

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
Высшего образования
«Казанский государственный аграрный университет»

Г.А. Петрова, кандидат сельскохозяйственных наук

**ЛЕСНАЯ ГЕНЕТИКА.
ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ**

Учебно-методическое пособие для студентов направления подготовки

35.03.01 «Лесное дело»

Казань, 2017 год

Рассмотрено и рекомендовано к изданию
Методической комиссией факультета лесного хозяйства и экологии
Казанского государственного аграрного университета

Р е ц е н з е н т ы:

Заведующая лабораторией молекулярно-генетических исследований ФГБНУ ТатНИИСХ, кандидат биологических наук, Юльметьева Ю.Р.

Кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры таксации и экономики лесной отрасли Казанского ГАУ Хакимова З.Г.

Г.А. Петрова. Лесная генетика. Закономерности наследования признаков: Учебно-методическое пособие / Петрова Г.А. - Казань: Казанский ГАУ, 2017. – 74 с.

Учебно-методическое пособие обсуждено, одобрено и рекомендовано к печати на заседании методической совета факультета лесного хозяйства и экологии (протокол №9 от 17 апреля 2017 года);

Учебно-методическое пособие обсуждено, одобрено и рекомендовано к печати на заседании кафедры лесоводства и лесных культур (протокол №9 от 13 апреля 2017 года);

Учебно-методическое пособие содержит теоретические сведения по разделу «Закономерности наследования признаков», задачи по данному разделу и примеры их выполнения. Данное пособие окажет студентам существенную помощь в освоении теоретического материала и формировании практических навыков решения задач по данному разделу курса лесной генетики. В помощь студенту в данном учебном пособии приводятся примеры решения задач по разделу «Закономерности наследования признаков».

УДК 630.165(07)

@ Казанский государственный аграрный университет 2017 г.

Петрова Гузель Анисовна

**ЛЕСНАЯ ГЕНЕТИКА.
ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ**

Учебно-методическое пособие для студентов направления подготовки

35.03.01 «Лесное дело»

ОГЛАВЛЕНИЕ

	ВВЕДЕНИЕ	4
1.	ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ КАЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ПРИ АЛЛЕЛЬНОМ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ГЕНОВ	6
1.1.	Закономерности наследования при моногибридном скрещивании	8
1.2.	Закономерности наследования при дигибридном скрещивании	11
1.3.	Наследование при полигибридном скрещивании	13
	ЗАДАЧИ НА ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ КАЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ПРИ АЛЛЕЛЬНОМ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ГЕНОВ	19
2.	ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИ НЕАЛЛЕЛЬНОМ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ГЕНОВ	35
2.1.	Эпистаз	35
2.2.	Полимерия	38
2.3.	Комплементарное действие генов	41
2.4.	Модифицирующее влияние генов	44
	ЗАДАЧИ НА ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИ НЕАЛЛЕЛЬНОМ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ГЕНОВ	48
	ВОПРОСЫ ДЛЯ ПРОМЕЖУТОЧНОГО КОНТРОЛЯ	57
	СЛОВАРЬ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ТЕРМИНОВ	60
	РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА	73

ВВЕДЕНИЕ

Дисциплина «Лесная генетика» относится к основным дисциплинам вариативной части профессионального цикла, изучается очно в 3 семестре 2 курса, заочно – 5 семестре 3 курса. Основной целью ее преподавания является общеобразовательная и профессиональная подготовка студентов направления подготовки 35.03.01 «Лесное дело, владеющих знаниями по фундаментальным генетическим основам возникновения и функционирования живых организмов и биотопов на Земле, их стабильности, изменчивости и развития в онто- и филогенезе.

Раздел «Закономерности наследования признаков» предусмотрен учебным планом дисциплины. Задачами данного пособия являются оказание помощи студентам в освоении раздела «Закономерности наследования признаков», в закреплении теоретических знаний по разделу, а также использовать эти знания для формирования практических навыков решения задач.

Для прочного усвоения знаний очень важно студенту научиться самостоятельно решать задачи по данному разделу курса. Решение таких задач вырабатывает генетическое мышление, создает целостное представление о закономерностях наследования признаков, сформулированных Г. Менделем, способствует усвоению генетической терминологии.

