в рецессивном состоянии, 20 растений имели опушенную обертку, усиленную окраску алейрона и жел-

то-зеленые проростки и 4 растения - опущенную обертку, нормальный алейрон и желто-зеленые проростки.

1. Какой процент растений  $F_a$  имел все признаки в доминантном состоянии?

2. Какой процент растений  $F_a$  имел неопущенную обертку, нормальную окраску алейрона и зеленые всходы?

3. Какое расстояние между генами  $a$  и  $b$ ?

4. Какое расстояние между генами  $b$  и  $c$ ?

5. Какое расстояние между генами  $a$  и  $c$ ?

**13.** У кукурузы в 6 хромосоме локализованы гены  $A$ ,  $B$ ,  $C$ .

$A$  - доминантный ген, пурпурная окраска растения,

$a$  - рецессивный ген - зеленая окраска растения,

$B$  - доминантный ген - пятнистый алейрон,

$b$  - рецессивный ген - нормальный алейрон,

$c$  - розовая окраска рылец, рецессивный ген,

$C$  - нормальная окраска рылец.

Гомозиготную линию кукурузы, имеющую все вышеперечисленные признаки в доминантном состоянии, скрестили с линией, имеющей рецессивные признаки. Растения  $F_1$  были скрещены с линией-анализатором и было получено 1000 растений  $F_a$ . Среди них 15 растений были с пурпурной окраской, нормальным алейроном и розовой окраской рылец, 48 растений имели пурпурную окраску, пятнистый алейрон и розовую окраску рылец.

1. Какой процент растений  $F_a$  имел зеленую окраску, нормальный алейрон и нормальную окраску рылец?

2. Какой процент растений  $F_a$  имел все признаки в доминантном состоянии?

3. Какое расстояние  $F_a$  в единицах кроссинговера между генами  $A$  и  $B$ ?

4. Какое расстояние в единицах кроссинговера между генами  $B$  и  $C$ ?

5. Какое расстояние в единицах кроссинговера между генами  $A$  и  $C$ ?

**14.** У кукурузы признаки желтых проростков (ген  $a$ ), блестящих листьев  $b$  и "надрезанной" формы листа  $c$  являются рецессивными по отношению к признакам зеленых проростков  $A$ , матовых листьев  $B$  и нормальной формы листа  $C$  и наследуются сцепленно. От скрещивания линии кукурузы с рецессивными признаками с линией кукурузы с доминантными признаками было получено 20 растений. При скрещивании растений  $F_1$  с линией-анализатором было получено 724 растений. Из них 504 растений имели родительское сочетание признаков, а остальные - кроссоверные. От одинарного перекреста между генами  $A$  и  $B$  было получено 128 растений, а между генами  $B$  и  $C$  - 92 растения.

1. Сколько растений  $F_1$  имели зеленые проростки, матовые нормальные листья?
2. Сколько разных фенотипов было в  $F_a$ ?
3. Какое расстояние (в процентах кроссинговера) между генами  $a$  и  $b$ ?
4. Какое расстояние (в процентах кроссинговера) между генами  $b$  и  $c$ ?
5. Какое расстояние (в процентах кроссинговера) между генами  $a$  и  $c$ ?

**15.** У сорго в 9 хромосоме локализованы гены  $A, B, C$ .  $A$  - доминантный ген, обуславливающий золотистые полосы,  $a$  - рецессивный ген - отсутствие полос на листьях,  $b$  - рецессивный ген, обуславливающий наличие тонких полос на листьях, ген  $B$  - отсутствие полос на листьях,  $c$  - желтые проростки, ген  $C$  - зеленые проростки.

Скрещивали гомозиготную линию с доминантными признаками с линией, имеющей все признаки в рецессивном состоянии. Растения  $F_1$  скрещивали с сортом-анализатором. В  $F_a$  было получено 158 растений. Среди них 10 растений имели золотистые полосы, тонкие полосы на листьях и желтые проростки, 20 растений имели золотистые полосы, отсутствие полос на листьях и желтые проростки, а у 20 растений - золотистые полосы отсутствовали, листья имели тонкие полосы, проростки были нормальными.

1. Какой процент растений  $F_a$  имел все вышеперечисленные признаки в доминантном состоянии?
2. Какой процент растений  $F_a$  не имел золотистых полос, тонких полос на листьях и проростки у них были зелеными?
3. Какое расстояние между генами  $a$  и  $b$ ?
4. Какое расстояние между генами  $b$  и  $c$ ?
5. Какое расстояние между генами  $a$  и  $c$ ?

**16.** У дрозофилы в 10 хромосоме локализованы гены окраски тела, окраски глаза и наличия щетинок между фасетками глаз. Желтая окраска тела, белые глаза и наличие щетинок между фасетками являются рецессивными признаками по отношению к нормальной (серой) окраске тела, красной окраске глаз и отсутствию щетинок между фасетками. Гетерозиготные самки дрозофилы, имеющие все признаки в доминантном состоянии, были скрещены с самцами, имевшими все признаки в рецессивном состоянии. Было получено 400 мух. Среди них 13 мух имели желтое тело, красные глаза без щетинок, 11 мух имели серое тело, красные глаза и щетинки между фасетками.

1. Сколько разных генотипов было в  $F_a$ ?
2. Какой процент мух  $F_a$  имел серое тело, белые глаза и щетинки между фасетками?

3. Какое расстояние между генами  $a$  и  $b$  в процентах кроссинговера?
4. Какое расстояние между генами  $b$  и  $c$  в процентах кроссинговера?
5. Какое расстояние между генами  $a$  и  $c$  в морганидах?

**17.** У дрозофилы ген  $a$  (киноварные глаза) является рецессивным по отношению к гену  $A$  (красные глаза), ген  $b$  (маленькие крылья) является рецессивным по отношению к гену  $B$  (нормальные крылья) и ген  $c$  (темное тело) рецессивен по отношению к гену  $C$  (серое тело).

От скрещивания гетерозиготной самки с самцом, имеющим все признаки в рецессивном состоянии, было получено 208 мух. Среди них 5 мух имели киноварные глаза, нормальное серое тело и нормальные крылья, 7 мух имели киноварные глаза, маленькие крылья и серое тело.

1. Какой процент мух  $F_a$  имел красные глаза, маленькие крылья и темное тело?
2. Какой процент мух  $F_a$  имел красные глаза, нормальные крылья и темное тело?
3. Какое расстояние в % кроссинговера между генами  $a$  и  $b$ ?
4. Какое расстояние в % кроссинговера между генами  $b$  и  $c$ ?
5. Какое расстояние в % кроссинговера между генами  $a$  и  $c$ ?

**18.** У дрозофилы в 3 хромосоме локализованы гены  $a$ ,  $b$  и  $c$ . Гены  $a$  - розовые глаза,  $b$  - короткие щетинки и  $c$  - черное тело являются рецессивными по отношению к норме. Гетерозиготные мухи, имеющие все вышеперечисленные признаки в доминантном состоянии, были скрещены с линией-анализатором, и было получено 1000 мух. Среди них 458 мух имели все признаки в доминантном состоянии, 42 мухи имели нормальные глаза, короткие щетинки и черное тело, 50 мух - нормальные глаза, длинные щетинки и черное тело.

1. Какой процент мух  $F_a$  имел все признаки в рецессивном состоянии?
2. Какой процент мух  $F_a$  имел розовые глаза, короткие щетинки и серое тело?
3. Какое расстояние между генами  $a$  и  $b$ ?
4. Какое расстояние между генами  $b$  и  $c$ ?
5. Какое расстояние между генами  $a$  и  $c$ ?

**19.** У сорго в 5-й хромосоме локализованы гены  $A$ ,  $B$ ,  $C$ .

$A$  - доминантный ген - антоциановая окраска растений

$a$  - рецессивный ген - зеленая окраска растения

$B$  - доминантный ген - нормальная зерновка

$b$  - рецессивный ген, пятнистая зерновка

$c$  - антоциановая окраска рылец, рецессивный ген

$C$  - нормальная окраска рылец.

Гомозиготную линию кукурузы, имеющую все вышеперечисленные признаки в доминантном состоянии, скрестили с линией, имеющей рецессивные признаки. Растения  $F_1$  были скрещены с линией-анализатором и было получено 1080 растений  $F_a$ . Среди них 5 растений было с антоциановой окраской, пятнистой зерновкой и антоциановой окраской рылец, 45 растений имели антоциановую окраску, пятнистый алейрон и нормальную окраску рылец.

1. Какой процент растений  $F_a$  имел зеленую окраску, пятнистую зерновку и нормальную окраску рылец?
2. Какой процент растений  $F_a$  имеет все признаки в доминантном состоянии?
3. Какое расстояние в единицах кроссинговера между генами  $a$ ?
4. Какое расстояние в единицах кроссинговера между генами  $b$  и  $c$ ?
5. Какое расстояние в единицах кроссинговера между генами  $a$  и  $c$ ?

**20.** У кукурузы в 9 хромосоме локализованы гены  $a$ ,  $b$  и  $c$ . Ген  $a$  - окрашенный алейрон,  $b$  - морщинистый эндосперм,  $c$  - коричневый перикарп алейрона. Скрещивали гомозиготную линию с доминантными признаками с линией, у которой все признаки были в рецессивном состоянии. В  $F_1$  было скрещено с сортом-анализатором. В  $F_a$  было получено 800 растений. В том числе 10 растений имели окрашенный алейрон, нормальный эндосперм и нормальную окраску перикарпа, а 60 растений имели нормальную окраску алейрона, нормальный эндосперм и коричневую окраску перикарпа.

1. Какой процент растений  $F_a$  имел неокрашенный алейрон, морщинистый эндосперм и коричневую окраску?
2. Какой процент растений  $F_a$  имел неокрашенный алейрон, гладкий эндосперм и коричневую окраску перикарпа?
3. Какое расстояние между генами  $a$  и  $b$ ?
4. Какое расстояние между генами  $b$  и  $c$ ?
5. Какое расстояние между генами  $a$  и  $c$ ?

**21.** У кукурузы гены  $a$ ,  $b$ ,  $c$ ,  $d$  локализованы в 9 хромосоме. Эти гены являются рецессивными по отношению к норме и обуславливают следующие признаки,  $a$  - коричневую окраску перикарпа,  $b$  - восковидный эндосперм,  $c$  - карликовость,  $d$  - желто-зеленую окраску проростков. Гетерозиготное растение по всем четырем вышеперечисленным генам скрещено с линией-анализатором. В  $F_a$  было получено 500 растений. В том числе 130 растений, у которых все признаки были в доминантном состоянии, 35 растений имели коричневый перикарп, невосковидный эндосперм, нормальную высоту и зеленую окраску проростков, 12 растений имели коричневый перикарп, восковидный эндосперм, нормальную высоту и зеле-

ную окраску проростков, а 18 – коричневый перикарп, восковидный эндосперм, карликовость и зеленую окраску всходов.

1. Какой процент рекомбинантных растений получен в  $F_2$ ?
2. Какое расстояние между генами а и b?
3. Какое расстояние между генами b и с?
4. Какое расстояние между генами с и d?
5. Какое расстояние между генами а и d?

**22.** У кукурузы гены а - опушенная обертка, b – усилитель окраски алейрона и с - желто-зеленые проростки локализованы в одной хромосоме и являются рецессивными по отношению к норме. Скрещивали гетерозиготную линию, у которой все вышеперечисленные признаки были в доминантном состоянии, с линией-анализатором. Было получено 200 растений. В том числе 86 растений имели все признаки в рецессивном состоянии, 20 растений имели опушенную обертку, усиленную окраску алейрона и желто-зеленые проростки и 4 растения - опушенную обертку, нормальный алейрон и желто-зеленые проростки.

1. Какой процент растений  $F_2$  имел все признаки в доминантном состоянии?
2. Какой процент растений  $F_2$  имел опушенную обертку, нормальную окраску алейрона и зеленые всходы?
3. Какое расстояние между генами а и b?
4. Какое расстояние между генами b и с?
5. Какое расстояние между генами а и с?

### **Тема 3. Наследование признаков, сцепленных с полом**

Любой признак в организме генетически обусловлен, следовательно, и пол наследственно детерминирован. В генетической детерминации пола важнейшая роль принадлежит хромосомному аппарату, состоящему из аутосом и половых хромосом.

*Половыми хромосомами* называются хромосомы, по которым различают особи мужского и женского пола. К половым хромосомам относятся хромосомы – X и Y.

Пол, содержащий одинаковые половые хромосомы (XX) называется *гомогаметным*, а пол, содержащий разные хромосомы (XY) - *гетерогаметным*. У млекопитающих, двукрылых насекомых, некоторых рыб женский пол гомогаметен – (XX), мужской пол гетерогаметен – (XY). У птиц бабочек наоборот женский пол гетерогаметен – (XY) или – (ZW), мужской гомогаметен – (XX) или – (ZZ). У моли отсутствует непарная хромосома и тогда женский пол – XO, а мужской - XX. У пчел, ос, муравьев определение пола зависит от набора хромосом, у этих организмов нет половых



хромосом. Так, самки – это диплоидные особи, которые развиваются из оплодотворенных яиц, самцы гаплоидны, так как развиваются из неоплодотворенных яиц. Большинство растений гермафродиты (обоеполые), но есть и раздельнополые – двудомные (облепиха, некоторые сорта земляники, конопля и т. д.).

Половые хромосомы X и Y – генетически различны, т.к. содержат различное число генов. У большинства организмов в X - хромосоме много генов, можно сказать, что эта хромосома нагружена и гаметы несущие X - хромосому передвигаются медленно, гаметы несущие – Y – хромосому являются более подвижными, т.к. в Y - хромосоме локализованы лишь единичные гены и такая хромосома более легкая, поэтому встречаемость ♀ и ♂ гамет несущих X – хромосому бывает меньше, чем гамет несущих X – хромосому и гамет с Y хромосомой. Поэтому теоретически ожидаемое соотношение полов 1 : 1 в потомстве при скрещивании гомогенного и гетерогенного пола фактически нарушается и больше рождается мужских особей например, у человека рождается больше мальчиков (на 100 девочек 106; 113 мальчиков).

Наиболее убедительным фактом, доказывающим роль хромосом в передаче наследственности, было изучение наследования признаков сцепленных с полом.

Признаки, детерминированные генами, локализованными в половых хромосомах, называют признаками, сцепленными с полом. Такой тип наследования был обнаружен Т.Морганом при реципрокных скрещиваниях мух – дрозофилы, различающихся по окраске глаз (красноглазых и белоглазых).

Так у дрозофилы гены, обуславливающие окраску глаз, находятся в X - хромосоме. Доминантный ген W – обуславливает красную окраску глаз, рецессивный w – белую окраску глаз.

При скрещивании красноглазых, гомозиготных, самок с белоглазым самцом все потомки F<sub>1</sub> были красноглазые

$$\begin{array}{l}
 \mathbf{P_1 P_1} \quad \quad \quad \mathbf{\text{♀} X^W X^W \times \text{♂} X^w Y} \\
 \\
 \mathbf{\text{гаметы}} \quad \quad \quad \mathbf{\text{♀} X^W} \quad \quad \quad \mathbf{\text{♂} X^w; Y} \\
 \\
 \mathbf{\text{в } F_1} \quad \quad \quad \mathbf{50\% \text{♀} X^W X^w; \quad \quad \quad 50\% \text{♂} X^W Y} \\
 \\
 \quad \quad \quad \mathbf{\text{красноглазые}} \quad \quad \quad \mathbf{\text{красноглазые}}
 \end{array}$$

Во втором поколении при скрещивании гетерозиготной красноглазой самки с красноглазым самцом

$$\mathbf{F_2 P P} \quad \mathbf{\text{♀} X^W X^w \times \text{♂} X^W Y}$$

Для анализа потомства F<sub>2</sub> воспользуемся решеткой Пеннета:

♀ \ ♂	$X^W$	$Y$
$X^W$	$X^W X^W$ ♀	$X^W Y$ ♂
$X^w$	$X^W X^w$ ♀	$X^w Y$ ♂

Расщепление по фенотипу соответствует 2:1:1, т.е.  $\frac{2}{4}$  ♀ - красноглазые,  $\frac{1}{4}$  ♂ - красноглазые,  $\frac{1}{4}$  ♂ - белоглазые. Рecessивный ген белоглазости проявился только у самцов.

При обратном скрещивании, когда самки были белоглазыми и самцы красноглазые,

♀  $X^w X^w$       х      ♂  $X^W Y$   
 белоглазые      красноглазые

♀ \ ♂	$X^W$	$Y$
$X^w$	$X^W X^w$ ♀	$X^w Y$ ♂

В потомстве все самки были красноглазые, а самцы белоглазые 1:1. Сыновья наследовали признаки матери, а дочери - признаки отца, т.е. самки наследуют две X – хромосомы: одну от матери, другую от отца, при этом оказываются гетерозиготными по красной окраске. Самцы наследуют только одну X – хромосому от матери с рецессивным геном – белой окраски, Y – хромосома генетически инертна в данном примере. Особи, у которых гены представлены только в одной хромосоме, а вторая генетически инертна как  $X^w Y$  называются *гемизиготами*.

### Задание

1. Белоглазая самка *Drosophila* скрещена с красноглазым самцом. Какова будет окраска глаз у потомства от возвратного скрещивания самки  $F_1$  с ее отцом? От возвратного скрещивания самца  $F_1$  с его матерью?

2. Гомозиготная красноглазая самка *Drosophila* скрещена с белоглазым самцом. Какова будет окраска глаз у потомства от возвратного скрещивания самки  $F_1$  с ее отцом? От возвратного скрещивания самца  $F_1$  с его матерью.

3. Девушка, имеющая нормальное зрение, отец которой обладал цветной слепотой, выходит замуж за нормального мужчину, отец которого тоже страдал цветной слепотой. Какое зрение будет у потомков от этого брака?

4. Мужчина, обладающий цветной слепотой, женится на нормальной женщине. У них рождаются нормальные дочери и сыновья, которые все вступают в брак с нормальными в отношении зрения лицами. Какие из внуков вновь обнаружат цветную слепоту; какие из правнуков обнаружат цветную слепоту; какие из правнуков обнаружат цветную слепоту, если среди правнуков все браки произойдут между двоюродными родственниками?

5. Нормальные в отношении зрения мужчина и женщина имеют: 1) сына, страдающего цветной слепотой и имеющего нормальную дочь; 2) нормальную дочь, имеющую одного нормального сына и одного сына, обнаруживающего цветную слепоту; 3) ещё одну нормальную дочь, имеющую пятерых нормальных сыновей. Каковы вероятные генотипы родителей, детей, внуков?

6. У кур встречается сцепленный с полом летальный ген ( $X^a$ ), вызывающий гибель эмбрионов, гетерозиготы по этому гену жизнеспособны. При скрещивании гетерозиготного по этому признаку самца с самкой появилось потомство (у птиц гетерогаметен женский пол). Составьте схему скрещивания, определите генотипы родителей, потомства и соотношения по полу выживших цыплят.

7. У дрозофилы доминантный ген красной окраски глаз ( $W$ ) и рецессивный ген белой окраски ( $w$ ) находятся в  $X$ -хромосомах. Белоглазая самка скрещивалась с красноглазым самцом. Какой цвет глаз будет у самцов и самок в первом и втором поколении?

8. Отсутствие потовых желез у людей — рецессивный признак, сцепленный с  $X$ -хромосомой. Мужчина, у которого отсутствуют потовые железы, женился на женщине, в семье которой никогда не встречалось это заболевание. Какова вероятность рождения у них детей с этой аномалией?

9. У человека гемофилия детерминирована сцепленным с  $X$ -хромосомой рецессивным геном  $h$ . Какова вероятность рождения больного ребенка от брака с генотипически здоровым партнером:

- а) мужчины, брат которого страдает гемофилией;
- б) здоровой женщины, имеющей такого брата?

**10.** Рecessивный ген дальтонизма (цветовой слепоты) располагается в X-хромосоме. Девушка с нормальным зрением (отец ее был дальтоником) выходит замуж за мужчину с нормальным зрением, отец которого был дальтоником. Определить возможные фенотипы потомства.

**11.** Рecessивный ген дальтонизма локализован в X-хромосоме. От брака женщины с нормальным зрением, родственники которой страдали дальтонизмом, и мужчины с нормальным зрением, у отца которого была цветовая слепота, родились три дочери с нормальным зрением и два сына с цветовой слепотой. Каковы генотипы родителей и потомства? От кого из родителей мальчики получили ген дальтонизма?

**12.** У человека цветовая слепота обусловлена recessивным геном, сцепленным с X-хромосомой. Нормальное зрение определяется доминантным аллелем этого гена. От брака родителей с нормальным зрением родился ребенок с цветовой слепотой. Определить генотипы всех членов семьи.

**13.** У дрозофилы есть пара аллельных генов, один из которых определяет развитие нормальных круглых глаз, а другой — полосковидных глаз. Скрещивается самка, имеющая полосковидные глаза, с нормальным круглоглазым самцом. Все потомство  $F_1$  имеет полосковидные глаза. Обратное скрещивание самок из  $F_1$  с родителем привело к появлению потомства  $F_2$ , в котором половина самок и половина самцов имело полосковидные глаза, а другая половина — круглые. Объясните характер наследования данного признака.

**14.** Потемнение зубов — доминантный признак, сцепленный с X-хромосомой. У родителей, имеющих темные зубы, родилась дочь с темными зубами и сын с белыми. Какова вероятность рождения детей с белыми зубами в этой семье?

**15.** У дрозофилы recessивный ген  $a$ , обуславливающий укороченное тело, локализован в X хромосоме Доминантный ген  $A$  обуславливает нормальные размеры тела. Гетерозиготная самка, имеющая нормальные размеры тела, скрещена с самцом, также имеющим нормальные размеры тела. Получили 64 мухи.

1. Сколько типов гамет может образовать самка?
2. Сколько типов гамет может образовать самец?
3. Сколько самок, полученных при этом скрещивании, имеют нормальные размеры тела?
4. Сколько из них являются гомозиготными?
5. Сколько самцов имеет укороченное тело?

**16.** У двудомного цветкового растения меландриума наследование пола происходит по такому же типу, как и у дрозофилы. Рецессивный ген, детерминирующий развитие узких листьев, локализован в X хромосоме. Гомозиготное широколистное растение было опылено пыльцой узколистного. Получили 40 растений  $F_1$ .

1. Сколько из них было женских?
2. У скольких мужских растений были широкие листья?
3. У скольких женских растений были широкие листья?
4. От скрещивания между собой растений  $F_2$  получили 1280 гибридов  $F_2$ . Сколько из них имели широкие листья?
5. Сколько мужских растений были узколистными?

**17.** У двудомного цветкового растения меландриума наследование пола происходит по такому же типу, как и у дрозофилы. Рецессивный ген, обуславливающий развитие узких листьев, локализован в X хромосоме. Доминируют широкие листья. Гетерозиготное широколистное растение скрестили с узколистным и получили 320 гибридов.