Наследование – это процесс передачи наследственных свойств организма от одного поколения к другому. Для изучения закономерностей наследования используются специальные методы, одним из которых является гибридологический (генетический) анализ, основным элементом которого является проведение определённых скрещиваний и установление статистических закономерностей наследования признаков и свойств в потомстве.

Основные закономерности наследования признаков были сформулированы и доказаны Г. Менделем более ста лет назад при скрещивании различных сортов гороха. Им была опубликована работа «Опыты с растительными гибридами» (1865). Своим открытием Г. Мендель примерно на пол столетия опередил время. Поэтому его работы не были по достоинству оценены современниками и

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Основная:

1. Гуляев, Г.В. Генетика. / Г.В. Гуляев. – 3-е изд., перераб. и доп. - Колос, 1984. - 351 с.
2. Дубинин, Н.П. Общая генетика. / Н.П. Дубинин. – 3-е изд. - М.: Наука, 1986. - 559 с.
3. Котов, М.М. Генетика и селекция / М.М. Котов. – Часть I.: Учебник для ВУЗов. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 1997. – 280 с.
4. Котов, М.М. Генетика и селекция / М.М. Котов. – Часть II.: Учебник для ВУЗов. – Йошкар-Ола: МарГТУ, 1997. – 108 с.
5. Царев, А.П. Генетика лесных древесных пород / А.П. Царев, С.П. Погиба, В.В. Тренин. – Учебник для ВУЗов. – Изд. 3-е, стереотипное. – М.: МГУЛ, 2002. – 340 с.

Дополнительная:

1. Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика. / Ф. Айала, Дж. Кайгер. – Пер. с англ. – М.: Мир, 1987. – Т.1. – 295 с.;
2. Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика. / Ф. Айала, Дж. Кайгер. – Пер. с англ. – М.: Мир, 1988. – Т.2. – 368 с.;
3. Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика. / Ф. Айала, Дж. Кайгер. – Пер. с англ. – М.: Мир, 1988. – Т.3. – 335 с.
4. Грин М., Стаут У., Тейлор Д. Биология. / М. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор. – Пер. с англ. – М.: Мир, 1990. – Т.1. – 368 с.; Т.2. – 325 с.; Т.3. – 376 с.
5. Журналы: *Silvae genetica*, *Forest Genetic*, *Genetic Resources*, Генетика.
6. Райт Дж. Введение в лесную генетику. / Дж. Райт. – Пер. с англ. – М.: Лесная промышленность, 1978. – 470 с.

Центросома – обособленное тельце в клетках животных и некоторых низших растений, размножающееся делением и участвующее в образовании веретена.

ЦМС – цитоплазматическая мужская стерильность – наследственно обусловленная стерильность пыльцы, передаваемая через цитоплазму только по материнской линии.

Эпистаз – взаимодействие двух неаллельных генов, при котором один из них (эпистатичный) влияет на фенотипическое проявление другого (гипостатичного) гена.

Эукариоты – организмы, клетки которых имеют ядро, окруженное мембраной.

Эуплоид – организм с числом хромосом, кратным основному числу.

Яйцеклетка – женская половая клетка.

долгое время оставались почти неизвестными. И только в 1900 г. трое ученых – К. Коренс в Германии, Э. Чермак в Австрии и Г. Де Фриз в Голландии, проводя опыты по гибридизации различных растений, независимо друг от друга получили те же результаты, что и Г. Мендель.

Мендель впервые доказал дискретность (делимость) наследственного материала и ввел понятие о наследственных факторах, позднее названных генами. Он показал, что наследуются не сами признаки, а наследственные факторы, определяющие эти признаки, и что у каждого организма наследственные факторы представлены парами: один аллель этой пары получен с гаметой от отца, а второй – от матери; половые клетки содержат от каждой аллельной пары только по одному наследственному фактору.

1. ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ КАЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ПРИ АЛЛЕЛЬНОМ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ГЕНОВ

Мендель впервые применил символическое обозначение генотипа, где наследственные факторы, определяющие парные альтернативные признаки, обозначались парой одноименных букв латинского алфавита. Доминантную аллель Мендель обозначил заглавной буквой **A**, рецессивную аллель – строчной буквой **a**; генотип доминантной формы – **AA**, а рецессивной – **aa**; гибрид F_1 – **Aa**.

Константные формы **AA** и **aa**, которые в последующих поколениях не дают расщепления называют *гомозиготными*, а формы **Aa**, дающие расщепление, – *гетерозиготными*.

Совокупность наследственных задатков (генов), которыми обладает организм называется *генотипом*. Совокупность внешних и внутренних признаков организма, которые являются результатом взаимодействия генотипа организма и внешней среды называется *фенотипом*. Причём, особи, имеющие разные генотипы, могут иметь одинаковый фенотип. Например, в генотипах **AA** и **Aa** присутствует доминантный ген **A**, обуславливающий красную окраску цветков гороха, и поэтому в обоих случаях, благодаря доминантному гену, будет одинаковое фенотипическое проявление – красная окраска цветков.

Признак, который более развит и преобладает у потомства был назван *доминантным* и обозначен большими буквами латинского алфавита (**A**, **B**, **C**, **D**, ...); противоположный, подавляемый признак назван *рецессивным* и обозначен соответствующими малыми буквами (**a**, **b**, **c**, **d** ...).

В природе широко распространено взаимодействие между генами, в значительной степени влияющее на характер расщепления при скрещивании. Известны взаимодействия между *аллельными* и *неаллельными* генами. Между аллельными генами существует *полное* и *неполное* доминирование. При изучении этой главы следует твёрдо уяснить установленные Менделем закономерности наследования признаков – единообразие гибридов первого поколения, закон чистоты гамет, независимое комбинирования признаков (неаллельных генов).

Триплоид – организм, клетки которого имеют три основных набора хромосом.

Трисомик – анеуплоид, в диплоидном наборе которого одна из хромосом представлена три раза.

Фенотип – совокупность всех признаков и свойств организма, сформировавшихся на основе генотипа во взаимодействии с условиями внешней среды.

Фертильность пыльцы – жизнеспособность пыльцы

Хиазма – участок контакта между гомологичными хроматидами, наблюдаемый от поздней профазы мейоза до начала первой анафазы; на этом участке происходит обмен гомологичными частями между сестринскими хроматидами в процессе кроссинговера.

Химера – особь, состоящая из генетически различных клеточных слоев тканей, образующихся при прививках, соматических мутациях, пересадках тканей, нарушении митоза.

Хроматиды – две продольные субъединицы дублированной хромосомы, которые становятся видимыми при митозе или мейозе.

Хроматин – вещество клеточных ядер, окрашивающееся специфическими красителями.

Хромосома – нитевидная структура в ядре клетки, которая состоит из генов, расположенных в линейной последовательности. В эукариотической клетке молекула ДНК образует комплекс с гистонами и другими белками.

Хромосомные мутации – изменения в структуре или числе хромосом.

Хромосомный набор – совокупность хромосом, свойственная клеткам данного организма. Половые клетки содержат гаплоидный набор хромосом (n), а соматические – диплоидный ($2n$).

Центромера (кинетохор) – участок хромосомы, направляющий движение хромосом к полюсам в мейозе и митозе. На определенных стадиях *Ц.* удерживает вместе две хроматиды, из которых состоит каждая хромосома. У некоторых растений и насекомых нет обособленной *Ц.*; в этих случаях говорят о диффузной *Ц.*

Сцепление с полом – передача признаков, гены обуславливающие которые находятся в половых хромосомах.

Теломеры – концевые участки хромосом, отдаленные от центromеры.

Телофаза – заключительная фаза митоза и мейоза, во время которой происходит деспирализация хромосом, образование ядер и деление цитоплазмы между образующимися клетками.

Тетраплоид – организм, имеющий в клетках тела четыре основных набора хромосом.

Тетрасомик – анеуплоид, в диплоидном наборе которого одна из хромосом представлена четыре раза.

Трансгрессии – суммирующее действие полимерных генов, вызывающих увеличение или уменьшение какого-либо признака или свойства.

Транскрипция – перенос (переписывание) генетической информации с ДНК на и-РНК.

Транслокация – переход какого-либо участка хромосомы в новое положение в той же самой хромосоме или чаще в другой негомologичной хромосоме. Т. Почти всегда реципрокны, т.е. различные участки меняются местами один с другим.

Трансляция – перевод информации о нуклеотидном строении и-РНК на аминокислотную последовательность белка. Этот процесс происходит на рибосомах, где матрицей синтеза белка служит и-РНК, аминокислоты поставляют т-РНК, кодирует работу р-РНК.