1. Сколько растений в потомстве имели широкие листья?
2. Сколько женских растений имели широкие листья?
3. Сколько мужских растений имели узкие листья?
4. Гетерозиготное растение опылили пыльцой широколистного растения и получили 40 гибридов. Сколько из них имели узкие листья?
5. Сколько мужских растений имели широкие листья?

**18.** У кошек ген В обуславливает рыжую окраску шерсти, ген b - черную, а Bb имеют пеструю окраску (черепаховую). Черного кота спаривали с пестрой кошкой. Получили четыре котенка, из них - две кошки.

1. Сколько котят имели рыжую масть?
2. Сколько кошек были рыжей масти?
3. Сколько кошек были черепаховыми?
4. Сколько котят были черными?
5. Сколько котов имели черную масть?

**19.** У кошек одна пара аллелей (В и b), определяющих окраску шерсти, сцеплена с полом. Ген В обуславливает рыжую, ген b - черную окраску шерсти, а гетерозиготы имеют пеструю (черепаховую) окраску шерсти. От спаривания черного кота с рыжей кошкой в нескольких пометах получили шесть котят, из них четыре кошки.

1. Сколько котят имели рыжую масть?
2. Сколько кошек были черепаховыми?
3. Сколько котов были рыжими?
4. От спаривания рыжего кота с черными кошками получили восемь котят, из них шесть кошек. Сколько кошек были черепаховыми?
5. Сколько котят имели черную масть?

**20.** У небольшой рыбки (*Aplocheilus*) пол наследуется по тому же типу, что и у дрозофилы. Пара аллелей  $A$  и  $a$ , обуславливающих окраску тела, локализована в обеих половых хромосомах, как  $X$ , так и  $Y$ . Красный цвет является доминантным, а белый - рецессивным. От спаривания белой самки с красным гомозиготным самцом получили в  $F_1$  18 потомков, а в  $F_2$  - 44, из них 24 самки.

1. Сколько рыбок  $F_1$  имели красную окраску тела?
2. Сколько разных генотипов было в  $F_2$ ?
3. Сколько рыбок  $F_2$  имели красную окраску тела?
4. Сколько рыбок-самок  $F_2$  имели красную окраску тела?
5. Сколько рыбок  $F_2$  имели белую окраску?

**21.** У человека рецессивный ген  $a$ , обуславливающий одну из форм гемофилии, локализован в  $X$  хромосоме и наследуется сцеплено. Здоровая женщина, отец которой был болен гемофилией, вышла замуж за здорового юношу. У них было восемь детей.

1. Сколько детей в этой семье могут быть здоровыми?
2. Сколько может быть здоровых девочек?
3. Сколько из них даже в браке с мужчиной-гемофиликом могут иметь здоровых детей?
4. Сколько мальчиков могут быть гемофиликами?
5. Сколько девушек в браке со здоровыми мужчинами могут иметь детей, больных гемофилией?

**22.** У человека цветовая слепота обусловлена рецессивным геном ( $a$ ), а нормальное умение различать цвета - доминантным геном ( $A$ ). Оба гена локализованы в  $X$  хромосоме. Женщина с нормальным зрением, но гетерозиготная по этому признаку, вышла замуж за человека, страдающего цветовой слепотой. У них было восемь детей.

1. Сколько типов гамет может образовать женщина?
2. Сколько детей, родившихся от этого брака, могло иметь нормальное зрение?
3. Сколько девочек могло иметь нормальное зрение?
4. Сколько мальчиков могло иметь цветовую слепоту?
5. Сколько мальчиков из четырех, родившихся от второго брака этой женщины с мужчиной, имеющим нормальное зрение, могло страдать цветовой слепотой?

**23.** Отсутствие потовых желез у людей передается по наследству как рецессивный признак, сцепленный с  $X$  хромосомой. Наличие потовых желез - доминантный признак. Гетерозиготная здоровая женщина вышла замуж за здорового мужчину. От этого брака родилось восемь детей, из них четыре мальчика.

1. Сколько детей не имело потовых желез?
2. Сколько мальчиков не имело потовых желез?
3. Сколько девочек от этого брака будут гетерозиготными?
4. От брака гетерозиготной дочери с юношей, у которого отсутствовали потовые железы, родилось четверо детей, в том числе два мальчика. Сколько из мальчиков могли иметь нормальные потовые железы?
5. Сколько девочек могли иметь нормальные потовые железы?

**24.** У кур рецессивный аллель гена *a* наследуется сцеплено с полом. Если в зиготе не содержится доминантный аллель гена *A*, то цыплята погибают до вылупления из яйца. Самец, гетерозиготный по данному гену, был скрещен с нормальными самками. Из яиц вылупились 72 цыпленка.

1. Сколько разных генотипов может быть в результате такого скрещивания?
2. Сколько цыплят может погибнуть до вылупления из яиц?
3. Сколько среди погибших может быть курочек?
4. Сколько живых петушков может быть при таком скрещивании?
5. Сколько живых курочек может быть при таком скрещивании?

**25.** Окраска оперения у кур обуславливается локализованным в X хромосоме геном *B*. Доминантный аллель гена *B* обуславливает развитие полосатого оперения, а рецессивный аллель *b* - черного. Скрещивали полосатую курицу с черным петухом и получили 16 цыплят  $F_1$ , а от скрещивания гибридов  $F_1$  между собой - 132 цыпленка  $F_2$ .

1. Сколько гибридов  $F_1$  могли иметь полосатое оперение?
2. Сколько петушков  $F_1$  могли иметь полосатое оперение?
3. Сколько курочек в  $F_2$  могли быть черными?
4. Сколько петушков  $F_2$  могли быть полосатыми?
5. В другой комбинации скрещивали куриц, имевших черное оперение, с гомозиготными полосатыми петушками. В  $F_1$  получили 48 гибридов. Сколько петушков в  $F_1$  могли иметь полосатое оперение?

**26.** У кур позднее оперение *A* сцеплено с полом и доминирует над ранним оперением, обусловленным геном *a*, рябая окраска, обусловленная доминантным аллелем гена *B* доминирует над нормальной. Скрещивали гомозиготную рябую курицу, имеющую позднее оперение, с гомозиготным нормальным петухом, имеющим раннее оперение. Получили 24 цыпленка.

1. Сколько разных фенотипов будут иметь цыплята?
2. Сколько будет петушков?
3. Сколько разных генотипов будут иметь цыплята?
4. Сколько петушков будут рябыми с поздним оперением?
5. Сколько курочек будут нерябыми с ранним оперением?

## Раздел V. РЕШЕНИЕ ЗАДАЧ НА МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Классическая генетика (менделизм, морганизм) позволила установить материальную природу гена, т.е. гены это реально существующие единицы наследственности, расположенные в хромосомах в линейном порядке. Теперь стал вопрос, из каких компонентов хромосом они состоят, т.е. какова их химическая природа. До 40-х годов было широко распространено представление о том, что гены состоят из белков. Известный генетик Н.К. Кольцов высказал идею о том, что хромосома это гигантская белковая молекула. Однако это предположение оказалось ошибочным. Опыты Эвери в 1944г. по трансформации у бактерий, А. Херши и М.Чейз в 1952г. по трансдукции с использованной бактериофага Т-2, опыты Г. Франкель – Конрадон на вирусе табачной мозаики (ВТМ) показали, что носителем наследственной информации являются молекулы нуклеиновых кислот: ДНК и РНК.

По химическому составу молекула ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота содержит сахар дезоксирибозу, четыре азотистых основания: пурины – аденин, гуанин и пиримидины – цитозин, тимин. РНК - рибонуклеиновая к-та содержит сахар рибозу, имеет тоже четыре азотистых основания, но пиримидиновое основание – тимин заменен на урацил, т.е. урацил – аденин, гуанин – цитозин.

Нуклеиновые кислоты представляют собой линейные полимеры, состоящие из нуклеотидов. Каждый нуклеотид состоит из трех компонентов, а именно из азотистого основания, остатка сахара и остатка фосфорной кислоты. Каждый остаток фосфорной кислоты связан фосфодиэфирными связями с 5' углеродом одного остатка сахара и 3' углеродом другого остатка сахара. К первому углероду каждого остатка сахара с боку, присоединено какое – нибудь из азотистых оснований. Молекулы нуклеиновых кислот обладают полярностью (рис. 19).



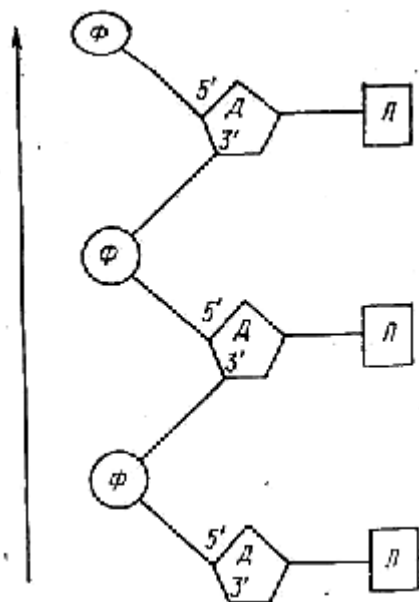


Рис. 19. Схема строения отрезка одиночной нити ДНК с указанием ориентации (от 5' атома к 3' атому углерода дезоксирибозы).  
 Ф – остаток фосфата, Д – дезоксирибоза, П – пуриновое или пиримидиновое основание.

Пространственная конфигурация молекул ДНК была установлена в 1953 г Уотсоном и Криком. Согласно предложенной им модели, ДНК состоит из двух нитей образующих правовекторную спираль с диаметром около  $20 \text{ \AA}$  и полным оборотом около  $34 \text{ \AA}$ , в каждом витке по 10 пар нуклеотидов. Азотистые основания обеих нитей ориентированы в направлении к середине спирали, причем аденин одной нити всегда находится напротив тимина другой нити, а гуанин против цитозина, т.е. одна нить комплементарна другой и расположена антипараллельно. В каждой из этих пар основания соединены друг с другом водородными связями: в паре аденин – тимин – две такие связи, в паре гуанин – цитозин три связи (рис. 20).

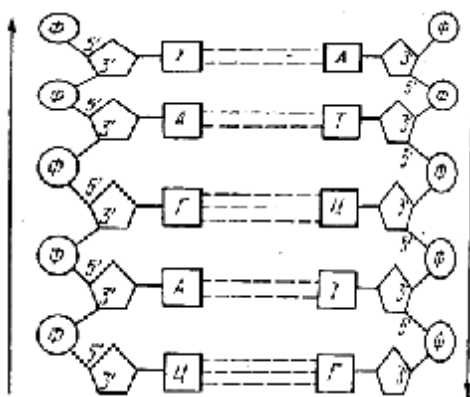


Рис. 20. Схема отрезка двунитевой молекулы ДНК. Нити представляют реплики друг друга. Ф – фосфорный остаток, А – аденин, Г – гуанин, Т - тимин, Ц – цитозин.

В отличие от ДНК, РНК однонитевые, лишь у некоторых РНК - содержащих вирусов молекулы РНК – двунитевые. Согласно правилам установленным Э.Чаргаффом, комплементарность двух нитей молекулы ДНК приводит к тому, что число пуринов в ней равно числу пиримидинов, а их отношение равно единице  $\frac{A + G}{T + C} = 1$ ;

отношение суммы  $\frac{A + T}{G + C}$  представляет собой коэффициент видовой

специфичности. Для каждой систематической единицы он является постоянным числом. Например, для пшеницы он равен – 1,22; человека – 1,51; для фага 1,86 и т.д. Если основной функцией ДНК является хранение наследственной информации, то РНК в отличие от ДНК выполняют иную функцию, связанную с реализацией генетической информации. Различают: информационную, рибосомальную, транспортную РНК.

Одним из основных свойств ДНК – это способность к самокопированию, которое происходит в интерфазе – S периоде. Репликация осуществляется с помощью ферментов ДНК – полимеразы по полуконсервативному типу, т.е. из одной родительской молекулы ДНК образуются две дочерние, каждая из которых имеет двойную спираль. Репликация осуществляется на одной нити ДНК, которая называется ведущей, репликация второй нити запаздывает, и её называют запаздывающей, при этом репликация осуществляется фрагментами, которые получили название *фрагментов Оказаки*, образовавшиеся отдельные фрагменты ДНК соединяются ферментом ДНК-лигазой (рис. 21).

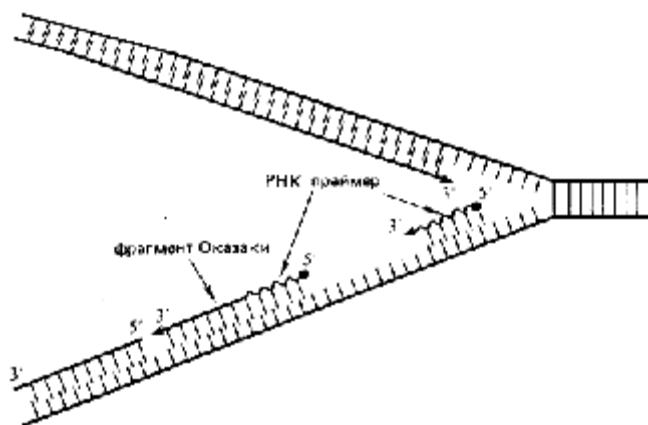


Рис. 21. Синтез ведущей (вверху) и запаздывающей (внизу) нитей ДНК в вилке репликации.

У прокариот ДНК имеет кольцевую структуру и в отличие от эукариот репликация идет в двух направлениях вдоль хромосомы и родительская ДНК превращается в две кольцевые хромосомы – родительскую и дочернюю.

## Трансляция и транскрипция

Наследственная информация, заложенная в молекулах ДНК реализуется посредством матричных процессов: транскрипции и трансляции. *Транскрипция* – перенос (списывание) наследственной информации с молекулы ДНК на информационную РНК. Процесс транскрипции осуществляется в присутствии фермента РНК – полимеразы. У эукариот обнаружено три типа РНК – полимераз, каждая из которых отвечает за синтез – и-РНК, р-РНК, т-РНК. Процесс транскрипции состоит из трех этапов: инициации (начало синтеза), элонгации (синтез и-РНК) и терминация (окончание транскрипции). На этапе инициация после прикрепления к просмотру РНК – полимеразы, начинается расплетение молекулы ДНК. После расплетения молекулы ДНК на 2 одиночные нити, начинается элонгация при этом РНК – полимеразы продвигается по ДНК и обеспечивает образование и-РНК, которое идет по строго комплементарному типу (А-У, Г-Ц). Рост и-РНК осуществляется в направлении от 5' - 3' и начинается с 5'- конца. У эукариот в результате транскрипции в начале образуется про и-РНК - предшественник зрелой и-РНК. Процесс созревания и-РНК называется *процессингом*. В результате процессинга из про и-РНК вырезаются интроны - некодирующие последовательности. Процесс вырезания некодирующих участков, т.е. интронов называют *сплейсингом*. После сплейсинга кодирующие участки – экзоны соединяются ферментом лигазой. Зрелые РНК выходят из ядра в цитоплазму и присоединяются к рибосомам, образуя полисомы. *Трансляция* – это синтез белка на рибосомах, направленный матрицей и-РНК. В процессе трансляции ведущая роль принадлежит т-РНК, которые переносят активированные аминокислоты на рибосомы и взаимодействуют с и-РНК. Трансляция осуществляется на полирибосомах – это комплекс из и-РНК и рибосом. Транспортная РНК напоминает форму клеверного листа, состоящий из трех петель. Средняя петля несет антикодон, который взаимодействует с и-РНК на рибосоме. Противоположный антикодону акцепторный конец т-РНК несет триплет ЦЦА к которому и прикрепляются активированные аминокислоты, число транспортных РНК больше числа аминокислот.

Синтез белка состоит из трех этапов: на первом этапе происходит активация аминокислот под влиянием ферментов аминоацил – т-РНК синтетазы. Для каждой аминокислоты характерен свой активирующий фермент.

На втором этапе происходит аминоацилирование т-РНК и присоединение аминокислотных остатков к акцепторному участку ЦЦА соответствующей т-РНК.

Третий этап собственно трансляция, когда происходит сборка полипептидной цепи на рибосомах под контролем и-РНК. Этот этап также состоит из инициации – образование комплекса из и-РНК, малой субъединицы рибосомы, и аминоацил – т-РНК с аминокислотой метионин. Затем к

этому комплексу присоединяется большая субъединица рибосомы. Сигналом для инициации служит кодон АУГ для метионина, который располагается на стартовом участке и-РНК. К этому кодону присоединяется антикодон УАЦ т-РНК, несущий аминокислоту метеонин. С этой аминокислоты начинается полипептидная цепь. В стадию элонгации идет наращивание полипептидной цепи. При этом каждая рибосома движется вдоль молекулы и-РНК, при передвижении на один кодон к рибосоме прикрепляется антикодон т-РНК с новой аминокислотой. Рост полипептида продолжается до тех пор, пока в и-РНК не окажется один из трех кодонов УАГ, УАА, УГА, которые служат сигналом терминации. В стадию терминации заканчивается трансляция данного гена и образуется соответствующий белок.

### Генетический код

Ф.Крик в своей гипотезе последовательности показал, что последовательность элементов гена определяет последовательность аминокислотных остатков в полипептидной цепи. Следовательно, в гене закодирована информация о структуре белка. Ген в современном понимании это участок большой самовоспроизводящейся молекулы ДНК, контролирующей последовательность аминокислот в одной полипептидной цепи белковой молекулы и является дискретной единицей наследственной информации. Ген контролирует определенную степень обмена веществ в организме и оказывает тем самым специфическое действие на развитие одного или нескольких признаков. Ген – делим, изменяем, имеет определенную величину, выраженную числом нуклеотидов и молекулярной массой.

Кодирование генетической информации о структуре белка осуществляется посредством генетического кода.

*Генетический код* – это последовательность расположения азотистых оснований в ДНК, определяющая последовательность аминокислот в синтезируемом белке.

Однако одна и та же наследственная информация закодирована в нуклеиновых кислотах четырьмя азотистыми основаниями, а в белках – двадцать типов аминокислот. Необходимо было установить какое же минимальное число нуклеотидов может определять (кодировать) образование одной аминокислоты. Если бы каждая аминокислота определялась 1 нуклеотидом  $4^1$ , а аминокислот 20 типов, сочетание из 2 нуклеотидов также не достаточно, т.к.  $4^2$  может кодировать только 16 аминокислот, сочетание трех нуклеотидов дает  $4^3 = 64$  сочетаний, что достаточно для 20 аминокислот. Такое сочетание трех нуклеотидов называется триплетным кодом. Следовательно, генетический код триплетен – каждая аминокислота определяется тройками оснований. Например, три основания УУУ кодирует аминокислоту фенилаланин.

Таблица 2. - Генетический код (и-РНК)

Первое основание	Второе основание				Третье основание
	У	Ц	А	Г	
У	Фен	Сер	Тир	Цис	У
	Фен	Сер	Тир	Цис	Ц
	Лей	Сер	-	-	А
	Лей	Сер	-	Три	Г
Ц	Лей	Про	Гис	Арг	У
	Лей	Про	Гис	Арг	Ц
	Лей	Про	Глн	Арг	А
	Лей	Про	Глн	Арг	Г
А	Иле	Тре	Асн	Сер	У
	Иле	Тре	Асн	Сер	Ц
	Иле	Тре	Лиз	Арг	А
	Мет	Тре	Лиз	Арг	Г
Г	Вал	Ала	Асп	Гли	У
	Вал	Ала	Асп	Гли	Ц
	Вал	Ала	Глу	Гли	А
	Вал	Ала	Глу	Гли	Г

Однако одна и та же аминокислота может кодироваться несколькими триплетами, тогда генетический код называется вырожденным. Генетический код линеен, не имеет «разделительных» знаков.

Единицей генетического кода является кодон, реализация генетического кода осуществляется матричными процессами: транскрипцией и трансляцией.

*Пример задачи:* Одна цепочка молекулы ДНК имеет следующую последовательность: Т-А-Ц-А-Т-А-А-Ц-Ц-Ц-Ц-Т. Построить комплементарную ей цепочку ДНК и определить какой белок будет кодироваться этим участком ДНК.

Решение:

1. Построим комплементарную цепочку.

Исходная ДНК: Т-А-Ц-А-Т-А-А-Ц-Ц-Ц-Ц-Т;

Комплементарная А-Т-Г-Т-А-Т- Т- Г- Г-Г-Г-А.

2. По исходной цепочке строим матричную информационную РНК, т.е. осуществляем процесс транскрипции.

Исходная ДНК Т-А-Ц-А-Т-А-А-Ц-Ц-Ц-Ц-Т;

и-РНК А-У-Г-У-А-У-У-Г-Г-Г-Г-А.

Строим пептидную цепь (последовательность аминокислот) кодируемую данным участком ДНК. По триплетам кодонов м-РНК в соответствии с таблицей 2 определяем аминокислоты. В нашем примере триплет АУТ кодирует аминокислоту метионин, триплет-УАУ-тирозин, триплет-УГГ-триптофан, ГГА-лизин.

Синтезирующий белок состоит из 6 аминокислот. Процесс построения полипептидной цепи и есть процесс трансляции.

## Задание

1. Пользуясь кодом наследственности, определить, какие аминокислоты кодируются следующими триплетами: а) ГГТ; б) ААГ; в) ЦТТ; г) ТЦГ; д) АГТ; е) ААА.

2. Участок гена состоит из следующих нуклеотидов: ТТГ ТАА АЦА ТГГ ЦАТ. Расшифровать последовательность аминокислот в белковой молекуле, кодируемой указанным геном.

3. В состав белка входит 400 аминокислот. Определить какую длину имеет контролирующий его ген, если расстояние между двумя нуклеотидами в молекуле ДНК составляет 3,4 А?

4. В какой последовательности расположатся нуклеотиды ДНК, комплементарные следующему составу: ГАЦЦГГААТЦГТГАТЦАГ?

5. Определить молекулярный вес гена, контролирующего образование белка, состоящего из 400 аминокислот. Известно, что средний молекулярный вес нуклеотида-300.

6. Участок гена имел следующий состав нуклеотидов: ТГГ ТЦГ ЦАТ ГАГ ГГГ ТТТ.

Определить, как изменится состав кодируемых им аминокислот, если под влиянием ионизирующей радиации: а) выбит десятый слева нуклеотид; б) выбит: 10,11 и 12-й нуклеотиды.

7. Участок цепи ДНК, кодирующий первичную структуру полипептида, состоит из 15 нуклеотидов. Определите число нуклеотидов на и-РНК, кодирующих аминокислоты, число аминокислот в полипептиде и количество т-РНК, необходимых для переноса этих аминокислот к месту синтеза. Ответ поясните.

8. Белок состоит из 100 аминокислот. Установите, во сколько раз молекулярная масса участка гена, кодирующего данный белок, превышает молекулярную массу белка, если средняя молекулярная масса аминокислоты - 110, а нуклеотида - 300. Ответ поясните.

9. Фрагмент цепи ДНК имеет последовательность нуклеотидов ГТГТАТГГААГТ. Определите последовательность нуклеотидов на иРНК, антикодоны соответствующих т-РНК и последовательность аминокислот в фрагменте молекулы белка, используя таблицу генетического кода.

10. Белковая цепочка состоит из следующих аминокислот: серин – валин – лейцин – гистидин – изолейцин – валин. Какова последовательность нуклеотидов в составе гена, кодирующего данный белок?

11. Определите порядок чередования аминокислот в молекуле белка, если известно, что он кодируется такой последовательностью азотистых оснований ДНК: Ц-Т-Ц-А- А- Г-Г-А-Г-Г-А-Т-Т-А-Г. Какой станет последовательность аминокислот, если между шестым и седьмым основаниями вставить гуанин?\_

12. Укажите схему репликации, транскрипции и трансляции для участка молекулы ДНК, который содержит следующую последовательность нуклеотидов: Ц-Ц-Г-Г-Т-А-Т-Т-А-А-Г-А-Ц-Г-Т.

13. Одна из цепочек молекулы ДНК имеет такое чередование нуклеотидов: Ц-А-Ц-Г-Т-Ц-Ц-Т-А-А-Ц-Ц-Т-Т-Т-Т-Г-А-Ц-Г-А-А-Ц-А-Ц-Г-А-Т-Г-А-Т-Г-А-А-Ц-Т.

1. Постройте комплементарную цепочку данной молекулы ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих аденин, в ней будет?

2. Постройте и-РНК на данной цепочке ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих урацил, в ней будет?

3. Постройте полипептидную цепь. Сколько молекул триптофана в ней может содержаться?

4. Выпишите все т-РНК, участвующие в данном биосинтезе. Сколько разных типов т-РНК принимает в нем участие?

5. Сколько всего аминокислот в данном белке?

14. Одна из цепочек молекулы ДНК имеет такое чередование нуклеотидов: Т-А-Ц-Ц-Т-А-А-А-А-Г-Ц-А-Ц-Т-Т-А-Ц-А-Ц-Т-Т-Т-Т-Т-А-А-А-Ц-А-Т-А-Г-А-Ц-А-А-Т-Т.

1. Постройте комплементарную цепочку молекулы ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих аденин, в ней будет?

2. Постройте на данной цепочке ДНК и-РНК. Сколько нуклеотидов, содержащих цитозин, в ней будет?

3. Постройте участок полипептидной цепи, кодируемый данной ДНК. Сколько разных аминокислот он будет содержать?

4. Выпишите все т-РНК, участвующие в синтезе данной цепи полипептида. Сколько разных типов т-РНК будет участвовать в этом процессе?

5. Какую функцию в опероне выполняет промотор?

15. Одна из цепочек молекулы ДНК имеет такое чередование нуклеоти-

дов: Ц-А-Ц-Ц-Г-А-Ц-Ц-А-Ц-Т-Т-Г-Т-А-Ц-Т-А-Т-Т-Т-Г-Г-А-А-Г-А-Т-Т-Т-А-А-А-А-Т-Т.

1. Постройте комплементарную цепочку данной молекулы ДНК. Сколько нуклеотидов тимина она будет содержать?
2. Постройте на данной цепочке ДНК молекулу и-РНК. Сколько нуклеотидов аденина она будет содержать?
3. Постройте полипептидную цепь, которая может транслироваться на полученной м-РНК. Сколько молекул аминокислоты тирозина она будет содержать?
4. Выпишите транспортные РНК, участвующие в трансляции. Сколько разных типов т-РНК участвуют в этом процессе?
5. Какую функцию в регуляции работы гена выполняет терминатор?

16. Одна из цепочек молекулы ДНК имеет такую последовательность нуклеотидов: Т-А-Ц-А-Т-А-А-Ц-Ц-А-Ц-А-Ц-Т-А-Т-Т-Ц-Т-Т-Г-Т-Т-Ц-Т-Т-А-А-А-Г-Г-А-Ц-Т-Т-А-Т-Ц.

1. Постройте комплементарную цепочку молекулы ДНК. Сколько нуклеотидов гуанина она будет содержать?
2. Сколько нуклеотидов урацила будет содержать и-РНК, полученная на данном участке ДНК в процессе транскрипции?
3. Постройте полипептидную цепь, кодируемую данной цепочкой ДНК. Сколько молекул аминокислоты глутамина она будет содержать?
4. Сколько разных аминокислот содержит белковая молекула?
5. Сколько разных типов м-РНК должны участвовать в процессе трансляции.

17. Одна из цепочек молекулы ДНК имеет такое чередование нуклеотидов: Ц-А-Ц-Г-Г-А-А-Ц-Ц-Ц-Т-Т-Т-Т-Ц-Т-А-Ц-Г-А-Ц-Т-А-А-Т-А-А-Ц-А-А-Т-А-А-Т-Ц.

1. Постройте комплементарную цепочку данной молекулы ДНК. Сколько нуклеотидов гуанина она будет содержать?
2. Сколько нуклеотидов аденина будет содержать и-РНК, образующаяся в результате транскрипции на данной цепочке ДНК?
3. Постройте полипептидную цепь, кодируемую данным участком ДНК. Сколько молекул глутамина она содержит?
4. Выпишите все типы т-РНК, участвующие в процессе трансляции. Сколько разных антикодонов они содержат?
5. Сколько аминокислот будет участвовать в образовавшемся белке?

18. Одна из цепочек молекулы ДНК имеет такое чередование нуклеотидов: Ц-Ц-Ц-Т-Г-А-Т-Т-Т-А-Т-А-Т-А-Ц-Ц-А-А-Т-А-А-Ц-Т-А-Г-Г-А-Ц-Т-А-Ц-А-А-А-Т-Т-.



3. Постройте *и-РНК* на данной цепочке ДНК. Сколько нуклеотидов, содержащих цитозин, в ней будет?
4. Постройте участок полипептидной цепи, кодируемый данной ДНК. Сколько молекул аминокислоты аспарагина она будет содержать?
5. Какую функцию в транскрипции выполняет терминатор?
6. Сколько аминокислот будет участвовать в образовавшемся белке?
7. Сколько разных типов т-РНК будут участвовать в трансляции?

19. Одна из цепочек молекулы ДНК имеет такое чередование нуклеотидов: А-А-Ц-Ц-А-А-Г-Т-А-Г-Г-А-А-Т-А-Г-Г-А-Ц-Т-Т-Г-Г-А-Ц-А-А-Т-А-Г-Т-А-Т-Т-А-Т-Ц.

1. Сколько нуклеотидов аденина будет содержать *и-РНК*, синтезированная на данной ДНК?
2. Постройте полипептидную цепь на данной *и-РНК*. Сколько молекул аминокислоты пролина она содержит?
3. Выпишите все транспортные РНК, участвующие в процессе трансляции. Сколько разных типов т-РНК участвует в данном процессе?
4. Сколько аминокислот будет участвовать в образовавшемся белке?
5. Сколько всего т-РНК будут участвовать в трансляции?

20. Одна из цепочек молекулы ДНК имеет такое чередование нуклеотидов: Ц-А-Ц-А-Г-А-А-Ц-Ц-Ц-Т-Т-Т-Т-Ц-Т- А-Ц- Г-А-Ц-Т-А-А-Т-А-А-Ц-А-А-Т-А-А-Т-Т.

1. Постройте комплементарную цепочку молекулы ДНК. Сколько нуклеотидов цитозина она содержит?
2. Постройте *и-РНК* на данной цепочке ДНК. Сколько нуклеотидов аденина она содержит?
3. Сколько аминокислот будет участвовать в образовавшемся белке?
4. Сколько разных типов т-РНК будут участвовать в трансляции?
5. Сколько молекул серина содержит данная полипептидная цепь.

## **Раздел VI. ИЗМЕНЧИВОСТЬ**

*Изменчивость* – это различия между особями одного вида, между родителями и потомками. Эти различия могут быть обусловлены изменением наследственного материала – генов или внешними условиями, где происходит развитие организма.

Различают наследственную (генотипическую) и ненаследственную (фенотипическую) изменчивость.

Наследственная изменчивость обусловлена изменением наследственного материала - генов. Ненаследственная изменчивость – это способность организма изменяться под воздействием внешних условий в пределах нормы реакции, заданной генотипом. Ненаследственная изменчивость выражается в форме модификационной изменчивости, т.е. изменчивости не вызывающей изменений генотипа. Этот тип изменчивости, например, обуславливает применение агротехнических мероприятий в сельском хозяйстве, содержание и кормление животных. Модификационная изменчивость также обуславливает онтогенетическую адаптацию организма к условиям окружающей среды в процессе его индивидуального развития.

Генотипическая изменчивость делится на *комбинативную* и *мутационную*.

*Комбинативная* – гибридная изменчивость обусловлена перекомбинацией генетического материала родительских форм. На этом типе изменчивости основана селекция растений и животных, велика роль комбинативной изменчивости и в эволюции растений.

*Мутационная* изменчивость обусловлена изменением генотипа и сохраняется в последующих поколениях. Мутации могут возникать у любых организмов и на различных этапах онтогенеза. Они возникают как в соматических, а так и в половых клетках. Впервые термин мутации был введен Г. де – Фризом в 1901 году. Мутации по характеру изменения генотипа классифицируются на несколько типов:

1. Генные мутации – химическое изменение генов, которые возникают с наибольшей частотой.
2. Хромосомные перестройки (абберации).  
 Различают:
  - *внутрихромосомные абберации* – это перестройки, возникающие внутри хромосомы после её разрыва в одной или нескольких точках. Сюда относятся: дупликации – удвоение участка хромосомы и образование повторов одинаковых участков хромосомы; выпадение отдельных участков хромосомы; потеря концевой участка (дефишенс); потеря участка внутри хромосомы (делеция); перевертывание участка хромосомы на  $180^{\circ}$ , при этом гены уже будут расположены в обратном направлении (инверсия). Инверсия может возникать в одном плече (парацентрическая) или обоих плечах (перичцентрическая), последнее приводит к изменению положения центромеры в хромосоме.
  - *межхромосомных абберации (транслокации)* – перенос участка одной хромосомы на другую негомологичную хромосому.
3. Геномные мутации – изменение количества хромосом, оно может быть кратным гаплоидному набору (автополиплоидия) или не кратным (анеуплоидия или гетероплоидия).

### **Тема 1. Решение задач на множественный аллелизм**

Каждый ген имеет протяженность в структуре молекулы ДНК. Генные мутации могут происходить в различных его точках, это приводит к появлению нескольких аллелей одного и того же гена. Различное состояние одного и того же гена, обусловленное точковыми мутациями, называется *множественным аллелизмом*, а аллели одного гена – множественными аллелями. При множественном аллелизме в гамете присутствует только один аллель данного гена, в соматических клетках по два одинаковых или разных аллеля этого гена, поэтому расщепление множественных аллелей идет по моногибридному типу.

Примером множественных аллелей у человека служат аллели, определяющие группы крови. У человека четыре группы крови О, А, В и АВ, что соответствует I, II, III и IV группам крови. Эти четыре группы крови генетически обусловлены серией из трех аллелей  $J^O$ ,  $J^A$  и  $J^B$ . Аллель  $J^O$  рецессивен по отношению к двум другим  $J^A$  и  $J^B$ .

Аллели же  $J^A$  и  $J^B$  – кодоминантны и проявляются в гетерозиготе в равной мере. Следовательно, группа крови О (I) будет иметь генотип  $j^O j^O$ , группа крови А (II) имеет генотипы  $J^A J^A$ ;  $J^A j^O$ , группа крови В (III) имеет генотипы  $J^B J^B$ ;  $J^B j^O$ , группа крови АВ (IV) имеет генотип  $J^A J^B$ .

Число множественных аллелей одного гена бывает иногда очень значительно. Для определения числа генотипов при нескольких аллелях можно пользоваться формулой:  $\frac{1}{2} \times n(n+1)$ , где  $n$  – число аллелей. Так локус, содержащий 3 аллеля ( $A_1a_1a_2$ ) дает 3 гомозиготы ( $AA_1a_1a_1a_2a_2$ ), аллель  $A$  даст с двумя другими аллелями 2 сочетания ( $Aa_1, Aa_2$ ), аллель  $a_1$  с аллелями  $a_2$  даст один компауд ( $a_1a_2$ ). Таким образом, появится шесть генотипов, т.е.  $\frac{1}{2} \times 3(3+1) = 6$  или  $3(3+1)/2$ .

Компауд – это сочетание в генотипе двух аллелей в гетерозиготе.

Множественные аллели обозначают символом основного гена с буквенным или цифровым знаком. Например, серией множественных аллелей детерминируется окраска меха у кроликов. Аллель  $C$  обуславливает серую окраску меха (агути),  $c^{ch}$  – шиншилловую,  $c^h$  – гималайскую и  $c^a$  – белую (альбинизм). Ступенчатое доминирование в данной серии аллелей может быть представлено следующим образом:  $C > c^{ch} > c^h > c^a$ .

### Задание

1. У отца IV группа крови, у матери I. Может ли ребенок унаследовать группу крови отца?

2. Женщина с III группой крови возбудила дело о взыскании алиментов с мужчины, имеющего I группу, утверждая, что он отец ребенка. У ребенка I группа. Какое решение должен вынести суд?

3. У кроликов аллели дикой окраски  $C$ , гималайской окраски  $C'$  и альбинизма  $C''$  составляют серию множественных аллелей, доминирующих в нисходящем порядке ( $C > C' > C''$ ). Какие следует провести скрещивания, чтобы определить генотип кролика с диким видом окраски?

4. У кроликов аллели дикой окраски  $C$ , гималайской окраски  $C'$  и альбинизма  $C''$  составляют серию множественных аллелей, доминирующих в нисходящем порядке ( $C > C' > C''$ ). При скрещивании двух гималайских кроликов получено потомство:  $\frac{3}{4}$  гималайские кролики и  $\frac{1}{4}$  кролики-альбиносы. Определить генотипы родителей.

5. При скрещивании кроликов агути и гималайской окраски между собой в потомстве появились агути, гималайской окраски и альбиносы. Какие генотипы могут быть у родителей и потомков?

6. Гаметофитная система самонесовместимости у клевера красного

обусловливается серией множественных аллелей гена S. При совпадении аллелей генотипа материнского растения с аллелем пыльцевого зерна спермий не может обеспечить оплодотворение. Растение, имеющее генотип  $S_1S_4$ , было опылено смесью пыльцы, содержащей аллели  $S_1, S_4, S_6, S_{10}, S_{12}, S_{14}, S_{15}, S_{17}$ .

1. Какой процент пыльцевых зерен не сможет обеспечить оплодотворение данного материнского растения?

2. Сколько возможных генотипов по аллелям самонесовместимости может быть в потомстве растений, полученных при таком опылении?

3. Сколько растений, полученных при таком опылении, могут иметь генотип  $S_1 S_{14}$  (%)?

7. У табака гаметофитная система самонесовместимости детерминруется серией множественных аллелей. При этом пыльца, имеющая тот же аллель, что и опыляемое растение, не может обеспечить оплодотворение. Растение с генотипом  $S_3S_4$  было опылено смесью пыльцы, содержащей в равных количествах пыльцевые зерна, имеющие следующие аллели:  $S_1, S_2, S_3, S_4$ . Получили 100 растений.

1. Какой процент пыльцевых зерен может обеспечить оплодотворение?

2. Сколько разных генотипов могут иметь растения, полученные в результате такого опыления?

3. Сколько растений из 100, полученных при таком опылении, будут иметь генотип  $S_1S_4$ ?

8. У ячменя озимость - яровость (тип развития) детерминруется серией аллелей локуса sh. При этом аллель sh детерминирует озимый тип развития,  $sh_2$  — яровой является доминантным по отношению к аллелю  $sh_1$  контролирующему полуозимый тип развития. В свою очередь аллель sh доминирует над аллелем  $sh_2$ . Скрещивали озимые растения, имеющие генотип shsh, с яровыми растениями, имеющими генотип  $sh_2 sh_1$ .

1. Сколько разных генотипов может быть при таком скрещивании?

2. Сколько разных фенотипов может быть при таком скрещивании?

9. У томата окраска мякоти плода детерминруется серией аллелей гена R. Аллель R обуславливает красную окраску мякоти плода, r — желтую, r-2 — желтовато-красную, ru — красноватую. Аллели наследуются по типу ступенчатого доминирования:  $R > ru > r-2 > r$ .

Скрещивали гетерозиготные растения  $Rr \times r-2$ , получили 50 потомков.

1. Сколько разных генотипов могли иметь потомки?

2. Сколько разных фенотипов могли иметь потомки?

3. Сколько потомков могли иметь красную окраску мякоти?

10. У томата в локусе  $d^+$  (длинное плечо второй хромосомы) известна серия множественных аллелей, детерминирующих высоту растений. Аллель  $d^+$  детерминирует нормальную высоту,  $d$  — карликовость. Остальные аллели занимают промежуточное положение и условно по степени выраженности высоты их можно расположить в таком порядке, который соответствует и степени их доминирования  $d^+ > d^{xx} > d^x > d^{py} > d$ . Скрещивали гетерозиготные растения  $d^+d \times d^x d^{py}$  и получили 56 растений.

1. Сколько разных генотипов могли иметь потомки от этого скрещивания?

2. Сколько разных фенотипов могли иметь потомки от этого скрещивания?

3. Сколько растений могли иметь нормальную высоту?

11. У кроликов окраска меха обуславливается серией множественных аллелей гена  $C$ , детерминирующего дикую серую окраску агути. Аллель шиншилловой окраски  $c^{ch}$  рецессивен по отношению к аллелю  $C$ , но доминантен по отношению к аллелю гималайской окраски  $c^h$ , который, в свою очередь, доминантен по отношению к аллелю  $c$ , детерминирующему белую окраску меха. При скрещивании гетерозиготных особей  $Cc^{ch} \times c^h c$  получили 36 потомков.

1. Сколько разных генотипов имели потомки?

2. Сколько разных фенотипов имели потомки?

3. Сколько потомков имели окраску меха агути?

12. У кроликов окраска меха обуславливается серией множественных аллелей гена  $C$ , детерминирующего дикую окраску агути (серую). Аллель  $c^{ch}$  детерминирует шиншилловую окраску, является рецессивным по отношению к аллелю  $C$  и доминантным по отношению к аллелю  $c^h$ , контролирующему гималайскую окраску меха, и аллелю  $c$ , обуславливающему белую окраску. Аллель  $c^h$ , в свою очередь, доминантен по отношению к аллелю  $c$ . При скрещивании гетерозиготных доминантных особей  $c^{ch} c \times c^h c$  получили 48 потомков.

1. Сколько разных генотипов могут иметь потомки?

2. Сколько разных фенотипов могут иметь потомки?

3. Сколько потомков могут иметь белую окраску меха?

13. У трех детей в семье группы крови А, В, О. Какие группы крови могут быть у их родителей?

14. Если у некоторых растений есть серия из 30 аллелей, определяющих их самостерильность, то как много различных генотипов растений теоретически возможно в популяции?

15. У табака описано около 30 аллелей самостерильности гена *S*. При этом пыльцевое зерно, имеющее такой же аллель, как в рыльце пестика, на нем не прорастает или же рост пыльцевой трубки сильно замедляется, так что пыльцевая трубка не достигает зародышевого мешка. Скрещиваются два растения с генотипами  $S_1S_2$  и  $S_3S_4$  между собой. Насколько велика вероятность попадания пыльцы на рыльце пестика, имеющего такой же аллель, при свободном переопылении полученного потомства?

## **Тема 2. Изучение постоянных препаратов по хромосомным перестройкам и мутациям мухи дрозофилы**

I. Просмотреть с помощью микроскопа препараты политенных хромосом, с абберациями типа: делеций, инвентирования участка хромосом, транслокации, найти конъюгацию между нормальной хромосомой и хромосомой с делецией, с транслокацией, инверсией. Сделать рисунки с указанием схем условного расположения генов.

II. Просмотреть препараты мухи дрозофилы с различными типами морфологических мутаций: по окраске глаз, окраске тела, характеру крыльев. Сделать рисунки. Сделать выводы о типах мутаций и аббераций в хромосомах мухи дрозофилы.

III. Решите задачи:

1. Красноглазая самка дрозофилы с вырезкой на крыле при скрещивании с белоглазым нормальнокрылым самцом дает потомство, состоящее из белоглазых с вырезкой на крыльях самок и красноглазых нормальнокрылых самок и самцов. Каково будет потомство от скрещивания белоглазых с вырезкой на крыльях самок из  $F_1$  с красноглазым самцом?

2. Цитологическое исследование мейоза у некоторых растений кукурузы показало, что хромосомы  $IV$  и  $V$  образуют кольцо в центре клетки. Чем можно объяснить такую необычную конъюгацию хромосом?

3. При скрещивании самки дрозофилы с мозаичными глазами (светлые пятна) с белоглазым самцом в потомстве получены самки с мозаичными и белыми глазами, красноглазые и белоглазые самцы. Определите характер наследования.

6. В одной из хромосом сперматозоида человека есть нехватка. Индивид, получивший эту хромосому, становится аномальным. Какие типы потомков и в какой пропорции может произвести данный индивид?

7. Ребенок с синдромом Дауна имеет 47 хромосом вместо 46, постоянно обнаруживаемых при этой болезни (лишняя хромосома №21). Исследование кариотипа показало, что одна из его хромосом №15 длиннее обычной. У матери больного, а также у тетки и у бабушки по материнской линии (с нормальной конституцией) обнаружено 45 хромосом с удлиненной хромосомой №15. Чем можно объяснить наблюдающееся в этой семье явление?

8. Если зигота человека имеет лишнюю хромосому №21, то из нее развивается ребенок с синдромом Дауна; если в зиготе не хватает одной хромосомы №21, то она гибнет (спонтанный аборт). Мать имеет 45 хромосом, так как одна из 21 хромосомы транслоцирована на №15 (это можно изобразить как 15/21), а отец нормальный. Какие по генотипу могут образоваться зиготы у этих родителей и какова их дальнейшая судьба?

9. У кукурузы гены во второй хромосоме расположены в следующем порядке: ген, определяющий белую обертку, затем - определяющий блестящие листья, потом - опушенность, перикарп шоколадного цвета. В одной из линий было найдено, что порядок генов иной: белая обертка, опушенность, блестящее листья и шоколадного цвета перикарп. Чем это можно объяснить? Как будет идти конъюгация хромосом у гибридов между такими линиями?

10. В облученной рентгеном культуре лейкоцитов периферической крови человека наблюдаются дицентрические хромосомы и ацентрические фрагменты. Как можно представить их происхождение?

11. Скрещиваются дрозофилы с резко закрученными вверх крыльями и укороченными щетинками между собой. При проверке потомства, получившегося в результате этого скрещивания обнаружено расщепление в соотношении 4 закрученные укороченные : 2 закрученные : 2 укороченные : 1 нормальные. Дай генетическое объяснение полученным результатам.