Транспозиция – внутрихромосомная (инсерция) или межхромосомная (вставка) односторонняя транслокация хромосомного сегмента, происходящая вследствие трех разрывов.

Транспортная РНК (т-РНК) – особая РНК, которая переносит аминокислоты на комплекс и-РНК (м-РНК) с рибосомой, где происходит синтез белка.

Триплет – кодирующая единица, состоящая из трех оснований нуклеотидов.

Различают следующие типы скрещиваний: *моногибридное*, *дигибридное*, *тригибридное*. При моногибридном условно принимают, что скрещиваемые организмы различаются по одной паре аллельных генов, при дигибридном – по двум парам генов, при тригибридном – по трем и т.п. **Анализирующее скрещивание** – когда исследуемый генотип скрещивается с рецессивной гомозиготой. **Возвратное (беккросс)** – когда полученный гибрид скрещивается с которой-либо родительской формой. **Реципрокное** – когда в системе скрещиваний родительские организмы обоеполюх растений используются в качестве как матери, так и отца. **Насыщающее** – многократно повторяющееся возвратное скрещивание определённого организма (гибрида) с растениями одного и того же генотипа.

В гибридологическом анализе необходимо чётко уяснить зависимость характера наследования признаков от цитологических закономерностей поведения хромосом при образовании гамет (мейоз) и при соединении гамет в процессе оплодотворения.

Следует отметить, что закономерности, установленные Менделем, справедливы лишь при условии, когда развитие одной пары признаков определяется парой аллельных генов и когда разные гены локализованы в разных (негомologичных) парах хромосом и могут в результате этого свободно (независимо) комбинироваться между собой как при образовании гамет, так и при их сочетании во время оплодотворения.

При написании схемы скрещивания на первое место ставится материнский организм, который обозначают знаком ♀, а на второе – отцовский и обозначают его символом ♂. Скрещивание обозначают знаком х. Родительские особи принято обозначать символом **P** (от латинского слова *parents* – родители). Гаметы обозначают символом **G**, а содержащиеся в гаметах гены пишут в кружочке. Гибридное поколение обозначают символом F.

Гибридологический анализ состоит из системы скрещиваний, куда входит получение первого поколения **F₁**, второго поколения **F₂** и т.п., возвратные скре-

щивания (беккроссы) – F_b , анализирующие скрещивания – F_a , рецiproкные скрещивания и др.

1.1. Закономерности наследования при моногибридном скрещивании

Моногибридным называется скрещивание организмов, гомозиготных по одной паре аллелей, контролирующих фенотипическое проявление одного признака. Например, отцовское растение несет пурпурные цветки, а материнское – белые, или наоборот.

Закономерности наследования впервые были сформулированы и доказаны Г. Менделем. Он проводил опыты с горохом. Горох (*Pisum sativum*) – культура самоопыляющаяся, с нормальной плодовитостью и наличием многочисленных форм по различным признакам. Под *формой* подразумевается совокупность особей одного вида, отличающихся от других особей того же вида внешним проявлением одного или нескольких признаков. Например, цвет плодов, их форма, размеры и т.д. Менделем была разработана оригинальная методика исследований. Родительские пары подбирались так, чтобы они отличались внешним проявлением какого-либо одного признака (напр. окраской цветков, формой плодов, кожурой семян, ростом растений и т.д.). Перед скрещиванием родительские растения самоопылялись, и в течение нескольких поколений изучался характер проявления интересующего признака в потомстве. Обязательным условием опыта являлась устойчивость признака при самоопылении. Скрестив подобранные пары, Мендель подсчитывал количество растений с одним и с другим выражением признака в потомстве от каждой пары и суммарно. Гибриды первого поколения самоопылялись, и во втором поколении также учитывались растения с признаками от каждого исходного растения. Так он получал растения до F_7 . Тщательно продуманные выбор объекта и оригинальная методика позволили Менделю установить общие закономерности наследования при внутривидовой гибридизации. Скрещивая растения гороха с гладкими и морщинистыми семенами (опыт

Профаза – фаза митоза и мейоза, во время которой происходит конденсация хромосом, исчезновение ядерной оболочки и образование веретена деления. Кроме того, в профазе редукционного деления мейоза происходит кроссинговер гомологичных хромосом.