#### Материалы и оборудование.

Микроскопы, препараты.



### Тема 3. Решение задач на полиплоидию

*Полиплоидия* представляет собой геномную мутацию, связанную с изменением числа хромосом в клетках организма. Различают: эуплоидию, анеуплоидию, аллополиплоидию.

*Эуплоидия* – истинная полиплоидия или автополиплоидия, представляет собой кратное увеличение числа хромосом по отношению к гаплоидному набору.

К эуплоидии относится также аллополиплоидия. Аллополиплоиды – это растения, в ядрах клеток, которых объединены наборы хромосом различных видов, родов и возникают при отдаленной гибридизации, например, гибриды между редькой *Raphanus sativus* ( $2n - 18$ ) с капустой *Brassica oleraceae* ( $2n - 18$ ); между мягкой пшеницей *Triticum aestivum* ( $2n - 14$ ) и рожью *Secale cereale* ( $2n - 14$ ) и т.д.

Аллополиплоиды имеют нормальное развитие, с признаками исходных родителей, но как правило, стерильны из-за нарушений в конъюгации хромосом. Восстановить плодовитость аллополиплоидов позволяет полиплоидизация. Так, получены 36 хромосомные редично-капустные гибриды, 56-хромосомные пшенично-ржаные гибриды и т.д.

*Гетероплоиды или анеуплоиды* – это растения, у которых изменилось число хромосом кратно гаплоидному. Возникают анеуплоиды в результате нарушения в расхождении хромосом к полюсам в анафазе мейоза или митоза, образуются гаметы с набором хромосом ( $n-1$ ) и ( $n+1$ ), при слиянии таких гамет образуются зиготы с числом хромосом ( $2n-1$ ) их называют моносомики, ( $2n-2$ ) – нулисомики, ( $2n+1$ ) – трисомики, ( $2n+2$ ) – тетрасомики, т.е. происходит утеря или добавление отдельных хромосом. Анеуплоиды отличаются меньшей жизнеспособностью, чем диплоиды и представляют слепую ветвь эволюции. Однако, генетики используют анеуплоиды для геномного или моносомного анализа, который позволяет установить в какой хромосоме локализован ген обуславливающий изучаемый признак.

*Автополиплоиды.* В зависимости от того во сколько раз увеличено число хромосом различают  $2n$  – диплоиды,  $3n$  – триплоиды,  $4n$  – тетраплоиды,  $5n$  – пентаплоиды,  $6n$  – гексаплоиды и т.д. У полиплоидов в связи с увеличением числа хромосом увеличивается ядро, клетка, органы растений, изменяются физиологические процессы, возрастает энергия жизнедеятельности, повышается изменчивость.

Полиплоидия очень широко распространена в природе, более половины видов покрытосеменных растений представлены полиплоидами.

Многие виды растений в пределах рода образуют полиплоидные ряды – это совокупность видов с кратным увеличением числа хромосом по отношению к основному числу, которое обозначается символом « $x$ ». Основное число – это гаплоидный набор хромосом вида, в полиплоидном ря-

ду с наименьшим количеством хромосом. Так, полиплоидный ряд рода земляники представлен: земляника лесная (*Fragaria vesca*) –  $2n - 14$ , земляника восточная (*F. orientalis*) –  $2n-28$ , клубника (*F. elatior*) –  $2n-42$ , земляника крупноплодная (*F. ananassa*) –  $2n-56$ .

Основное число полиплоидного ряда земляники равно 7. Пloidность каждого вида определяется делением диплоидного набора хромосом вида на основное число. Так лесная земляника –  $(14:7)$  – диплоидная, восточная  $(28:7)$  – тетраплоидная, клубника  $(42:7)$  – гексаплоидная и ананасная  $(56:7)$  – октаплоидная.

Полиплоиды разделяются на сбалансированные, т.е. имеют четный набор хромосом:  $2n, 4n, 6n, 8n$  и т.д. и несбалансированные с нечетным набором хромосом:  $3n, 5n, 7n$  и т.д. Полиплоиды с нечетным набором хромосом имеют пониженную плодовитость – фертильность, что обусловлено нарушением в конъюгации хромосом в мейозе и образованием гамет с несбалансированным числом. Так, триплоид  $AAa$  образует четыре типа гамет:  $AA, A, Aa$  и  $a$ , а количество гамет будет 6:  $AA, 2A, 2Aa$  и  $a$ . Например, при скрещивании триплоида  $Aaa$  с диплоидом  $Aa$ , образуются следующие генотипы. Составим решетку Пеннета:

	♂		
		A	a
♀			
A		AA	Aa
2Aa		2AAa	2Aaa
2a		2Aa	2aa
aa		Aaa	aaa

Расщепление по генотипу будет:  $1AA : 2AAa : 3Aaa : 1aaa : 2aa$ , по фенотипу  $9A : 3a$  или  $3A : 1a$ .

Гетерозиготы тетраплоидов могут дать 16 типов гамет, но жизнеспособными будут только 6 типов с диплоидным набором хромосом. В зависимости от количества доминантных генов в генотипе тетраплоиды имеют определенное название: если четыре доминантных аллеля ( $AAAA$ ) – квадруплекс, с тремя доминантами ( $AAAa$ ) – триплекс, с двумя ( $AAaa$ ) – дуплекс, одним ( $Aaaa$ ) – симплекс, а если все аллели в рецессиве ( $aaaa$ ) – нуллиплекс.

Например: скрещивались гомозиготы тетраплоида с доминантным признаком красной окраски  $AAAA$  с гомозиготой по рецессивному гену белой окраски, в первом поколении все потомки гетерозиготны и красной окраски при некумулятивном действии гена. Во втором поколении расщепление составит  $35:1$ .

Составим решетку Пеннета и выпишем типы гамет:

♂	AA	4Aa	aa
♀	AA	4AAAa	AAaa
4Aa	4AAAa	16AAaa	4Aaaa
aa	AAaa	4Aaaa	aaaa

Расщепление в  $F_2$  по фенотипу 35 красных : 1 белых; по генотипу 1AAAA : 8AAAa : 18AAaa : 8Aaaa : 1aaaa.

### Задание

1. Определить, какие типы гамет образуют тетраплоиды: а) AAAa; б) Aaaa; в) AAaa.
2. Топинамбур (*Helianthus tuberosus*) - гексаплоидный вид ( $2n = 102$ ). Определить гаплоидное ( $n$ ) и основное ( $x$ ) числа хромосом.
3. У культурной сливы (*Prunus domestica*), являющейся гексаплоидным видом, основное число хромосом  $x = 8$ . Определить гаплоидное число  $n$ , пользуясь знаками  $x$  и  $n$ , обозначить диплоидное число хромосом этого вида.
4. У пшеницы основное число хромосом  $x = 7$ , а гаплоидное число  $n$  в 2 раза меньше диплоидного. Обозначить, пользуясь знаками  $x$  и  $n$ , диплоидное число хромосом пшеницы: а) мягкой (*Triticum aestivum*) –  $n = 21$ ; б) твердой (*T. durum*) -  $n = 14$ ; в) однозернянки (*T. monococcum*) –  $n = 7$ .
5. Виды щавеля (*Rumex*) составляют полиплоидный ряд с основным числом  $x$ , равным 10. Пользуясь знаками  $x$  и  $n$ , обозначить диплоидное число: а) диплоидного; б) тетраплоидного; в) гексаплоидного; г) октаплоидного видов.
6. У свеклы диплоидное число хромосом  $2n = 18$ . Обозначить, пользуясь основным числом  $x$ : а) триплоидные; б) тетраплоидные; в) пентаплоидные; г) гексаплоидные формы.
7. Красноцветковое растение – трисомик при опылении дало около 2/3 красноцветковых и 1/3 белоцветковых потомков. Определите генотип этого растения, если пыльца с лишней хромосомой в оплодотворении не участвует?

8. Тетраплоидное растение ржи нормального роста при скрещивании с тетраплоидным карликовым дало в потомстве 20 растений, из них 3 карликовых. Каковы генотипы родительских растений?

9. У ячменя имеется четко выраженный сортовой признак — характер опушения цветоножки: длинными или короткими волосками. Доминантный аллель *S* детерминирует опушение цветоножки длинными волосками, его рецессивный аллель *s* - короткими. Скрещивали между собой тетраплоидные дуплексные по данному гену растения, имеющие цветоножки, опушенные длинными волосками. В потомстве получили 56 растений.

1. Сколько типов гамет может образовать родительское растение?

2. Сколько триплексных растений по данному гену могло быть в потомстве?

3. Сколько растений могли иметь цветоножки, опушенные длинными волосками?

4. Чему равно основное число хромосом полиплоидного ряда риса?

5. Сколько хромосом ржи могут содержать гексаплоидные тритикале?

10. Скрещивали два тетраплоидных растения дурмана с пурпурными цветками. В первом поколении получили 530 растений с пурпурными и 140 – с белыми цветками.

1. Определите генотип родителей.

2. Сколько разных генотипов может быть в первом поколении?

3. Определите расщепление по фенотипу.

11. У клевера красная розовая окраска венчика детерминируется доминантным геном *P*, рецессивный аллель *p* обуславливает белую окраску венчика. Скрещивали тетраплоидное квадриплексное растение, имеющее розовую окраску венчика, с нуллиплексным, имеющим белую окраску. В  $F_1$  получили 110 растений, в  $F_2$  - 1288.

1. Сколько разных типов гамет может образовать растение  $F_1$ ?

2. Сколько разных типов гамет может образовать триплексное растение  $F_2$ ?

3. Сколько разных генотипов могли иметь растения  $F_2$ ?

12. У кукурузы ген *C* детерминирует образование окрашенного алейрона. Его рецессивный аллель *c* обуславливает отсутствие окраски алейрона. Самоопыляли тетраплоидные дуплексные растения кукурузы, в потомстве получили 1108 гибридов.

1. Сколько разных типов гамет может образовать родительское растение?

2. Сколько гибридных растений могут дать нерасщепляющееся потомство?

3. Сколько растений могут иметь неокрашенный алейрон?

13. У кукурузы нормальная зеленая окраска листьев детерминируется геном  $F_1$  рецессивный аллель данного гена обуславливает развитие белых полос на листьях и обертках початка. При скрещивании тетраплоидных триплексных растений с симплексными получили 136 гибридов.

1. Сколько типов гамет может образовать симплексное растение?
2. Сколько разных генотипов могут иметь гибридные растения?
3. Сколько гибридных растений могут иметь полосы на листьях?

14. У кукурузы ген  $R_p$  детерминирует устойчивость к головне, а его рецессивный аллель  $r_p$  — восприимчивость. Скрещивали квадриплексное тетраплоидное растение, устойчивое к головне, с нуллиплексным поражаемым растением. В  $F_1$  получили 40 гибридов, в  $F_2$  - 576.

1. Сколько разных типов гамет может образовать растение  $F_1$ ?
2. Сколько разных генотипов могут иметь растения  $F_2$ ?
3. Сколько хромосом содержит тетраплоидное симплексное растение кукурузы?

15. У ржи сорта Чулпан доминантный ген  $Hl$  контролирует короткостебельность, а его рецессивный аллель  $hl$  длинностебельность. Скрещивали между собой короткостебельные тетраплоидные растения, имеющие генотипы  $HlHlhlhl$ , и получили 288 гибридов.

1. Сколько разных типов гамет может образовать родительское растение?
2. Сколько разных генотипов могут иметь гибридные растения?
3. Сколько гибридных растений могут иметь короткий стебель и при сеетринском размножении дать нерасщепляющееся потомство?

16. У мутанта ржи ЕМ-1 (Малышок) короткостебельность детерминируется доминантным аллелем  $Hl$ , рецессивный аллель данного гена  $hl$  обуславливает высокорослость. Скрещивали между собой тетраплоидные растения, одно из которых было триплексом, а другое - симплексом, и получили 148 гибридов.

1. Сколько типов гамет может образовать тетраплоидное триплексное растение?
2. Сколько разных генотипов могут иметь гибриды, полученные при таком скрещивании?
3. Сколько гибридных растений могут иметь короткий стебель?

17. У ржи ломкость соломины детерминируется рецессивным аллелем

b, доминантный аллель данного гена В обуславливает развитие нормальной (неломкой) соломины. Скрещивали дуплексное тетраплоидное растение с тетраплоидом, имеющее ломкую соломину, и получили 140 гибридов.

1. Сколько разных типов гамет может образовать дуплексное тетраплоидное растение ржи?

2. Сколько разных генотипов могут иметь гибридные растения, полученные при таком скрещивании?

3. Сколько гибридных растений могут иметь ломкую соломину?

18. Красноплодное тетраплоидное растение томата при самоопылении дало 9 растений с красными плодами и 3 – с желтыми.

1. Сколько типов гамет может образовать триплексное растение?

2. Определите генотип тетраплоидного растения.

3. Какие типы гамет образует родительское растение?

4. Определите генотипы потомства.

#### Тема 4. Решение задач на гетерозис

При половом размножении различают: инбридинг и аутобридинг. *Инбридинг* – близкородственное разведение у животных. У растений применяется понятие *инцухт* – это принудительное самоопыление перекрестно-опыляющихся растений. *Аутобридинг* – это неродственное разведение у животных и перекрестное опыление у растений. При инбридинге с каждым поколением возрастает количество гомозигот с частотой (согласно формулы Райта)  $F = 1 - (\frac{1}{2})^n$ , где «n» - число инбредных поколений. Частота гетерозигот убывает с каждым поколением на  $\frac{1}{2}$  и соответствует  $(\frac{1}{2})^n$ . За счет возрастания гомозиготности по рецессивным генам в инбредном потомстве наблюдается снижение жизнеспособности, продуктивности, т.е. наблюдается явление депрессии. Снижение продуктивности продолжается до 5-8 поколений в зависимости от вида растений, затем происходит стабильность. Явление, при котором не происходит дальнейшее снижение продуктивности, жизнеспособности инбредного потомства получило название *инбредного минимума*.

К этому времени инбредное потомство становится гомозиготным. Потомство таких гомозиготных растений называют чистой линией и обозначается знаком «I». При скрещивании таких линий между собой происходит образование гетерозигот, которое приводит к увеличению жизнеспособности, продуктивности в потомстве.

Явление увеличения мощности, продуктивности гибридов первого поколения по сравнению с родительскими формами получило название

*гетерозиса*. Впервые гетерозисные гибриды были получены немецким ботаником Кельрейтером во второй половине XVIII века. Однако, понятие гетерозис было предложено в 1914г. Шеллом. Изучение причин гетерозиса позволило установить, что эффект гетерозиса в основном обусловлен гетерозиготным генотипом потомства  $F_1$ .

Различают (Густавсон, 1951) три типа гетерозиса: *репродуктивный* – увеличение количества генеративных органов, числа, величины плодов, семян; *соматический* – связан с мощностью развития вегетативных органов растений; *адаптивный гетерозис* или *приспособленный* – т.е. повышенная засухоустойчивость, зимостойкость, лучшая приспособленность к неблагоприятным факторам среды. Однако, одновременно все типы гетерозиса не проявляются, можно наблюдать высокий гетерозис в развитии одного какого-то признака и отсутствие гетерозиса другого. В настоящее время гетерозис нашел широкое применение в производстве. Гетерозисные гибриды широко используются у томата, огурца, капусты, подсолнечники, сахарной свеклы и т.д.

В зависимости от исходных форм различают межсортовой гетерозис, когда скрещиваются два различных сорта ( $A \times B$ ), сортолинейный ( $A \times I$ ), межлинейные гибриды, когда скрещиваются линии ( $I_1 \times I_2$ ); двойные межлинейные ( $I_1 \times I_2$ )  $\times$  ( $I_3 \times I_4$ ). Возможности применения гетерозиса определяются ежегодным производством гибридных семян.

При производстве гибридных семян большое значение имеет применение линий или сортов с ЦМС, что позволяет значительно снизить затраты на производство гибридных семян, т.к. исключается необходимость ручного удаления мужских элементов цветка (кастрации цветков).

Гетерозис проявляется только в первом поколении, во втором поколении происходит расщепление гибридов  $F_1$ , что приводит к снижению гетерозисного эффекта.

Снижение урожайности гетерозисных гибридов во втором поколении можно рассчитать по формуле:

$$F_2 = F_1 - (F_1 - P)/n,$$

где  $P$  – средняя урожайность родительских форм, линий,

$F_1$  – фактическая урожайность гибридов первого поколения,

$n$  – число линий.

В генетических исследованиях большое внимание уделяют оценке степени и характера проявления гетерозиса у гибридов  $F_1$ . По элементам продуктивности устанавливаются степень проявления гетерозиса.

Различают истинный гетерозис  $\Gamma$  ист – способность растений  $F_1$  превосходить по конкретному признаку или их комплексу лучшую из родительских форм. Его определяют в процентах по формуле:

$$\Gamma_{\text{ист}} = (F_1 - P_{\text{лучший}})/100\%,$$

где P - показатель лучшей родительской формы.

Гипотетический (средний) гетерозис определяется в процентах по отношению к средней выраженности данного признака у родительских форм ( $P_{\text{ср}}$ ) и вычисляется по формуле:

$$\Gamma_{\text{гип}} = (F_1 - P_{\text{ср}}) P_{\text{ср}} \times 100\%,$$

$P_{\text{ср}}$  – средний показатель по родительским формам.

Конкурсный гетерозис позволяет судить о практической ценности данной гибридной комбинации и показывает, насколько процентов гибриды  $F_1$  превосходят лучший районированный сорт или гибрид.

$$F_{\text{кон}} = (F_1 - K) / K \times 100\%,$$

K – показатель изучаемого признака у лучшего районированного сорта или гибрида.

При оценке степени проявления гетерозиса большое значение имеет изучение степени наследования изучаемого количественного признака. Степень наследования определяют по коэффициенту доминирования.

Коэффициент доминирования характеризует степень фенотипического проявления одного или нескольких доминантных генов, детерминирующих развитие данного количественного признака и показывает, во сколько раз величина признака у гибридов первого поколения превышает среднее его значение у растений родительских форм и чем обусловлено проявление гетерозиса.

Различают:

1. Сверхдоминирование родительской формы с меньшей величиной признака: H меньше – 1 ( $H < -1$ ).
2. Полное доминирование родительской формы с меньшей величиной признака: H равно – 1 ( $H = -1$ ).
3. Неполное доминирование родительской формы с меньшей величиной признака: H больше – 1, но меньше 0 ( $-1 < H < 0$ ).
4. Промежуточный характер наследования: H равно нулю ( $H = 0$ ).
5. Неполное доминирование родительской формы с большей величиной признака: H равно + 1 ( $H = +1$ ).
6. Полное доминирование родительской формы с большей величиной признака: H равно +1 ( $H = +1$ ).
7. Сверхдоминирование – гетерозис: H больше +1 ( $H > +1$ ).

Для получения гибридных семян используют, как отмечалось выше, чистые линии, но предварительно определяют их общую и специфическую комбинационную способность. При ОКС все линии



скрещиваются с одной лучшей линией «тестером». СКС выявляется при диаллельных скрещиваниях.

Количество гибридов в диаллельных скрещиваниях, производимых для определения специфической комбинационной способности, находят по формуле:

$$K = n(n-1) : 2$$

где  $K$ — количество получаемых гибридов (без реципрочных скрещиваний);

$n$  - число анализируемых линий.

### Задание

1. Определить количество простых межлинейных гибридов, получаемых для оценки специфической комбинационной способности: а) 50 самоопыленных линий; б) 36 самоопыленных линий; в) 15 самоопыленных линий во всех реципрочных скрещиваниях.

2. Урожайность самоопыленных линий, входящих в состав двойного межлинейного гибрида, составляет 14, 13, 10 и 15ц с 1га, а урожай первого поколения этого гибрида равен 53ц с 1га. Определить, насколько снизится урожай у этого гибрида после первого пересева семян первого поколения.

3. Двойной межлинейный гибрид, давший в первом поколении урожай 60 ц с 1га, получен от скрещивания четырех самоопыленных линий, средняя урожайность которых 16 ц с 1га. Определить урожайность этого гибрида во втором поколении.

При инбридинге относительную численность гетерозигот по одной паре аллелей определяют по формуле  $(1/2)^2$ , а численность гомозигот равна  $1 - (1/2)^n$ , где  $n$  – число инбредных поколений.

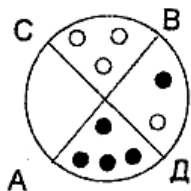
4. В первом поколении гибрида ячменя число гетерозиготных форм по паре аллелей составляет 100%. Определить долю гомозиготных форм в потомстве этого растения после самоопыления в  $F_5$ .

4. Определить число гетерозиготных форм по одной паре аллелей после: а) четырех; б) шести; в) восьми последовательных поколений инбридинга.

## Тема 5. Решение задач на цитоплазматическую мужскую стерильность (ЦМС)

Наследование признаков обусловленных генами, локализованными в органоидах цитоплазмы, получило название нехромосомной или цитоплазматической наследственности. Цитоплазматическая наследственность передается потомству через цитоплазму яйцеклетки, т.к. спермии растений, образовавшиеся при делении генеративного ядра имеют очень мало цитоплазмы.

Наследование признаков идет по материнскому типу, т.к. цитоплазматическая наследственность передается потомству вместе с цитоплазмой материнской формы. Например, если в качестве материнской формы используется зеленолистная форма ночной красавицы, а в качестве отцовской пестролистная, то все потомство зеленолистное. При реципрокном скрещивании, когда материнская форма пестролистная, а отцовская зеленолистная, то в потомстве будут пестролистные, зеленолистные и белые. При этом менделевские расщепления не проявляются. Пестролистность обусловлена наличием белых и зеленых пластид, но в результате митоза возникают клетки, как со смешанными пластидами, так и только с одними зелеными, или одними белыми. В зависимости от того, как пройдет клеточная оболочка, если по линии А-В, то будут образовываться одна дочерняя клетка только с белыми пластидами, другая – с зелеными и белыми.



Если клеточная перегородка пройдет по линии С-Д, то одна клетка будет содержать только зеленые, а другая - смесь белых и зеленых пластид. В дальнейшем, эти клетки будут образовывать зеленые, белые и мазаичные растения. При макро- и микроспорогенезе пластиды попадут в яйцеклетки, а не в пыльцевые зерна, что и будет обуславливать материнскую наследственность. Согласно Джинксу (1964) геном в широком смысле слова или генетический аппарат клетки состоит из генома и плазмона. *Геном* – совокупность хромосом ядра, *плазмон* – это плазмогены пластид, митохондрий и других органоидов цитоплазмы. Молекулы ДНК, содержащиеся в органоидах цитоплазмы, получили название *плазмид*, а гены, локализованные в плаزمиде, называются *плазмогенами*.

В селекционной практике применяется цитоплазматическая наследственность, обуславливающая стерильность пыльцы, которая была названа цитоплазматической мужской стерильностью и обозначена как (ЦМС). Цитоплазматическая стерильность проявляется:

1. Мужские генеративные органы – тычинки не развиваются (у некоторых видов табака).

2. Пыльники в цветках образуются, но пыльца в них нежизнеспособна (у кукурузы).

3. В пыльниках образуется нормальная пыльца, но они не растрескиваются (у некоторых сортов томата).

Мужская стерильность может быть обусловлена генами стерильности ядра, взаимодействием ядерных генов и плазмогенов. Различают: ядерную и цитоплазматическую мужскую стерильность. Гены стерильности *rfrf* рецессивны по отношению к доминантным генам фертильности *RfRf*. При скрещивании стерильных форм с фертильными в  $F_1$  все потомки стерильны, в  $F_2$  наблюдается расщепление по моногенному типу – 3:1.

Цитоплазматическая мужская стерильность детерминирована плазмогенами ЦИТ<sup>S</sup> и проявляется только тогда, когда в генотипе содержатся рецессивные ядерные гены *rfrf*. Генотип стерильного аналога – это потомство растения, обладающего ЦМС, но имеющего все признаки отцовского сорта – опылителя кроме стерильной пыльцы (ЦИТ<sup>S</sup> *rfrf*). Стерильные аналоги создаются в течение 5-8 поколений. В каждом поколении растение, обладающее ЦМС, опыляют пыльцой сорта, для которого создается стерильный аналог, т.е. проводятся насыщающие скрещивания, до тех пор, пока цитоплазма сорта не заменится полностью на стерильную основу.

Такие стерильные аналоги используют для получения гибридных семян в селекции на гетерозис, т.к. это позволяет исключить затраты на удаление мужских элементов цветка при получении гибридных семян.

Плазмогены, обуславливающие фертильную пыльцу обозначают как ЦИТ<sup>N</sup>. Растения, имеющие фертильную пыльцу, несут ядерные доминантные гены *Rf*. Ядерный ген *Rf* не может изменить плазмогены ЦИТ<sup>S</sup> в ЦИТ<sup>N</sup>, но ослабляет их действие и образуется частично фертильная пыльца.

### Задание

1. У кукурузы фертильная пыльца образуется на основе нормальной цитоплазмы (ЦИТ<sup>N</sup>), а наследственная стерильность пыльцы обусловлена наличием стерильной цитоплазмы (ЦИТ<sup>S</sup>). Доминантный, ген *Rf* восстанавливает фертильность, и стерильная цитоплазма проявляет свое действие только в сочетании с рецессивными аллелями этого гена (*rf rf*).

Определить соотношение фертильных и стерильных растений в следующих скрещиваниях:

а) ЦИТ<sup>S</sup>*rfrf* x ЦИТ<sup>S</sup>*RfRf*; б) ЦИТ<sup>S</sup>*RfRf* x ЦИТ<sup>S</sup>*RfRf*; в) ЦИТ<sup>S</sup>*Rfrf* x ЦИТ<sup>N</sup>*Rfrf*; г) ЦИТ<sup>S</sup>*Rfrf* x ЦИТ<sup>N</sup>*Rfrf*.

2. При скрещивании растения со стерильной пылью с растением, у которого нормальная пыльца, получено потомство, состоящее на  $\frac{1}{2}$  из фертильных и на  $\frac{1}{2}$  из стерильных растений. Определить генетическую систему отцовского родителя.

3. При скрещивании растения со стерильной пылью с растением, имеющим стерильную цитоплазму, получено потомство, целиком состоящее из фертильных растений. Определить генетическую систему отцовского родителя.

4. Какие генетические системы отцовской линии будут полностью восстанавливать фертильность стерильной по пыльце линии (ЦИТ<sup>S</sup>rfrf)?

5. Какая генетическая система фертильной отцовской линии будет закреплять стерильность линии ЦИТ<sup>S</sup>rfrf?

6. У пшеницы развитие признака стерильности цитоплазмы находится под контролем двух пар генов. Взаимодействие двух доминантных генов  $Rf_1$  и  $Rf_2$  восстанавливает фертильность, и ЦИТ<sup>S</sup> проявиться не может. Растения с одним доминантным геном ( $Rf_1$  или  $Rf_2$ ) в гетерозиготном или гомозиготном состоянии — полустерильны.

6. Определить характер расщепления по фертильности - стерильности при самоопылении указанных ниже растений:

- а) ЦИТ<sup>S</sup>  $Rf_1 rf_1 rf_2 rf_2$ ;
- б) ЦИТ<sup>S</sup>  $Rf_1 Rf_1 rf_2 rf_2$ ;
- в) ЦИТ<sup>S</sup>  $Rf_1 rf_1 Rf_2 rf_2$ ;
- г) ЦИТ<sup>S</sup>  $Rf_1 Rf_1 Rf_2 rf_2$ ;

## Раздел VII. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ

### Тема 1. Генетическая структура популяций

*Популяция* - это совокупность особей одного вида, заселяющих определенную территорию, свободно скрещивающихся друг с другом и в той или иной степени изолированных от других совокупностей особей данного вида.

Каждая популяция имеет определенный генофонд, генетическую структуру. На структуру популяции оказывают влияние многие факторы: интенсивность отбора, направление отбора, способ размножения, миграции, характер и темп мутационной изменчивости, численность особей, различные виды изоляции, способы размножения. Так, популяции самоопыляющихся и перекрестно - опыляющихся растений существенно различаются.

Допустим, что популяция какого-либо самоопыляющегося растения состоит из двух линий "АА" и "аа" гомозиготных по одной паре аллелей, и отбор по признакам, определяемым этими генами, не действует. Популяция будет сохраняться в исходном отношении, т.е. "АА" и "аа" до тех пор, пока появиться гетерозиготная особь в результате мутации или случайного скрещивания, популяция уже будет представлена тремя генотипами: АА, Аа, аа. Все эти особи самоопыляются: АА, аа при самоопылении будут воспроизводить свои генотипы (АА x АА) → АА, (аа x аа) → аа. Гетерозиготное растение Аа при самоопылении Аа x Аа будет давать как гетерозиготы Аа, так и гомозиготы аа, АА, но количество гетерозигот будет убывать с каждым поколением на 1/2, т.е. относительное число разных генотипов в потомстве одного гетерозиготного по одной аллельной паре растения при полном самоопылении будет определяться по формуле:  $[1 - (1/2)^n]$

$$2 \times \overset{(n-1)}{AA} : 2 \overset{(n-1)}{Aa} : 2 \times \overset{(n-1)}{aa}, \text{ где } n \text{ - число поколений.}$$

Из формулы видно, что с каждым поколением число гомозигот будет возрастать, а число гетерозигот остается неизменным. В конце концов рецессивные мутации переходят в гомозиготное состояние и получают оценку при отборе (т.е. выбраковываются). Таким образом, популяция, размножающаяся самоопылением, существовать не может, и если такая популяция существует, это происходит лишь за счет мутаций и случайных скрещиваний, но, размножаясь самоопылением, будет идти возврат к чистым линиям и отбор уже в такой популяции действовать не будет.

В свободно скрещивающихся популяциях (панмиктических) протекают сложные генетические процессы, подчиняющиеся определенным закономерностям.

Так, Г.Харди и Н.Вайнберг, независимо друг от друга, установили закон, которому подчиняется частота распределения гетерозигот и гомозигот в свободно скрещивающейся популяции, и выразили его в виде алгебраической формулы. Оказалось, что частота членов пары аллельных генов в популяции распределяется в соответствии с коэффициентом разложения бинома-Ньютона  $(p+q)$  и выражает вероятные распределения генотипов в любой свободно скрещивающейся популяции. Но действие этого закона ограничивается идеальной популяцией, т.е. если популяция имеет неограниченно большую численность, все особи свободно скрещиваются, в популяции не действует отбор; прямые и обратные мутации происходят с одинаковой частотой т.е. ими можно пренебречь. Совершенно очевидно, что все эти условия в реально существующих популяциях невыполнимы, но тем не менее этот закон является основой для анализа динамики генетических преобразований, совершающихся в реальных естественных популяциях, где действуют факторы: ограниченности численности популяции, отбор при возникновении мутаций, различные типы изоляции и т.д.

Рассмотрим популяцию по одной паре аллельных генов "А" и "а". Допустим, частота гена «А» будет обозначена величиной Р, гена а-q. Так как каждый ген одной аллельной пары может быть либо А, либо а, их частота составит  $p + q = 1$ . Тогда, если частота гена «А» равна р, то частота гена «а» будет равна  $1 - p = q$ .

Составим решетку Пеннета для скрещивания  $\rightarrow (Aa \times Aa)$  и сделаем обозначения.

	A (p)	A (q)
A (p)	$p^2 AA$	$pqAa$
A (q)	$pqAa$	$q^2 aa$

Формула Харди-Вайнберга приобретает следующий вид:

$$p^2 AA + 2 pqAa + q^2 aa$$

Согласно закону Харди-Вайнберга в свободно скрещивающейся популяции исходное соотношение в потомстве гомозигот (доминантных, рецессивных) и гетерозигот остается постоянным.

Пример. В выборке, состоящей из 84000 растений ржи 210 растений оказалось альбиносами, т.к. у них рецессивные гены гг находятся в гомозиготном состоянии. Определить частоты аллелей R и r и частоту гетерозиготных растений, несущих признак альбинизма.

1. Определяем частоту (q) генотипа гг. Она будет равна  $210:84000=0,0025$ , тогда частота (q) аллеля г  $= \sqrt{0,0025} = 0,05$ . Частота (p) аллеля R  $= 1-q=1-0,05=0,95$ . Частота (2pq) гетерозигот Rr -носителей гена альбинизма  $= 2 \times 0,95 \times 0,05 = 0,095$

Структура популяции растений ржи будет иметь следующее соотношение генотипов:

$$p^2 RR + 2pq Rr + q^2 rr = (0,95)^2 + 2 \times 0,95 \times 0,05 + (0,05)^2$$

### Задание

1. У сорта кукурузы альбиносные растения (гг) встречаются с частотой 0,0025. Вычислить частоту аллелей R и r и частоту генотипов RR и Rr у этого сорта.

2. Вычислить частоту (p) доминантного аллеля и частоту (q) рецессивного аллеля в следующих выборках из популяций:

а) 400 особей CC и 100 особей cc; б) 700 особей AA и 300 особей aa; в) 180 особей MM и 20 особей mm; г) 60 особей NN и 40 особей nn.

3. Популяция состоит из 60 % особей с генотипом MM и 40% - с генотипом mm. Определить в долях единицы частоты генотипов MM, Mm, mm после установления в популяции равновесия в соответствии с законом Харди-Вайнберга.

4. Вычислить частоту генотипов "AA", "Aa" и "aa" (в %), если гомозиготные особи "aa" составляют в популяции 1%.

5. Вычислить частоту (p) аллеля "A" и частоту (q) аллеля "a" в следующих популяциях:

- а) AA=36 %, Aa=48%, aa=16%;
- б) AA=64%, Aa=32%, aa=4%;
- в) AA=49%, Aa=42%, aa=9%.

6. Галактоземия (неспособность усваивать молочный сахар) наследуется по аутосомно-рецессивному типу. Частота больных галактоземией 1:70000. Определите генотипическую структуру популяции.

7. У флоксов белый венчик доминирует над кремовым. При анализе панмиктической популяции флоксов было обнаружено 5% растений с кремовой окраской венчика. Учтено 800 растений.

- 1. Какова частота рецессивной аллели?
- 2. Какова частота доминантного аллеля в данной популяции?
- 3. Сколько растений (%) являются доминантными гомозиготами?
- 4. Определить процент растений с генотипом Aa?

5. Сколько растений имеют белый венчик?

8. У гречихи ярко-красная окраска растения неполно доминирует над зеленой. Гетерозиготы по данным генам имеют розовую окраску. В панмиктической популяции 45 растений было ярко-красных. Учтено 840 растений.

1. Чему равна частота рецессивного аллеля?
2. Чему равна частота доминантного аллеля?
3. Сколько растений являются доминантными гомозиготами (%)?
4. Какой процент растений является гетерозиготами?
5. Сколько розовых растений в панмиксной популяции?

9. У ржи сорта Тулунская зеленозерная при апробации установили, что 36% растений были желтозерными, остальные - зеленозерными. Известно, что у ржи желтая окраска зерновки доминирует над зеленой.

1. Чему равна частота рецессивного аллеля?
2. Чему равна частота доминантного аллеля?
3. Сколько растений являются доминантными гомозиготами (%)?
4. Сколько растений являются рецессивными гомозиготами (%)?
5. Чему равен процент доминантных гомозигот в панмиктической популяции сорта Саратовская крупнозерная, если при апробации установлено, что в посеве содержится 84% желтозерных растений?

10. У клевера красного позднеспелость доминирует над скороспелостью и наследуется моногенно. У сорта Сиворицкий 16 при апробации установлено, что 9% растений являются скороспелыми (имеют число междоузлий меньше семи).

1. Определите частоту рецессивного аллеля.
2. Определите частоту доминантного аллеля.
3. Сколько растений (%) в данной популяции являются доминантными гомозиготами?
4. Сколько растений (%) в данной популяции являются гетерозиготными?
5. При апробации местного стародавнего сорта клевера установлено, что скороспелых растений в нем содержится 0,81%. Определить процент гомозиготных позднеспелых растений.

11. У подсолнечника наличие панцирного слоя в семянке доминирует над отсутствием его и наследуется моногенно. При апробации установлено, что 4% семянков не имеют панцирного слоя.

1. Какова частота рецессивного аллеля в популяции?
2. Какова частота доминантного аллеля в популяции?



3. Сколько семян (%) является доминантными гомозиготами?
4. Сколько семян (%) является гетерозиготами?
5. Сколько гетерозиготных семян (%) будет в другой панмиктической популяции, при апробации которой установлено, что беспанцирных 12,5%?

12. У дикорастущей земляники красная окраска ягод доминирует над розовой. В популяции земляники из 1230 растений 36 имеют розовую окраску ягод.

1. Сколько растений (%) имеют рецессивный признак?
2. Какова частота рецессивного аллеля в данной панмиктической популяции?
3. Какова частота доминантного аллеля в популяции?
4. Сколько растений являются доминантными гомозиготами?
5. Сколько растений являются гетерозиготами?

13. У кукурузы ген А обуславливает развитие окрашенного алейрона, ген а - неокрашенного. В исходной популяции содержится 1% особей с рецессивными признаками.

1. Чему равна частота рецессивного аллеля?
2. Чему равна частота доминантного аллеля?
3. Определите процент доминантных гомозигот в популяции?
4. Сколько растений (%) являются гетерозиготными?
5. Сколько растений другой панмиктической популяции будут гетерозиготными, если при апробации было установлено, что в ней содержится 4% особей с рецессивными признаками?

14. Популяция состоит из 70% особей с генотипом АА и 30% - с генотипом аа.

1. Определить частоту генотипа АА в  $F_1$ .
2. Какова частота доминантного аллеля?
3. Какова частота рецессивного аллеля?
4. Какова частота гетерозиготного генотипа?
5. Сколько гомозиготных рецессивных особей в  $F_2$ ?

15. У ржи опушение соломины под колосом доминирует над отсутствием опушения и наследуется моногенно. В популяции ржи сорта Вятка при анализе апробационного снопа обнаружено четыре растения из 500, у которых отсутствовало опушение под колосом.

1. Сколько растений (%) в данной панмиктической популяции являются рецессивными гомозиготами?
2. Какова частота рецессивного аллеля в популяции?

3. Какова частота доминантного аллеля в популяции?
4. Сколько доминантных гомозигот в данной популяции?
5. Сколько гетерозиготных растений в данной популяции?

16. У кукурузы крахмалистый эндосперм является доминантным по отношению к восковидному и наследуется 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.

1. Какова частота рецессивного аллеля в популяции?
2. Какова частота доминантного аллеля?
3. Сколько растений (%) будут доминантными гомозиготами?
4. Сколько растений (%) являются гетерозиготами?
5. При анализе семян другой популяции кукурузы обнаружено 25% семян с восковидным эндоспермом. Какой процент гетерозиготных семян содержится в данной популяции?

17. У человека ген «резус положительный» доминантен по отношению к гену «резус отрицательный». В обследованной по этому показателю популяции 1972 человека были резус положительными, а 378 - резус отрицательными.

1. Какова частота рецессивного аллеля?
2. Какова частота доминантного аллеля?
3. Сколько человек (%) являются доминантными гомозиготами?
4. Сколько человек гетерозиготных по этим аллелям?
5. В другой обследованной популяции 91% людей были резус положительными. Какой процент среди них были гетерозиготными по данному гену?

18. У человека отсутствие пигментации кожи, волос и радужной оболочки глаз (альбинизм) обусловлено рецессивным аллелем. Нормальная пигментация – доминантным. В обследованной по этому признаку популяции среди 20 000 людей обнаружено 412 альбиносов.

1. Какой процент людей являются гомозиготными рецессивами по данному гену?
2. Какова частота рецессивного аллеля?
3. Какова частота доминантного аллеля?
4. Сколько человек (%) являются доминантными гомозиготами?
5. Сколько человек гетерозиготны по данному аллелю?

19. У каракульских овец доминантный ген (ширази), обуславливаю-

ший серую окраску меха, в гомозиготном состоянии летален. Рecessивный аллель (араби) обуславливает черную окраску меха. При обследовании отары каракульских овец установлено, что 368 животных имеют черную, а 742 - серую окраску меха.

1. Какой процент животных в данной отаре были доминантными гетерозиготами?
2. Какова частота доминантного аллеля?
3. Какова частота рецессивного аллеля?
4. Какой процент животных является рецессивными гомозиготами?
5. Какова частота рецессивного аллеля в другой отаре каракульских овец, если в ней содержится 21% животных с черной окраской меха?

20. У собак нормальная длина ног является рецессивной по отношению к коротконогости. В популяции беспородных собак было обнаружено 245 коротконогих животных и 24 - с нормальными ногами.

1. Какой процент животных были рецессивными гомозиготами?
2. Какова частота рецессивного аллеля в данной популяции?
3. Какова частота доминантного аллеля в данной популяции?
4. Какой процент животных были доминантными гомозиготами?
5. Какой процент в данной популяции составляли гетерозиготные животные?

## **Тема 2. Генетическая динамика популяций. Вычисление коэффициента отбора**

Динамика популяции выражается в изменении частот разных генотипов в поколениях. Причинами нарушения равновесия в популяции могут быть мутации, отбор, увеличение или уменьшение численности популяций, изоляция их. Генофонд популяции в каждом поколении может пополняться вновь возникающими мутациями. Процесс возникновения мутаций и накопления их в популяциях называется мутационным давлением, которое обуславливает изменение соотношения частот генов, их аллелей и генотипов в поколениях популяции.

Например, мутирование аллеля  $A$  в аллель  $a$  и обратно может нарушить равновесие в популяции, т. е. изменить соотношение генотипов  $AA$ ,  $Aa$  и  $aa$ . Каждая вновь возникшая мутация подвергается действию отбора, т. е. все особи, у которых возникает мутация, снижающая жизнеспособность или плодовитость, могут полностью или частично выпасть из популяции - элиминироваться. Если возникшая мутация доминантна, то все мутанты элиминируются в первом поколении популяции. Если мутация рецессивна, то действию отбора подвергаются только гомозиготные мутан-

ты. В этом случае мутантные рецессивные аллели могут сохраняться в популяции у гетерозиготных особей. Поэтому элиминация рецессивных гомозигот не ведет к исчезновению рецессивных особей в популяции: в каждом последующем поколении рецессивные гомозиготы будут появляться вновь из гетерозигот  $Aa$  в результате их расщепления.

Показатель увеличения или уменьшения частоты соответствующего аллеля в поколениях данной популяции называется *коэффициентом отбора* и обозначается буквой  $S$ . Он может изменяться от  $+1$  до  $-1$  и быть направленным против доминантного или рецессивного аллеля.

Значение  $S = +1 \rightarrow A$  указывает, что все растения, имеющие в своем генотипе аллель  $A$ , дадут потомство и полностью сохранятся в следующем поколении популяции.

Если  $S = -1 \rightarrow A$ , то все растения, имеющие в своем генотипе аллель  $A$ , полностью элиминируются, и в следующем поколении популяции они будут отсутствовать, в популяции не будет содержаться особей с генотипами  $AA$  и  $Aa$ . Чаще всего коэффициент отбора  $S = -1$  бывает направлен против рецессивных гомозигот  $aa$ . Так, коэффициент отбора  $S = -1 \rightarrow aa$  может иметь место, если в популяции возникает хлорофилльная мутация и растения погибают в фазу всходов или возникают стерильные мутанты, у которых вследствие нарушения развития генеративных органов не образуются плоды и семена.

Рецессивные мутации могут сохраняться в популяции и появляться в ряде поколений даже при полной элиминации рецессивных гомозигот, так как рецессивные аллели содержатся в генотипах гетерозиготных особей.

При  $S = -1 \rightarrow (aa)$  частота рецессивных аллелей вычисляется для любого поколения популяции по формуле

$$q_n = q : (1+nq),$$

где  $n$  — поколение, для которого ведется расчет.

Например, частота рецессивного аллеля в популяции пятого поколения рассчитывается следующим образом:

$$q_5 = 0,5 : (1+5 * 0,5) = 0,5 : (1+2,5) = 0,143$$

Зная частоту аллеля  $a$  в данном поколении популяции, пользуясь приведенными внизу таблицы формулами, определяют генетическую структуру популяции. В нашем примере генетическая структура популяции в пятом поколении будет вычисляться следующим образом:

Динамика популяции при полной элиминации рецессивных гомозигот ( $S = -1 \rightarrow aa$ )

Поколение	Частота		Количество особей в популяции с генотипом, %		
	доминантного	Рецессивного	$g^2 aa$	$2pgAa$	$p^2 AA$

	аллеля pA	аллеля qa			
Исходное	0,500	0,500	25,00	50,00	2,500
1-е	0,667	0,333	11,12	44,44	44,44
2-е	0,750	0,250	6,25	37,50	56,25
3-е	0,800	0,200	4,00	32,00	64,00
4-е	0,833	0,167	2,78	27,78	69,44
5-е	0,857	0,143	2,04	24,51	73,44
6-е	0,875	0,125	1,56	21,88	76,56
7-е	0,889	0,111	1,23	19,74	79,03
8-е	0,900	0,100	1,00	18,00	81,00
9-е	0,909	0,091	0,83	16,54	82,63
10-е	0,917	0,083	0,69	15,22	84,09
20-е	0,955	0,045	0,20	8,60	91,20
N	$p^n = 1 - q_n$	$p^n = q : (1 + nq)$	$q^2 n$	$2p_n q_n$	$p^2$

частота доминантного аллеля  $p_5 A = 1 - 0,143 = 0,857$ ;

частота рецессивного генотипа в процентах  $q_5^2 = 0,143^2 \times 100 = 2,04\%$ ;

частота гомозиготного доминантного генотипа в процентах  $q_5^2 = 0,857^2 \times 100 = 73,44\%$ ;

частота гетерозиготного генотипа в процентах  $2p_s q_s = 2 * 0,857 \times 0,143 \times 100 = 24,51\%$ .

Таким образом, зная генетическую структуру исходной популяции при полной элиминации рецессивных гомозигот ( $S = -1 \rightarrow aa$ ), можно определить генетическую структуру любого ее поколения.

### Задание

1. Отобрать пробный сноп на посевах озимой ржи в количестве 500-1000 растений. Внимательно просмотреть каждое растение и установить процент стерильных. Обычно их бывает 10-20 на 1000 или меньше.

Начертить в тетради таблицу, в нее удобно записывать результаты расчетов.

Вычислить генетическую структуру анализируемой популяции, данные записать в таблицу.

Вычислить частоту рецессивного аллеля для первого поколения и, пользуясь вышеприведенными формулами, определить генетическую структуру популяции первого поколения, 2, 3, 4-го и последующих поколений данной популяции. Как видно из таблицы, при полной элиминации рецессивных гомозигот из поколения в поколение увеличивается частота доминантных гомозигот: с 25 % в исходной популяции до 91, 20 % в 20-м

поколении. Частота гетерозигот уменьшается с 50 до 8,6 %, а рецессивных гомозигот - с 25 до 0,2 %,

Задание может выполняться на лабораторно-практических занятиях или во время летней учебной практики на растениях ржи, кукурузы, гречихи, клевера и других перекрестноопыляющихся культур.

2. У озимой ржи гомозиготное состояние рецессивных аллелей  $ff$  обуславливает полную стерильность цветков. Доминантный аллель  $F$  как в гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии обуславливает нормальную фертильность. В исходной популяции частота рецессивного аллеля 0,2.

Определите генетическую динамику данной популяции до четвертого поколения.

1. Чему равен коэффициент отбора  $S$ ?
2. Какова частота доминантного аллеля?
3. Какова частота гетерозиготного генотипа в четвертом поколении?
4. Какова частота доминантного гомозиготного?
5. Какова частота гомозиготного рецессивного генотипа в четвертом поколении?

3. У синегибридной люцерны гомозиготное состояние рецессивных аллелей  $ff$  обуславливает полную стерильность цветков. Частота встречаемости таких растений в панмиктической популяции 5 %. Доминантный аллель  $F$  как в гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии обуславливает нормальную плодовитость цветков.

Определите генетическую динамику данной популяции до пятого поколения.

1. Определите коэффициент отбора  $S$ .
2. Какова частота рецессивного аллеля в данной популяции?
3. Какова частота гомозиготного доминантного генотипа во втором поколении?
4. Какова частота гетерозиготного генотипа в пятом поколении?
5. Какова частота рецессивного аллеля в пятом поколении?

4. Хлорофильная мутация у гречихи обусловлена мутацией доминантного гена  $Al$  в рецессивный  $al$ . Гомозиготные растения (альбиносы) имеют генотип  $alal$  и погибают в фазе проростков, а доминантные гомозиготы и гетерозиготы развиваются нормально. В исходной панмиктической популяции 98 % растений были зелеными, остальные — альбиносы.

Определите генетическую динамику популяции до пятого поколения.

1. Чему равен коэффициент отбора  $S$ ?
2. Какова частота доминантного аллеля в данной популяции?

3. Какова частота гетерозиготного генотипа в третьем поколении?
4. Какова частота рецессивного аллеля в  $F_3$ ?
5. Какова частота доминантного аллеля в  $F_5$ ?

### Тесты самоконтроля

#### Тестирование по первому модулю « Цитоплазматические основы наследственности. Менделизм, неоменделизм»

1. Что такое наследственность
  - 1) передача признаков потомству
  - 2) передача хромосом потомству
  - 3) передача органелл клетки
  
2. Что такое изменчивость
  - 1) различие между потомками одних и тех же родителей
  - 2) различие условий окружающей среды
  - 3) различие по генотипу
  
3. В каких клетках происходит митоз
  - 1) соматических
  - 2) паренхимных
  - 3) генеративных
  
4. Какие клетки образуются в результате митоза
  - 1) диплоидные
  - 2) круглые
  - 3) тетраплоидные
  
5. Чем устраняются аберрации при наблюдении в микроскоп
  - 1) объективами специальной конструкции
  - 2) предметным столиком
  - 3) конденсорами
  
6. Основные типы аберраций
  - 1) нумерические
  - 2) кривизна поля зрения, хроматизм
  - 3) восковые
  
7. Красители, используемые для временных препаратов при изучении деления клеток, спорогенеза
  - 1) кармин

- 2) серноокислый анилин
- 3) гематоксилин

8. Временные препараты готовятся с помощью

- 1) микротомы
- 2) срезание лезвием
- 3) раздавливания

9. Какие окуляры используются в цитологических работах с объективами планапохроматами

- 1) малого увеличения
- 2) компенсационные
- 3) ортоскопические

10. Впервые описал клетку:

- 1) Р. Гук
- 2) М. Шлейден
- 3) А. Левенгук
- 4) Т. Шванн

11. Диплоидный набор хромосом клетки мушки дрозофилы состоит из 8 хромосом; в начале профазы II мейоза каждая клетка будет содержать хромосом:

- 1) 4
- 2) 8
- 3) 16
- 4) 32

12. ДНК в неделящемся ядре представлена

- 1) хроматидами
- 2) хромосомами
- 3) хромотофорами
- 4) хроматином

13. Хромосомы в эукариотической клетке

- 1) появляются в пресинтетическом периоде интерфазы
- 2) всегда находятся в ядре
- 3) появляются в синтетическом периоде интерфазы
- 4) появляются в профазу митоза, когда оболочка начинает разрушаться



14. Ядро в клетке растений обнаружил
- 1) А.Левенгук
  - 2) Р.Гук
  - 3) Р.Броун
  - 4) И.Мечников
15. Как проводится окрашивание временных препаратов при изучении митоза
- 1) помещение в краску генциановый фиолетовый
  - 2) помещение в краску гематоксилина
  - 3) помещение в краску ацетокармина и кипячение в течение 3-5 минут.
16. Что происходит в интерфазе
- 1) синтез ДНК
  - 2) синтез ядра
  - 3) синтез хромосом
17. Какая фаза митоза обеспечивает одинаковое распределение наследственного материала между дочерними клетками
- 1) профаза
  - 2) метафаза
  - 3) анафаза
18. В какой фазе образуются две дочерние клетки с диплоидным набором хромосом в митозе
- 1) телофазе
  - 2) анафазе
  - 3) интерфазе
19. Мейоз происходит в клетках
- 1) крови лягушки
  - 2) половых желез крысы
  - 3) камбия тополя
  - 4) эндосперма пшеницы
20. Какие предметные столики у исследовательских микроскопов
- 1) неподвижные
  - 2) подвижные по кругу
  - 3) крестообразно подвижные
21. Бивалентами при мейозе называются
- 1) перетяжки в хромосомах
  - 2) деспирализованные хромосомы
  - 3) расходящиеся половинки хромосом

4) слившиеся гомологичные хромосомы

22. Какой тип освещения у исследовательских микроскопов

- 1) стационарный
- 2) от солнечного света
- 3) от дневного света

23. Функция митоза заключается в:

- 1) создании биологического разнообразия
- 2) сохранении постоянного набора хромосом
- 3) образовании половых клеток

24. В чем заключается правило Кёллера в равенстве:

- 1) нумерических апертур окуляра, объектива
- 2) окуляра, конденсора
- 3) осветителя, конденсора, объектива

25. Нормальная работа рисовальных аппаратов достигается

- 1) при одинаковом освещении объекта и бумаги
- 2) при хорошем освещении объекта
- 3) при хорошем освещении только бумаги и карандаша

26. Когда происходит мейоз

- 1) при образовании половых клеток у животных и спор у растений
- 2) при образовании соматических клеток
- 3) при образовании материнских клеток

27. Где образуются микроспоры

- 1) в пыльниках
- 2) в пестиках
- 3) в тычиночных нитях

28. Какой набор хромосом имеет микро- и мегаспора

- 1) 2n
- 2) 3n
- 3) n

29. Сколько митозов происходит до образования генеративной клетки при микроспорогенезе

- 1) один
- 2) два
- 3) три

30. Какие клетки входят в мужской гаметофит

- 1) вегетативная, генеративная
- 2) вегетативная, два спермия
- 3) генеративные

31. Какой набор хромосом имеют спермии

- 1) 2n
- 2) 3n
- 3) n

32. Какой набор хромосом имеет материнская клетка, из которой образуются мегаспоры

- 1) 2n
- 2) n
- 3) 3n

33. Сколько раз происходит митоз до образования женского гаметофита

- 1) один
- 2) два
- 3) три

34. Какие клетки участвуют в оплодотворении у цветковых растений

- 1) спермий и яйцеклетка
- 2) яйцеклетка, центральная клетка, спермии
- 3) клетки нуцеллуса

35. Что образуется при слиянии спермия и яйцеклетки

- 1) зародыш
- 2) эндосперм
- 3) нуцеллус

36. Что образуется при слиянии спермия с центральной клеткой зародышевого мешка

- 1) зародыш
- 2) эндосперм
- 3) интегументы

37. Митотическое деление клетки завершается

- 1) телофазой
- 2) профазой
- 3) цитокинезом

38. Сколько раз происходит удвоение ДНК при делении мейозом

- 1) два
- 2) один
- 3) три

39. В какой фазе мейоза происходит уменьшение количества хромосом в 2 раза

- 1) метафаза II
- 2) анафаза I
- 3) анафаза II

40. При каком делении и в какой фазе мейоза происходит уменьшение количества ДНК в 2 раза при том же количестве хромосом

- 1) профазы I
- 2) анафаза II
- 3) анафаза I

41. Сколько клеток, и с каким набором хромосом образуется в результате первого (редукционного) деления мейоза

- 1) четыре (2n)
- 2) две (2n)
- 3) две (n)

42. С чего начинается развитие зародыша

- 1) с образования зиготы
- 2) с деления зиготы митозом
- 3) с деления эндосперма

43. Что такое ксении 1 порядка

- 1) влияние отцовского растения на материнское
- 2) влияние пыльцы и её содержимого на эндосперм материнского растения
- 3) влияние отцовского растения на околоплодник материнского растения

44. Что такое апомиксис

- 1) самоопыление
- 2) вегетативное размножение
- 3) бесполое размножение

45. Что такое избирательность оплодотворения

- 1) опыление смесями пыльцы
- 2) участие в оплодотворении только одного пыльцевого зерна
- 3) попадание на рыльце пестика большого количества пыльцы

46. Из скольких мегаспор идет образование зародышевого мешка у покрытосеменных

- 1) из одной
- 2) из двух
- 3) из четырех

47. Сколько мегаспор и с каким набором хромосом образуется при делении материнской клетки.

- 1) 3; (п)
- 2) 4; (2п)
- 3) 4; (п)

48. Когда происходит перекрест хромосом в профазе 1 мейоза

- 1) в зиготе
- 2) в пахите
- 3) в дипломете

49. С помощью чего готовятся срезы для приготовления постоянных препаратов

- 1) лезвия
- 2) микротома
- 3) бритвы

50. Типы объективов по использованию

- 1) сухие и мокрые
- 2) компенсационные и ортоскопические
- 3) ахроматы и апохроматы

51. Кто впервые в своих исследованиях использовал метод гибри-  
дологического анализа:

- 1) И.В. Мичурин
- 2) Г. Мендель
- 3) Т. Морган

52. Укажите генотип:

- 1) А, а



2)

3) AaBb

53. Какое расщепление по фенотипу наблюдается в  $F_2$  при полном доминировании:

1) 3:1

2) 1:2:1

3) 1:1

54. При дигибридном скрещивании родительские пары различаются:

1) по 3 признакам

2) по 1 признаку

3) по 2 признакам

55. Явление, при котором неаллельные гены отдельно не проявляют своего действия; а если встречаются в одном генотипе, то обуславливают проявление нового признака, называют:

1) плейотропией

2) эпистазом

3) комплементарностью

56. Сколько типов гамет дает дигетерозигота AaBb:

1) 8

2) 2

3) 4

57. Типы взаимодействия генов:

1) парное, непарное

2) аллельное, межаллельное

3) межаллельное

58. Что такое фенотип:

1) факторы окружающей среды

2) совокупность генов

3) совокупность внешних признаков

59. Примером аллельного взаимодействия генов служит:

1) неполное доминирование

2) эпистаз

3) сверхдоминирование

60. Характер расщепления при комплементарном наследовании:

- 1) 3:1
- 2) 9:3:3:1
- 3) 9:6:1

61. Объектом опытов Менделя служили:

- 1) мушка дрозофила
- 2) горох
- 3) яблоня

62. Если признак появляется в фенотипе только при дополнительном действии одного гена другим, такое взаимодействие гена называется:

- 1) комплементарностью
- 2) плейотропией
- 3) эпистазом

63. Г. Мендель впервые сформулировал:

- 1) хромосомную теорию
- 2) теорию мутаций
- 3) закон о дискретной природе наследственности

64. Определите вероятность появления белых цветов у ночной красавицы при скрещивании растений с розовыми цветками, если наследование розовой окраски носит промежуточный характер:

- 1)  $1/2$
- 2)  $1/4$
- 3)  $3/4$

65. При получении единообразия гибридов  $F_1$  родительские пары при скрещиваниях по генотипу должны быть:

- 1) гомозиготами
- 2) гетерозиготами
- 3) не имеет значения

66. Сколько типов гамет дает генотип  $AaBbCc$

- 1) 8
- 2) 4
- 3) 3

67. Определите вероятность рождения резус-положительных детей

при браке рецессивных гомозигот, если аллельный ген, определяющий наличие в крови резус-фактора, доминантный

- 1) 1
- 2) 1/2
- 3) 1/4
- 4) 3/4

68. При эпистазе доминантный ген А, подавляющий действие рецессивного гена В, является:

- 1) эпигеномом
- 2) гипостатическим геном
- 3) эпистатическим геном

69. Типы межаллельного взаимодействия генов:

- 1) неполное доминирование, сверхдоминирование, кодоминирование
- 2) эпистаз, полимерия, комплементарность, плейотропия
- 3) модификации, мутации

70. Определить какой генотип обуславливает черную окраску шерсти мышей если ген А - черная окраска, ген В – серая, в рецессиве оба гена «ав» – белая, А>В

- 1) аавв
- 2) АаВв
- 3) ааВВ

71. При каком доминировании в F<sub>2</sub> наблюдается совпадение расщепления по генотипу и фенотипу:

- 1) неполном
- 2) полном
- 3) сверхдоминировании

72. В чем заключается ошибочность менделизма:

- 1) факторы наследственности неизменны и независимы от окружающей среды организма;
- 2) не использовались статистические доказательства;
- 3) факторы наследственности делимы и изменчивы

73. Что наблюдается при межаллельном взаимодействии генов:

- 1) расщепление совпадает с менделевским
- 2) наблюдается единообразие
- 3) расщепление не совпадает с менделевским, возникают новообразования



74. Что такое анализирующее скрещивание:

- 1) гибриды  $F_1$  скрещиваются между собой
- 2) гибриды  $F_1$  возвратно скрещиваются с рецессивным родителем
- 3) гибриды  $F_2$  возвратно скрещиваются с любым из родителей

75. На одном из этапов гибридиологического анализа родителей проверяют:

- 1) на гомозиготность
- 2) на гетерозиготность
- 3) на продуктивность

76. Полимерия обуславливает наследование:

- 1) количественных признаков
- 2) качественных признаков
- 3) альтернативных признаков

77. Что такое пенетрантность:

- 1) способность гена проявляться в фенотипе
- 2) степень выражения влияния гена на фенотип
- 3) проявление рецессивного гена

78. Какое расщепление по фенотипу наблюдал Г. Мендель в  $F_2$  при дигибридном скрещивании:

- 1) 9:3:3:1
- 2) 3:1
- 3) 9:7

79. Какое потомство получится при скрещивании комолой гомозиготной коровы (ген комолости В доминирует) с рогатым быком:

- 1) все ВВ
- 2) все Вв
- 3) 50% ВВ и 50% Вв
- 4) 75 % ВВ и 25% Вв

80. Явление, при котором один ген детерминирует развитие и фенотипическое проявление нескольких признаков, называют:

- 1) полимерией
- 2) плейотропией
- 3) независимым наследованием

81. Как называется явление при котором, один доминантный ген А

подавляет действие другого неаллельного доминантного гена В

- 1) полимерия
- 2) комплементарность
- 3) эпистаз

82. Что такое трансгрессия:

- 1) влияние одного гена на несколько признаков;
- 2) захождение признаков у потомков за параметры родителей
- 3) жизнеспособности только у гибридов по сравнению с родителями

83. На чем основано независимое наследование признаков:

- 1) гены находятся в одной хромосоме
- 2) в разных хромосомах
- 3) в одинаковых локусах

84. Что такое множественный аллелизм:

- 1) множественное проявление (выражение) одного гена
- 2) аллельные гены
- 3) доминантные гены

85. Укажите фенотип:

1)



- 2) АаВв
- 3) АВ, Ав, аВ, ав

86. Какие признаки называются доминантными:

- 1) не проявляющие своего действия
- 2) подавляющие другие признаки
- 3) подавленные признаки другими генами

87. Какой фенотип будут иметь растения примулы в  $F_1$  при неполном доминировании, если ген R обуславливает красную окраску венчика, r- белую

- 1) красная окраска
- 2) розовая
- 3) белая

88. Сколько этапов включает метод гибридиологического анализа

- 1) 5

- 2) 3
- 3) 10

89. Что представляют собой по генотипу чистые линии:

- 1) гомозиготы
- 2) гетерозиготы
- 3) расщепляющиеся линии

90. Что такое экспрессивность генов:

- 1) проявление доминантного гена
- 2) степень выражения влияния доминантного или рецессивного гена на фенотип
- 3) проявление доминантного гена на гетерозиготу

91. Типы трансгрессии:

- 1) положительные, отрицательные;
- 2) максимальные, минимальные;
- 3) значительные, незначительные

92. Как называются гены, способные усилить или ослабить действие главных генов:

- 1) модификаторами;
- 2) олигогенами;
- 3) трансгенами

93. Типы полимерии:

- 1) кумулятивная, некумулятивная
- 2) положительная, отрицательная
- 3) значимая, незначимая

94. Характер расщепления при полимерии

- 1) 15:1
- 2) 9:3:3:1
- 3) 3:1; 1:2:1

95. Чем обусловлено разнообразие окраски шерсти у норок, окраски эндосперма у кукурузы, окраски глаз у мухи дрозофилы

- 1) доминантными генами
- 2) множественными аллелями одного гена
- 3) взаимодействием генов

96. Сколько пар альтернативных признаков у гороха изучал Г. Мен-

дель

- 1) 2
- 2) 4
- 3) 7

97. Что значит альтернативные признаки

- 1) одинаковые
- 2) различные
- 3) парные, но противоположные по значению

98. Аллельные гены

- 1) парные
- 2) доминантные
- 3) парные противоположные гены, но обуславливающие один при-

знак

99. Что значит наследственность дискретна:

- 1) обусловлена генами, наследуемыми независимо
- 2) обусловлена факторами окружающей среды
- 3) обусловлена взаимодействием генов

100. Что главное в Менделизме

- 1) правило единообразия
- 2) сцепление генов
- 3) правило независимого наследования признаков

### **Тестирование по второму модулю «Хромосомная теория наследственности»**

1. Что значит гены сцеплены

- 1) находятся в одной хромосоме
- 2) в разных хромосомах
- 3) не имеют постоянной локализации

2. Как наследуются сцепленные гены

- 1) вместе
- 2) независимо
- 3) раздельно

3. Что такое кроссинговер

- 1) перекрест хромосом

- 2) конъюгация хромосом
- 3) обмен гомологичными участками
  
4. Понятие об анализирующем скрещивании
  - 1) возвратное скрещивание F, с рецессивным родителем
  - 2) возвратное скрещивание F, с доминантным родителем
  - 3) возвратное скрещивание F, с гетерозиготой
  
5. Что показали опыты Бетсона и Пеннета поставленные на душистом горошке
  - 1) отклонение от менделевских расщеплений
  - 2) независимое наследование
  - 3) полное сцепление генов
  
6. Что показывает процент перекреста
  - 1) количество особей и гамет, образовавшихся в результате перекреста
  - 2) силу интерференции
  - 3) коинциденцию
  
7. Типы кроссинговера
  - 1) митотический, мейотический
  - 2) амитотический, эндомитотический
  - 3) равный
  
8. Роль кроссинговера в эволюции
  - 1) является формообразовательным процессом
  - 2) предоставляет материал для отбора
  - 3) происходит перекрест хромосом
  
9. Сущность хромосомной теории
  - 1) гены находятся в хромосоме в линейном порядке
  - 2) гены не имеют постоянной локализации
  - 3) гены сцеплены
  
10. Гены АВ сцеплены и показывают 40 % перекреста. Какие будут кроссоверные гаметы и сколько их
  - 1) АВ, ав (40%)
  - 2) Ав – 20% и аВ – 20%
  - 3) АВ – 30%, ав – 30%
  
11. Рассчитать % перекреста, если в потомстве было особей с двумя

доминантами 500 растений, рецессивными 400 растений, одним доминантом -50, другим доминантом -45

- 1) 5
- 2) 9
- 3) 10

12. Что наблюдается при двойном перекресте, если гены далеко расположены от друга

- 1) изменяют свое положение
- 2) не изменяют своего положения
- 3) переходят из доминантного в рецессивное состояние

13. Рассчитать количество гамет, если гены АВ сцеплены и показывают 10% перекреста.

- 1) АВ – 45, ав – 45, Ав – 5, аВ - 5
- 2) АВ – 40, ав – 40, Ав – 10, аВ - 10
- 3) АВ – 35, ав – 35, Ав – 15, аВ – 15

14. Сколько типов гамет образует тригетерозигота (АВС) (авс)

- 1) 3
- 2) 4
- 3) 8

15. Как определяется пол в генетике

- 1) по половым хромосомам
- 2) по аутосомам
- 3) по соотношению половых хромосом и аутосом

16. В чем заключается балансовая теория

- 1) определение пола по половому индексу
- 2) по наличию половых хромосом
- 3) по количеству аутосом

17. Можно ли изменять соотношение полов в потомстве

- 1) да
- 2) нет
- 3) используя определенные приемы

18. Что значит - признаки сцеплены с полом

- 1) находятся в половых хромосомах и наследуются с определенным полом
- 2) определяются матерью

3) находятся только в аутосоме

19. Как наследуется болезнь «дальтонизм»

- 1) независимо от пола
- 2) только у женских особей
- 3) только у мужских особей

20. Как наследуется болезнь «гемофилия»

- 1) независимо от пола
- 2) только у женских особей
- 3) только у мужских особей

21. Кроссинговер идет на уровне

- 1) 2-х хроматид
- 2) 2-х хромосом
- 3) однонитевых ДНК

22. При наличии тандемов, какой происходит кроссинговер

- 1) равный
- 2) неравный
- 3) смещенный

23. Что происходит с генами при неравном кроссинговере

- 1) конверсия генов
- 2) утеря генов
- 3) переход генов из одного состояния в другое

24. Как составляются генетические карты хромосом

- 1) по проценту перекреста
- 2) по расстоянию в см
- 3) по месту центромеры

25. На чем основано сцепленное наследование

- 1) гены находятся в разных хромосомах
- 2) гены находятся в одной хромосоме
- 3) гены не имеют постоянной локализации

26. Гены (АВ) сцеплены и показывают 20% перекрест и укажите кроссоверные гаметы и их количество

- 1) АВ, ав, Ав, аВ всех по 10%
- 2) АВ – 40%, ав – 40%, Ав – 10%, аВ – 10%

3) AA – 5%, AB – 10%, aB – 45%, BB – 40%

**Тестирование по третьему модулю  
«Молекулярные основы наследственности»**

1. Опыты по трансляции и трансдукции показали, что носителем наследственности является:

- 1) белок
- 2) АТФ
- 3) ДНК, РНК

2. Где находится ДНК в клетке

- 1) в ядре
- 2) в цитоплазме
- 3) в рибосомах

3. Какое количество ДНК в половых клетках

- 1) 2п
- 2) п
- 3) 3п

4. Как называются вирусы поражающие бактерию

- 1) фаги
- 2) плазмиды
- 3) кольцевая ДНК

5. За счет чего фрагмент ДНК вируса, оказывается в бактерии.

- 1) кроссинговера
- 2) инверсии
- 3) трансформации

6. Основное свойство ДНК

- 1) способность к самокопированию
- 2) способность к изменению
- 3) компактизация

7. Что входит в состав ДНК

- 1) сахар, азотистые основания, PO<sub>4</sub>
- 2) аденин, гуанин, тимин, цитозин
- 3) дезоксирибоза и остатки PO<sub>4</sub>



8. Азотистые основания, входящие в состав ДНК относятся к соединениям

- 1)  $C_5H_4N_4$  и  $C_4N_2H_4$
- 2)  $C_4N_2H_4$
- 3)  $C_5H_{10}O_5$

9. ДНК отличается от РНК наличием

- 1) тимина
- 2) аденина
- 3) гуанина

10. Рибосомная РНК входит в состав

- 1) митохондрий
- 2) пластид
- 3) рибосом

11. В чем заключается правило Чаргаффа

- 1)  $\frac{A+G}{T+C}$
- 2)  $\frac{A+T}{C+A}$
- 3)  $\frac{A+A}{C+G}$

12. Что собой представляет ДНК по структуре

- 1) двойную правозакрученную спираль
- 2) одинарную спираль, состоящую из 2-х нитей ДНК
- 3) спираль состоящей из одной нити ДНК

13. Синтез ДНК осуществляется по принципу

- 1) консервативный тип
- 2) полуконсервативный тип
- 3) дисперсный тип

14. При искусственном синтезе ДНК в качестве фермента используется

- 1) ДНК - полимераза
- 2) лигазы
- 3) эндонуклеазы

15. Что такое генетический код

- 1) последовательность азотистых оснований в молекуле ДНК опре-

деляющая последовательность аминокислот синтезируемом белке

- 2) последовательность аминокислот
- 3) последовательность нуклеотидов

16. Транскрипция

- 1) списывание информации с ДНК на и-РНК
- 2) списывание с ДНК на т-РНК
- 3) списывание с р-РНК на т-РНК

17. Трансляция

- 1) передача наследственной информации с помощью т-РНК к месту синтеза белка
- 2) перенос информации с ДНК на т-РНК
  - 3) перенос информации с и-РНК к аминокислотам

18. Синтез белка осуществляется по средствам

- 1) ДНК
- 2) и-РНК
- 3) и-РНК, т-РНК, р-РНК

19. Кодон состоит

- 1) из 3-х нуклеотидов
- 2) из одного
- 3) из 4-х нуклеотидов

20. Как осуществляется принцип прямой связи у эукариот

- 1) ДНК—РНК—белок—признак
- 2) ДНК—много генов—много белков—1 признак
- 3) ДНК- РНК – белок

21. Сколько существует типов т-РНК

- 1) 20
- 2) 23
- 3) 19

22. Сколько всего транспортных РНК существует

- 1) сколько аминокислот участвует в синтезе белка
- 2) сколько аминокислот
- 3) сколько и-РНК столько же т-РНК

23. Синтез белка осуществляется в

- 1) 4 этапа

2) 3 этапа

3) 2 этапа

24. Регуляция действия генов осуществляется по средствам

1) структурных генов

2) акцепторных (регуляторных)

3) оперона

25. Ген в современном понимании

1) участок молекулы ДНК

2) участок молекулы белка

3) участок молекулы РНК

26. Свойства гена

1) может изменяться, делится, участвовать в рекомбинации, иметь протяженность

2) мутировать, рекомбинироваться

3) независит от организма и окружающей среды.

27. Гены имеют

1) постоянную локализацию в хромосомах

2) не имеют постоянной локализации

3) локализованы в т-РНК

28. Что собой представляют МГЭ, ДТЭ

1) это «прыгающие» гены

2) гены, не имеющие постоянной локализации и обуславливающие мутационную изменчивость

3) это структурные гены повторы-тандемы

29. Ген состоит

1) из экзонов и интропов

2) только экзонов

3) только интропов

30. Кто был основоположник множественного аллелизма

1) Морган и его школа

2) Дубинин и его школа

3) Мендель

31. Учение о множественном аллелизме разрушило представление Моргана о чем?

- 1) неделимости гена
- 2) что ген это последняя единица мутации
- 3) что ген делим

32. Что такое сплейсинг

- 1) дозревание и-РНК
- 2) вырезание интронных участков
- 3) вырезание экзонных участков

33. Что изменило формулу прямой связи ДНК--РНК

- 1) фермент ревертазы
- 2) фермент РНК полиразы
- 3) лигаза

34. По структуре молекула ДНК имеет

- 1) одну цепочку
- 2) две цепочки
- 3) образует петлю

35. Генная инженерия - это

- 1) способность чужеродных генов проникать в клетку хозяина
- 2) искусственный синтез генов
- 3) слияние протопластов

36. Парасексуальная гибридизация

- 1) слияние протопластов *in vitro*
- 2) слияние клеток растений *in vitro*
- 3) слияние клеток животных *in vitro*

**Тесты для выходного контроля  
с целью выявления уровня знаний студентов  
по дисциплине генетика:**

**ЧАСТЬ А**

Состоит из 80 заданий. К заданиям дано несколько ответов, из которых только один правильный.

1. Какое строение характерно для вирусов:

- 1) клеточное строение
- 2) неклеточное строение
- 3) клетки безъядерные

2. Какое строение характерно для бактерий
- 1) ядерные клетки
  - 2) безъядерные клетки
  - 3) клетки без митохондрий и пластид.
3. Рост растения осуществляется за счет
- 1) митоза
  - 2) мейоза
  - 3) эндомиоза
4. Синтез липидов углеводов связан со следующими структурами клеток
- 1) с ядром
  - 2) гладкой эндоплазматической сетью
  - 3) лизосомами
5. Синтез белков связан со следующими структурами клеток
- 1) с цитоплазмой
  - 2) шероховатой эндоплазматической сетью
  - 3) рибосомами
6. Для определения синдрома Дауна используют ... метод
- 1) генеалогический
  - 2) популяционный
  - 3) близнецовый
  - 4) цитогенетический
7. Характер наследования одной из форм гемофилии, связанной с мутацией в X-хромосоме, выявлен ... методом
- 1) генеалогическим
  - 2) близнецовым
  - 3) популяционным
  - 4) цитогенетическим
8. Наследственный характер развития математических способностей выявлен ... методом
- 1) генеалогическим
  - 2) биохимическим
  - 3) популяционным
  - 4) цитогенетическим

9. Кроссинговер происходит в профазе I мейоза в фазе:

- 1) лептотемы
- 2) зиготемы
- 3) пахитемы

10. Где нарушена комплементарность в ДНК при ее репликации

- |        |        |        |
|--------|--------|--------|
| 1) АГТ | 2) АЦЦ | 3) ТЦЦ |
| ТЦА    | АГТ    | АТГ    |

11. Морфология хромосомы определяется

- 1) ахроматиновым веретеном
- 2) формой хромосомы
- 3) положением центромеры

12. Структурная единица ответственная за синтез белка

- 1) триплет
- 2) ген
- 3) нуклеотид

13. Транскрипция происходит

- 1) в ядре
- 2) в цитоплазме
- 3) в митохондриях

14. Трансляция происходит

- 1) в ядре
- 2) в цитоплазме
- 3) в рибосомах

15. Мутации связаны с изменением

- 1) генотипа
- 2) фенотипа
- 3) генома

16. Модификации связаны с изменениями

- 1) генотипа
- 2) фенотипа
- 3) гена

17. Гетерозисным явлением является

- 1) некоторое увеличение числа хромосом

2) преимущество в продуктивности у гибридов  $F_1$  по сравнению с родителями

3) неродственные скрещивания

18. В каких единицах измеряется кроссинговер

1) в процентах

2) в морганидах

3) в ангстремах

19. Какое наследование признаков было установлено Менделем при дигибридном скрещивании

1) независимое

2) сцепленное

3) взаимоисключающее

20. При каком условии наблюдается единообразие гибридов  $F_1$ .

1) при гомозиготности обоих родителей

2) при скрещивании форм с доминантными и рецессивными признаками

3) при скрещивании гомозигот с гетерозиготой

21. Пол в генетике определяется

1) аутосомами

2) половыми хромосомами

3) соотношением половых хромосом и аутосом

22. Хромосомная теория сформулирована

1) Г.Менделем

2) Т.Морганом

3) Сеттоном

23. В клетке рибосомы находятся

1) в ядре

2) в цитоплазме

3) в эндоплазматической сети

24. РНК есть в

1) ядре

2) цитоплазме

3) митохондрии

25. ДНК в клетке образует комплекс
- 1) с гистонами
  - 2) с РНК
  - 3) с негестоновыми белками
26. Генетический код
- 1) в ДНК
  - 2) в РНК
  - 3) в белке
27. Как называется процесс перехода про-РНК в и-РНК
- 1) сплейсинг
  - 2) трансляция
  - 3) секвенирование
28. В молекуле белка пептидная связь устанавливается между атомами
- 1) азота и азота
  - 2) углерода и кислорода
  - 3) углерода и азота
  - 4) углерода и углерода
29. Автором балансовой теории определения пола является
- 1) Морган
  - 2) Г. Мендель
  - 3) К. Бриджес
30. Мейоз состоит из делений
- 1) 1
  - 2) 2
  - 3) 3
31. Какое деление в мейозе идет по типу митоза
- 1) редукционное
  - 2) эквационное
  - 3) этапы профазы
32. Перемещающиеся элементы ДНК (прыгающие гены, взрывные гены и т.д.) в группе сцепления называются
- 1) транспозоны, МГЭ
  - 2) полигогены
  - 3) Оперон



33. При полном доминировании в  $F_2$  моногибридного скрещивания расщепления по фенотипу соответствует

- 1) 1:1
- 2) 3:1
- 3) 1:2:1

34. Какой тип опыления соответствует перекрестному опылению

- 1) клейстогамия
- 2) гейтеногамия
- 3) автогамия

35. Что такое отдаленная гибридизация

- 1) скрещивание сортов из различных экологических зон
- 2) скрещивание различных ботанических видов или родов
- 3) повторное скрещивание

36. Полиплоидия (автополиплоидия) – это:

- 1) некрратное увеличение числа хромосом
- 2) утеря или добавление отдельных хромосом
- 3) кратное увеличение числа хромосом по отношению к гаплоидному набору

37. Цитоплазматическая наследственность связана с

- 1) цитоплазматическими генами
- 2) ядрышком
- 3) хромoplastами

38. В клетке и-РНК образуется

- 1) в ядре
- 2) в цитоплазме
- 3) митохондриях

39. Способны к самокопированию

- 1) ДНК
- 2) РНК
- 3) гены

40. Определите вероятность появления коротконогих коричневых щенят при скрещивании дигетерозигот, если коротконогость и коричневый окрас шерсти - доминантные признаки

- 1) 9/16

2) 3/16

3) 1/16

41. Женский гаметофит представлен

1) пестиком

2) восьмиядерным зародышевым мешком

3) нуцеллусом

42. Мужской гаметофит представлен

1) одноядерной пыльцой

2) трехядерной пыльцой

3) тычинкой

43. Какое расщепление по фенотипу наблюдается при дигибридном скрещивании

1) 9:3:3:1

2) 12:3:1

3) 3:1:6:2:3:1

44. Какое расщепление соответствует внутриаллельному взаимодействию генов

1) 9:6:1

2) 1:2:1

3) 12:3:1

45. Какова максимальная величина перекреста

1) 50%

2) около 50%.

3) 40%

46. Какие ферменты участвуют в темновой репарации при репаративной репликации на участке бреши

1) эндонуклеаза, экзонуклеаза, ДНК-полимераза, лигаза

2) полимеразы

3) лигаза.

47. При каком скрещивании получается большой гетерозисный эффект

1) линией  $I_1 \times I_2$

2) сортов А х В

3) сорта и линий А х I

48. Сколько существует типов транспортных РНК
- 1) 5
  - 2) 13
  - 3) 20
49. Какие самые низкомолекулярные рибонуклеиновые кислоты
- 1) и-РНК
  - 2) т- РНК
  - 3) р-РНК
50. Чем вызываются мутации
- 1) мутагенами
  - 2) антимутагенами
  - 3) аутомутагенами
51. Дигетерозиготные организмы
- 1) образуют четыре типа гамет
  - 2) образуют восемь типов гамет
  - 3) при анализирующем скрещивании дают два класса по фенотипу
52. Гетерозиготные организмы при моногибридном скрещивании
- 1) образуют четыре типа гамет
  - 2) при скрещивании дают четыре класса по фенотипу
  - 3) образуют два типа гамет
53. Больные дальтонизмом мужчины НЕ могут быть потомками
- 1) здорового отца и матери-носительницы гена дальтонизма
  - 2) больного отца и здоровой матери
  - 3) здорового отца и больной матери
54. Больные гемофилией мужчины НЕ могут быть потомками
- 1) здорового отца и матери-носительницы гена гемофилии
  - 2) больного отца и здоровой матери
  - 3) здорового отца и больной матери
55. К методам селекции бактерий НЕ относят
- 1) отдаленную гибридизацию
  - 2) клеточную инженерию
  - 3) искусственный отбор
56. Половое размножение резко усиливает изменчивость

- 1) мутационную
- 2) комбинативную
- 3) модификационную

57. Нормой реакции называют пределы ... изменчивости

- 1) генотипической
- 2) модификационной
- 3) мутационной

58. К факторам эволюции относятся виды изменчивости

- 1) мутационная и комбинативная
- 2) фенотипическая и модификационная
- 3) модификационная и мутационная

59. Что происходит в панмиктической популяции

- 1) популяция сохраняет генетическую структуру в равновесии
- 2) происходят мутации
- 3) популяция освобождается от генетического груза

60. Интенсивность действия естественного отбора при размножении популяции это:

- 1) сила отбора
- 2) скорость отбора
- 3) давление отбора

61. Явление подавления кроссинговера в каком –либо участке хромосомы произошедшим перекрестом называют

- 1) коинцидентией
- 2) интерференцией
- 3) конъюгацией

62. Какой характер наследования носят фенкопии

- 1) наследственный
- 2) ненаследственный
- 3) возрастной

63. Кариотип – это:

- 1) совокупность рибосом
- 2) совокупность митохондрий
- 3) совокупность хромосом

64. Как называется величина, показывающая, какая часть особей ге-

нотипа погибает, не оставив потомства

- 1) коэффициент отбора
- 2) эффект отбора
- 3) мощность отбора

65. С каким типом изменчивости сталкивается агроном в своей повседневной работе

- 1) генотипической
- 2) фенотипической
- 3) гибридной

66. Единицей дозы облучения является

- 1) процент
- 2) грей
- 3) рентген

67. Как получено тритикале

- 1) от скрещивания капусты с редькой
- 2) от скрещивания пшеницы с рожью
- 3) от скрещивания томата с пасленом

68. Закон Харди - Вайнберга выражает

- 1) равновесие в популяции
- 2) соотношение полов в популяции
- 3) вероятность образования разных генотипов

69. Как называется процесс воссоздания видов, не существующих в естественных условиях, на основе рекомбинации геномов

- 1) синтез видов
- 2) скрещивание видов
- 3) ресинтез видов

70. Гомеостаз – это:

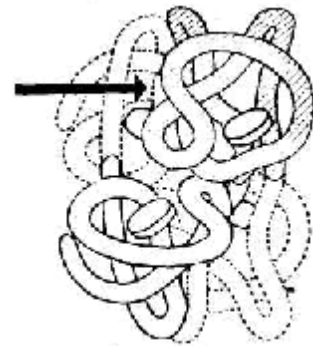
- 1) защита организма от антигенов
- 2) поддержание относительного постоянства внутренней среды организма
- 3) смена биологических ритмов

71. Антикодонами называются триплеты:

- 1) ДНК
- 2) т-РНК
- 3) и-РНК

72. Полипептидные цепи в молекуле гемоглобина уложены в структуру

- 1) первичную
- 2) вторичную
- 3) третичную
- 4) четвертичную

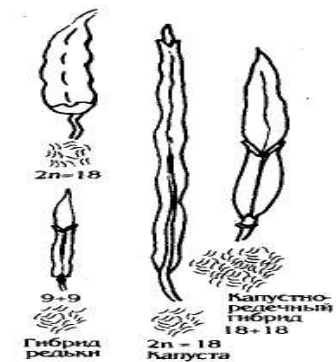


73. Геномная мутация – это изменение

- 1) числа хромосом в кариотипе
- 2) отдельного гена
- 3) триплета нуклеотидов

74. На рисунке показано явление:

- 1) гетерозиса
- 2) полиплоидии
- 3) получение чистой линии



75. Партеногенез – это развитие организма из:

- 1) неоплодотворенной яйцеклетки
- 2) зиготы
- 3) соматической клетки

76. Урацил входит в состав:

- 1) ДНК
- 2) РНК
- 3) инсулина

77. Примером применения в селекции искусственного мутагенеза является:

- 1) облучение семян пшеницы рентгеновскими лучами
- 2) прививка дикой яблони в крону культурной
- 3) пересадка гена в бактерию

78. К географической изоляции части популяции скорее всего могут привести:

- 1) горы
- 2) осушение болот Полесья
- 3) весенний разлив рек

79. Закон гомологических рядов наследственной изменчивости установил

- 1) И.В.Мичурин
- 2) А.И.Опарин
- 3) Н.И. Вавилов

80. Проявление одного признака зависит от:

- 1) триплета нуклеотида
- 2) генома
- 3) молекулы белка

## **ЧАСТЬ В**

Часть В состоит из 20 заданий. При выполнении подберите нужное слово (слова), цифру.

В 1. Синдром Эдварса, характеризующийся наличием лишней хромосомы относится к ... мутациям.

В 2. Определите последовательность нуклеотидов участка цепи ДНК, комплементарного фрагменту молекулы РНК: А-У-Ц-У-Г-Г-.

Ответ запишите в виде букв без пропусков и дефисов.

В 3. Определите последовательность нуклеотидов участка цепи РНК, комплементарного фрагменту молекулы ДНК: А-Т-Ц-Т-Г-Г-А-А-Т.

Ответ запишите в виде букв без пропусков и дефисов.

В 4. Определите последовательность нуклеотидов участка цепи РНК, комплементарного фрагменту молекулы ДНК: Ц-Ц-Ц-Г-Г-Г-А-А-Т.

Ответ запишите в виде букв без пропусков и дефисов.

В 5. Положение клеточной теории о том, что новые клетки образуются при делении исходных клеток, сформулировал ....

- В 6. Полиплоидия – пример ... мутации.
- В 7. В направлении «кодон – аминокислота» генетический код ... .
- В 8. Явление множественного аллелизма – пример ... мутаций.
- В 9. Принудительное самоопыление перекрестноопыляющихся растений называют ... .
- В 10. Перенос генетической информации из одной бактериальной клетки в другую посредством ДНК фагов – это ... .
- В 11. Альбинизм (нарушение синтеза пигмента меланина), встречающийся у людей, пример ... мутации.
- В 12. Пара генов, определяющих развитие одного признака и расположенные в гомологичных хромосомах называется ....
- В 13. Лишние пальцы у человека – доминантный признак. Нормальное число пальцев – рецессивный признак. Какова вероятность рождения шестипалого внука у шестипалого дедушки, если родители ребенка имеют нормальное количество пальцев?
- В 14. Установил, что многоклеточные организмы начинают развитие с зиготы, российский ученый ....
- В 15. Генетический код ... для всех живых организмов.
- В 16. Изучение ультраструктуры органоидов клетки стало возможным после изобретения ... микроскопа.
- В 17. Положение клеточной теории о том, что новые клетки образуются при делении исходных клеток, сформулировал ....
- В 18. Характер взаимоотношений между популяциями разных видов изучают на ... уровне.
- В 19. Связанный с полом характер наследования дальтонизма выявлен ... методом.
- В 20. Определите вероятность рождения кареглазых гомозигот у кареглазых родителей, если обе бабушки были голубоглазыми (карие глаза –



доминантный признак).

### СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

**Аберрация** - измененная структура хромосомы, возникающая в результате разрыва, за которым обычно следует соединение разорванных концов в новых сочетаниях.

**Автогамия** - самоопыление, опыление в пределах цветка.

**Автополиплоид (автоплоид)** - организм, возникает в результате кратного увеличения одного и того же набора хромосом ( $2n$ ,  $3n$ ,  $4n$  и др.).

**Аддитивный эффект** - суммарное выражение однозначно действующих полимерных генов.

**Аденин (6-Аминопурин)** - азотистое основание, производное пурина, входящее в состав нуклеотидов ДНК и РНК.

**Аллель (аллеломорфы, аллельные гены)** - формы состояния одного и того же гена, находящиеся в одинаковых локусах гомологичных хромосом и контролируемые альтернативные (противоположные) признаки, возникшие в результате мутаций и менделирующие.

**Адекватные изменения** – изменения, возникающие в соответствии с действующим фактором.

**Аллели множественные** - несколько возникших путем мутации состояний одного локуса хромосомы, отличающихся по своему проявлению.

**Аллополиплоид (аллоплоид)** - полиплоидный организм, содержащий хромосомные комплексы двух или большего числа исходных видов.

**Амосинтез** – конъюгация хромосом у отдаленных гибридов.

**Амитоз** - прямое деление клетки путем перетяжки тела клетки и ядра.

**Анафаза** - стадия митоза и мейоза, в течение которой хроматиды или хромосомы, до этого соединенные в пары, расходятся к разным полюсам.

**Анемофилия (анемогамия)** - ветроопыление.

**Анеуплоид (гетероплоид)** - организм, у которого уменьшено или увеличено число хромосом одной или нескольких гомологичных пар.

**Антимутаген** – вещество, предупреждающее или снимающее действие мутагенов.

**Апогамия** - развитие зародыша без оплодотворения из вегетативной клетки гаметофита или спорофита. Является одной из основ апомиксиса.

**Апомиксис** - размножение семенами, осуществляемое не обычным, половым путем, а каким-либо иным способом.

**Археспорий** - клетки внутреннего слоя микроспорангия пыльника, образующие материнские клетки микроспор.

**Аутбридинг** - скрещивание особей, состоящих между собой не в очень тесном родстве. Противоположностью А. является инбридинг.

**Аутогамия** - самоопыление.

**Аутосома** - обычная неполовая хромосома.

**Ахроматин** – вещество клеточного ядра не окрашивающееся характерными для хромосом красителями.

**Бивалент** - пара хромосом, состоящая из двух гомологичных или частично гомологичных хромосом, которые на определенных стадиях мейоза (от диплолемы до первой метафазы) конъюгируют друг с другом обычно объединены одной или несколькими хиазмами.

**Возвратные скрещивания (беккроссы)** – скрещивания, при которых гибриды  $F_1$  возвратно скрещиваются с одной из родительских форм.

**Гамета** - половая клетка (женская – яйцеклетка, мужская - сперматозоид или спермий) и несет гаплоидный набор хромосом).

**Гаметофит** - половое поколение у цветковых растений, которое несет половинное число хромосом, представляя собой, таким образом, гаплофазу в противоположность спорофиту, который развивается путем оплодотворения и представляет диплофазу.

**Гемизиготность** - случай, когда в хромосомном наборе особи имеется только одна из пары гомологичных аутосом, одна половая хромосома или пара разных половых хромосом. Гемизиготными по генам, находящимся и X-хромосоме, являются особи гетерогаметного пола (XY и XO).

**Ген** - участок молекулы ДНК, входящей в состав хромосомы, способный к редупликации изменению, контролирующей развитие определенного признака и являющийся структурной и функциональной дискретной единицей наследственности.

**Генетика** – наука о наследственности и изменчивости.

**Ген - мутатор** - ген, повышающий частоту мутаций в организме.

**Геном** - гаплоидный набор хромосом, совокупность генов в гаплоидном наборе хромосом.

**Ген-оператор** - ген, функционирующий как пусковой механизм. Под влиянием гена-регулятора он включает или прерывает синтез определенных ферментов.

**Генотип** – совокупность генов организма.

**Генофонд** - совокупность генов популяции, характеризующаяся определенной их частотой.

**Ген-супрессор** - ген, который подавляет активность другого гена, присутствующего в гомозиготном состоянии. При возникновении гена - супрессора наблюдается как бы обратная мутация из рецессивного состояния в доминантное.

**Гетероаллели** - аллели, расположенные в различных местах комплексного гена, что удается определить путем рекомбинации или иными способами.

**Гетерогаметный** - пол, образующий два типа гамет, влияющих на

определение пола (например, содержащих X- или Y-хромосому). Тот пол, который образует только один тип гамет (например, с X-хромосомой), называется гомогаметным.

**Гетерозигота** - особь, образующая от слияния гамет, несущих различные аллели.

**Гетерозис** - увеличение размеров и мощности гибридов по сравнению с родительскими формами.

**Гибрид** - особь, полученная в результате скрещивания между генетически различающимися родительскими типами.

**Гибридологический анализ** – метод генетического анализа включающий точный статистический учет распределения по фенотипу, генотипу потомков, полученных от скрещивания двух родительских форм.

**Гомологичные хромосомы** - парные, морфологически неотличимые. В диплоидном наборе одна из гомологичных хромосом привнесена мужской гаметой, другая - женской.

**Группа сцепления** - совокупность всех генов, локализованных в одной хромосоме, вследствие чего они наследуются совместно (сцепленно).

**Двойное оплодотворение** – получение семенных – яйцеклетка сливается с одним спермием образуя диплоидный зародыш, диплоидная центральная клетка зародышевого мешка сливается с другим спермием образуя триплоидный эндосперм.

**Делеция** - утрата одного из внутренних (не концевых) участков хромосомы (нехватка).

**Диада** - конечный результат редукционного деления мейоза. Клетка диады несет редуцированный набор хромосом.

**Диакинез** - последняя стадия профазы мейоза перед исчезновением ядерной оболочки.

**Диплоид** - организм с двумя гомологичными наборами хромосом в соматических клетках.

**Диплонема** - стадия профазы мейоза, в которой между гомологичными хромосомами или участками хромосом только что образовались хиазмы. В промежутках между хиазмами конъюгировавшие хромосомы отходят друг от друга.

**Доминирование** - явление, при котором один из аллелей гетерозиготы (доминантный аллель) оказывает более сильное влияние на соответствующий признак особи, чем другой аллель (рецессивный).

**Дрейф генов или генетика - автоматические процессы** - изменение генетической конституции популяции, вызываемое случайными причинами, например, малыми размерами популяции, где всегда находятся случайные факторы, вызывающие нарушение стабильности часто аллелей, передаваемых из поколения в поколение (дрейф генов не ведет к генотипическому приспособлению к среде).

**Дупликация** - структурное изменение хромосомы, при котором один из участков представлен в хромосомном наборе более одного раза.

**Зигонема** - одна из стадий в профазе мейоза, во время которой гомологичные хромосомы начинают конъюгировать.

**Зигота** - клетка, образующаяся при слиянии двух гамет.

**Инбредный минимум** - стадия, наступающая после длительного периода инбридинга.

**Инбридинг** – принудительное самоопыление перекрестноопыляющихся растений.

**Инверсия** - изменение в положении хромосомного участка, при котором он поворачивается на 180 градусов, возникающее в результате двух или большего числа разрывов.

**Интеркинез** - стадия между первым и вторым делениями мейоза или между двумя митозами.

**Интерсекс** - индивид, занимающий промежуточное положение между самкой и самцом.

**Интерференция** - препятствие к возникновению нового перекреста между двумя гомологичными хромосомами в участках, лежащих по соседству с местами, где уже произошел перекрест.

**Интерфертильность** - плодовитость при скрещивании растений, принадлежащих к различным самостерильным группам (растения, принадлежащие к одной такой группе, интратерильны).

**Интрогрессия** – внедрение генов одного вида в другой при спонтанной межвидовой гибридизации.

**Информационная РНК** - РНК, переносящая информацию от генов к рибосомам, в которых происходит синтез белка и являющейся матрицей при построении специфических белков.

**Исходный материал** - культурные и дикие формы, используемые для селекционной работы.

**Канцерогенный** - вызывающий злокачественный рост.

**Кариотип** - совокупность особенностей хромосомного комплекса касающихся числа и формы хромосом.

**Квадривалент (тетравалент)** - группа из четырех гомологичных и хромосом, отдельные участки которых конъюгируют друг с другом встречаются в мейозе в период между зигонемой и первой метафазой.

**Клон** - совокупность всех потомков, полученных от одной исходной особи путем вегетативного размножения или апомиктического образования семян.

**Кодон (триплет)** – единица генетического кода, кодирующая определенную аминокислоту, входящую в состав молекулы белка в процессе его биосинтеза.

**Комбинационная способность** - способность одного родителя (ли-

нии, клона) в сочетании с другим родителем (линией, клоном) давать потомство, характеризующееся определенным уровнем признака или свойства.

**Комбинационная способность общая (ОКС)** - представляет среднюю ценность одного родителя (линии, клона) на основе его поведения и скрещивании с другими родителями (линиями, клонами). Оценки проводятся по потомству на основе диаллельных скрещиваний, методом топкросса, поликросса или свободного опыления (см. топкросс).

**Комбинационная способность специфическая (СКС)** - поведение родителя X в скрещивании с родителем Y. Средняя ценность (Mxy) родителя X относительно родителя Y вычисляется по формуле:

$$M_{xy} = OКСx + OКСy + СКСxy$$

**Комплементарные гены** - два доминантных гена, которые по отдельности не оказывают никакого действия, но вместе вызывают развитие определенного признака.

**Кроссинговер** - перекрест хромосом, в результате которого между ними происходит обмен гомологичными участками.

**Лептонема** - стадия в течение профазы мейоза, во время которой хромосомы растянуты, имеют форму нитей и еще не спарены.

**Летальный ген** - ген, наличие которого, особенно в гомозиготном состоянии приводит организм к гибели.

**Материнский тип наследования (эффект)** - передача признака исключительно по женской линии, обуславливаемая факторами цитоплазмы или пластидами.

**Мегаспора** - у цветковых растений одна из четырех клеток тетрады, которые образуются в результате мейоза в материнской клетке мегаспоры в семязпочке. Одна из мегаспор дает впоследствии зародышевый мешок.

**Мейоз** – особый тип деления происходящий при образовании спор у растений или половых клеток у животных. Состоит из 2-х делений редукционного и эквационного в результате деления образуется тетрада клеток с гаплоидным набором хромосом каждая.

**Метафаза** - стадия митоза или мейоза, в которой хромосомы собираются на экваторе веретена, образуя так называемую хромосомную или метафазную пластинку.

**Микроспора** - у цветковых растений одна из четырех клеток, образующихся в пыльнике в результате мейоза.

**Митоз** – происходит при делении соматических клеток, в результате образуется две дочерние клетки, содержащих двойной набор хромосом (2n).

**Многократное скрещивание (поликросс)** - метод селекции, используемый для нахождения клонов, которые при скрещивании со многими другими клонами того же вида дают наилучший средний результат.

**Модификация** - фенотипическое изменение, вызванное влиянием окружающих условий.

**Моногибрид** - гибрид, гетерозиготный по одной паре аллелей.

**Моносомик** - организм, в котором определенная хромосома представлена в единственном числе. У диплоидных видов моносомик имеет на одну хромосому меньше, чем нормальный набор, и поэтому обозначают  $2n - 1$  или  $2x - 1$ .

**Мультивалент** - объединение более чем двух гомологичных хромосом в мейозе (от зигонемы до первой метафазы).

**Мутаген** - фактор, вызывающий мутацию.

**Мутант** - организм, отличающийся от первоначального типа индивидуальным отклонением, возникшим в результате мутации.

**Мутация** - наследственное изменение, не вызванное рекомбинацией генов. Мутация подразумевает химическое изменение гена, структурное изменение хромосомы или числа хромосом.

**Нерасхождение** - случай, когда две гомологичные хромосомы или хроматиды отходят во время анафазы к одному и тому же полюсу.

**Нередуцированная гамета** - гамета, имеющая соматическое число хромосом вместо обычного половинного.

**Несовместимость** - затрудненность скрещивания между двумя особями, делающая невозможным оплодотворение. Понятие несовместимости распространяется также на те случаи у цветковых растений, когда образование зародышей происходит, но полученные семена не способны прорасти.

**Нестабильный ген** - ген с высокой частотой мутаций.

**Норма реакции** - специфический способ реагирования на изменение окружающих условий, зависящий от природы генотипа.

**Нулисомик** - организм, полностью утративший один из типов хромосом, которые в норме встречаются у данного вида. У диплоидных видов нулисомики обозначают  $2n - 2$  или  $2x - 2$ . Нулисомики жизнеспособны только у аллополиплоидов или у определенных структурных гетерозигот.

**Обратная мутация** - мутация, в результате которой мутантный аллель вновь превращается в исходный аллель. В таких случаях обычно происходит мутация рецессивного аллеля в доминантный аллель дикого типа.

**Октоплоид** - организм, клетки которого содержат 8 геномов.

**Относительная сексуальность** - способность гамет функционировать в одних скрещиваниях в качестве мужских гамет, а в других - в качестве женских.

**Панмиксия** - случайное скрещивание без отбора в популяции.

**Партеногенез** - развитие зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки.

**Пахинема** - стадия профазы мейоза, в которой гомологичные хромо-

сомы располагаются друг после друга (конъюгируют) и хромомерные структуры ясно видны.

**Пенетрантность** – способность генотипа проявляться в фенотипе.

**Перекрест** - обмен между гомологичными участками гомологичных хромосом (см. Кроссинговер).

**Плазмотип** - часть генотипа, локализованная вне хромосом, то есть в других частях клетки.

**Плазмон** - совокупность генетических свойств цитоплазмы у данного вида.

**Пластом** - совокупность генетических свойств пластид у данного вида.

**Плейотропия** - способность гена оказывать влияние одновременно на несколько признаков организма.

**Полигены** - гены, определяющие развитие количественных признаков.

**Полимерия** - наличие различных генов, оказывающих суммарное воздействие на развитие одного и того же признака.

**Полиморфизм** - наличие в популяции разных форм, обусловленное генотипической изменчивостью. Полиморфизм в популяции может быть сбалансированным, если определенные гетерозиготы более жизнеспособны, чем соответствующие гомозиготы.

**Полиплоидия** - наличие в пределах вида форм с различными числами хромосом, кратными одному основному числу.

**Половая хромосома** - хромосома, определяющая пол и обычно представленная у двух разных полов по-разному.

**Профаза** - стадия митоза или мейоза, охватывающая преобразования клеточного ядра в период до растворения ядерной оболочки.

**Псевдогамия** - апомиктическое образование семян, для которого необходимо опыление: однако при этом происходит оплодотворение не яйцеклетки, а центрального ядра. Поэтому псевдогамия представляет собой явление, промежуточное между нормальным половым процессом и типичным апокомиксисом.

**Пыльцевое зерно** - своего рода гаплофаза у цветковых растений, возникающая путем мейоза из материнских клеток пыльцы. Каждая такая материнская клетка дает начало четырем пыльцевым зернам. Непосредственно после мейоза пыльцевое зерно содержит только одно ядро, которое затем подвергается митозу, ведущему к образованию одной генеративной и одной вегетативной клетки.

**Расщепление** - появление в потомстве гетерозигот четко различных категорий особей со специфическими особенностями. При расщеплении наблюдаются определенные соотношения потомков по фенотипу и генотипу.

**Рекомбинация** - перегруппировка генов при образовании гамет у гибрида, ведущая к новым сочетаниям признаков у потомства.

**Рекон** - наименьшая единица генетических рекомбинаций.

**Реципрокные скрещивания** - скрещивания между двумя родительскими типами А и В, в одном из которых А служит материнской формой, а в другом - отцовской.

**Рибосома** - клеточная частица, в которой происходит синтез белка.

**Рибосомная РНК (r-РНК)** - РНК, находящаяся в рибосомах и образующая основную массу РНК клетки.

**РНК**— переносчик (см. Транспортная РНК).

**РНК**- посредник (см. Информационная РНК).

**Самостерильность** - неспособность к самооплодотворению.

**Сверхдоминирование** - гетерозис, наблюдаемый при моногибридном скрещивании. При этом гетерозигота *Aa* превосходит по мощности гомозиготы *aa* и *AA*.

**Спутник** - короткий концевой участок хромосомы, отделенный от остальной ее части нитевидной вторичной перетяжкой; нередко диаметр спутника меньше, чем диаметр всей остальной хромосомы.

**Стерильность** - уменьшение или угнетение способности производить потомство половым путем.

**Структурный ген** - ген, который в сотрудничестве с геном-оператором и геном-регулятором способен продуцировать специфический фермент или пептид.

**Сцепление** - связь между генами, исключающая возможность их независимого наследования. Сцепление бывает обусловлено локализацией генов в одной и той же хромосоме.

**Телофаза** - стадия митоза и мейоза, представляющая собой переход между анафазой и интеркинезом.

**Тетрада** - группа из четырех клеток (микроспоры), которые образуются в результате мейоза материнских клеток растений (микроспорогенез).

**Тетрадный анализ** - определение генотипа особи по генотипу микроспор тетрады в том случае, если разные генотипы микроспор имеют различное фенотипическое проявление (например, разную степень окрашивания).

**Тетраплоид** - организм, клетки которого содержат 4 генома.

**Тетрасомик** - организм, у которого определенным типом хромосом представлен четыре раза.

**Точковая мутация** - мутация, затрагивающая минимальный участок хромосомы.

**Трансгетерозигота** - гетерозигота, по двум локусам у которой рецессивные аллели локализованы в различных хромосомах.



**Трансгрессия** - появление в  $F_1$  или последующих поколениях таких особей, у которых какой-либо признак выражен сильнее, чем в родительских форм.

**Трансдукция** - передача инфицирующими бактериальную клетку бактериофагами частей бактериальной хромосомы другим бактериям, которые вследствие этого генетически изменяются.

**Транслокация** - переход какого-либо участка хромосомы в новое положение в той же самой хромосоме или чаще в другой негомологичной хромосоме. Транслокации почти всегда реципрокны, т. е. различные участки меняются местами один с другим.

**Транспортная РНК (РНК-переносчик, растворимая РНК, S-РНК)** - РНК, которая переносит соответствующие аминокислоты к определенным участкам информационной РНК, служащей матрицей.

**Трансформация** - генотипическое изменение какого-либо бактериального штамма вследствие поглощения нуклеиновой кислоты (ДНК) бактерий другого штамма.

**Триплет** - кодирующая единица, состоящая из трех оснований нуклеотидов.

**Триплоид** - организм, клетки которого содержат 3 генома.

**Трисомии** - особи, у которых определенный тип хромосом представлен три раза. У диплоидных видов хромосомный набор трисомика содержит на одну хромосому больше, чем обычно, и его можно обозначить  $2n + 1$  или  $2x + 1$ .

**Унивалент** - неконъюгирующая хромосома в мейозе.

**Фрагментация** - разрыв хромосом на два или больше число участков.

**Фенотип** – совокупность фенотипов и внешних признаков. Фенотип представляет собой результат взаимодействия между генотипом и окружающей средой.

**Фертильность** - плодовитость.

**Хиазма** - фигура перекреста конъюгирующих гомологичных хромосом в мейозе, обуславливает обмен участками между гомологами (перекрест или кроссинговер).

**Химера** - особь, состоящая из генетически различных клеточных слоев тканей при прививках, соматических мутациях, пересадках тканей, нарушении митоза.

**Хроматида** - одна из двух нитей, составляющих хромосому.

**Хромомеры** - маленькие тельца в виде точек или зерен на хромосомной нити.

**Хромосомы** - самовоспроизводящиеся элементы клеточного ядра, окрашивающиеся основными красителями и несущие генетическую информацию. Для каждого вида растений и животных характерно опреде-

ленное постоянное число хромосом в клетках В соматических клетках их число диплоидное (2п), в половых - гаплоидное (п).

**Центромера (кинетохор)** - участок хромосомы, направляющий движение хромосом к полюсам в мейозе и митозе. На определенных стадиях центромера удерживает вместе две хроматиды, из которых состоит каждая хромосома. У некоторых растений и насекомых нет обособленной центромеры; в этих случаях говорят о диффузной центромере.

**Цистрон** - линейно упорядоченная совокупность кодонов, кодирующая определенную молекулу белка.

**ЦМС** – цитоплазматическая мужская стерильность.

**Чистая линия** - гомозиготная особь, образовавшаяся в результате самооплодотворения.

**Эндомитоз** - удвоение хромосом внутри неделящегося клеточного ядра. Эндомитоз приводит к эндополиплоидии.

**Эпистаз** - взаимодействие между генами, принадлежащими к разным парам аллелей. Доминантный эпистаз: доминантный аллель одной из пар подавляет проявление доминантного аллеля другой пары (ген А может эпистатировать над геном В, который в этом случае оказывается гипостатичный по отношению к гену А). Рecessивный эпистаз recessивный аллель эпистатичного гена в гомозиготном состоянии подавляет действие доминантного и recessивного аллеля гипостатичного гена (aa>В-, aa>bb).

**Эугетерозис** - мощьность, поддерживаемая в природных популяциях перекрестно-оплодотворяющихся видов в результате благоприятного взаимодействия отдельных генов или комплексов генов.

**Эуплоид** - организм с числом хромосом, кратным основному числу.

**Эухроматин** - вещество хромосом, которое в покоящемся ядре не окрашивается или окрашивается слабо, В митозе и мейозе это вещество может окрашиваться сильно.

**Ядро** – открыто Брауном (1835) – это живая составная часть клетки, состоит из белковых коллоидов имеет определенную форму и структуру. Основные структурные элементы клеточного ядра: хромосомы, ядрышко, кариолимфа.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абрамова, З. В. Практикум по генетике. - М.: Агропромиздат. Ленинград. отд., 1992. -224 с.
2. Абрамова, З.В. Генетика программированное обучение. - М.: Агропром издат, 1985. - 287с.
3. Ващенко, Т.Г. Генетика – Сборник задач / Т.Г. Ващенко, Н.Т. Павлюк, С.В. Гончаров Г.Г. Голева, И.А. Русанов. - Воронеж, 2004.
4. Генетика. Учеб. для вузов. / под ред. Академика РАСХН А.А.Жученко.- М.: КолосС, 2005. - 479 с.
5. Гершензон, С. М. Основы современной генетики. - Киев: Наук. думка, 1983. - 560 с.
6. Гуляев, Г. В. Генетика. - М.: Колос, 1984. - 351 с.
7. Гуляев, В.Г. Задачник по генетике. – М.: Колос, 1980. – 76с.
8. Доспехов, Б.А. Методика опытного дела. – М., 1985.
9. Дубинин, Н. П. Общая Генетика. - М.: Наука, 1970 - 486 с.
10. Ефремова, В.В. Генетика / В.В. Ефремова, Ю.Т. Аистова. - Краснодар, 2001.
11. Жученко, А.А. Экологическая генетика культурных растений. – Самара, 2003. – 275 с.
12. Захаров, И.А. Генетические карты высших организмов. – Л.: Наука. - 1978.
13. Инге-Вечтомов, С. Г. Генетика с основами селекции. - М.: Мир, 1989. - 591 с.
14. Крестьянинов, В.Ю. Сборник задач по генетике с решениями : метод. пособие / В.Ю. Крестьянинов, Г.Б. Вайнер. – Саратов: Изд-во Лицей, 1998. – 110с.
15. Лобашев, М. Е. Генетика. - Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1967. - 751 с.
16. Палеев, Н.Г. Сборник задач по генетике / ред. Е.П. Гуськов, А.А.Казадаев. – Ростов-н/ Д, 1993. – 174с.
17. Паушева, З.П. Практикум по цитологии растений. – М.:Агропромиздат, 1988. – 272с.
18. Погиба, С.П. Генетика: учеб. пособие / С.П. Погиба, Г.А. Курносова, Е.В. Казанцева. – М.: Изд-во Московского гос. Ун-та леса, 2002. – 136с.