Редукция – в ходе мейоза уменьшение вдвое соматического числа хромосом.

Рекомбинация – перегруппировка родительских генов при мейозе в результате кроссинговера.

Репарация – ликвидация поврежденной ДНК, самовосстановление первичной ненарушенной последовательности нуклеотидов.

Репликация ДНК – удвоение молекулы ДНК в синтетический период интерфазы.

Рецессивный ген – ген, проявляющийся только в гомозиготном состоянии.

Реципрокные скрещивания – скрещивания, в которых каждая из двух линий выступает как материнская в одном и как отцовская в другом скрещивании.

Рибосомная РНК (р-РНК) – РНК, находящаяся в рибосомах и образующая основную массу РНК клетки.

РНК – рибонуклеиновая кислота. Различают три типа РНК: м-РНК (и-РНК) матричная (информационная), т-РНК – транспортная, р-РНК – рибосомальная.

Соматические клетки – все клетки тела многоклеточного организма кроме гамет.

Спермий – мужская половая клетка у растений.

Сцепление – связь между генами, исключающая возможность их независимого наследования. Сцепление обычно обусловлено локализацией генов в одной и той же хромосоме.

Плазмотип – часть генотипа, локализованная вне хромосом, т.е. в других частях клетки.

Плазмон – совокупность генетических свойств цитоплазмы у данного вида.

Полигены – гены, определяющие развитие количественных признаков.

Полимерия – наличие различных генов, оказывающих сходное воздействие на развитие одного и того же признака.

Полимерные гены (множественные) – неаллельные гены, действующие на один и тот же признак одинаковым образом.

Полиморфизм – наличие в популяции разных форм, обусловленное генотипической изменчивостью. *П.* в популяции может быть сбалансированным, если определенные гетерозиготы более жизнеспособны, чем соответствующие гомозиготы.

Полипептид – полимер, состоящий из аминокислотных остатков, соединенных пептидными связями.

Полипloidия – геномная мутация, состоящая в увеличении диплоидного числа хромосом путем спонтанного или вызванного экспериментально добавления целых хромосомных наборов.

Полисомик – клетка, ткань или организм, имеющие одну из хромосом в количестве трех или более копий.

Половая хромосома – хромосома, определяющая пол и обычно представленная у двух разных полов по-разному.

Популяция – совокупность особей одного вида, заселяющих определенную территорию и в той или иной степени изолированная от других совокупностей.

Прокариоты – организмы, не имеющие обособленных клеточных ядер.

Промотор – регуляторный участок молекулы ДНК, определяющий «рамку считывания», с которым связывается РНК-полимераза, чтобы начать синтез мРНК.

I), желтыми и зелеными семенами (опыт II), лилово-пурпурными и белыми цветками (опыт III), выпуклыми и морщинистыми бобами (опыт IV) и т.д., Мендель обнаружил, что гибриды первого поколения оказались сходными с одним из родителей. В первом опыте все растения F_1 оказались с гладкими круглыми семенами, во втором опыте – с желтыми семенами, в третьем – с лилово-красными цветками, в четвертом – с выпуклыми бобами.

Введя понятие доминантности и рецессивности, Мендель сформулировал **правило единообразия гибридов первого поколения**. Для рассмотренных примеров это правило можно сформулировать таким образом: при моногибридном скрещивании все гибриды F_1 , оказываются с доминирующим признаком, а рецессивный признак находится в скрытом состоянии (**первый закон Менделя**). Закон единообразия – первый закон Менделя – называют также **законом доминирования**.

Почти во всех скрещиваниях, которые проводил Мендель, доминантный признак подавлял рецессивный, поэтому гибриды F_1 были единообразны между собой и с родительской формой, имеющей доминантный признак.

При самоопылении F_1 в F_2 3/4 растений оказывались сходными с F_1 , а у 1/4 растений появлялся признак родителя исчезнувший в F_1 (зеленая окраска семян, белая окраска цветков, морщинистая поверхность семян и бобов). В последующих самоопыленных поколениях этой группы растений перечисленные признаки хранились без изменений. Это явление носит название **расщепления**. В F_2 будет наблюдаться расщепление по фенотипу **3:1** (3 части – доминантный признак, 1 часть – рецессивный признак). Следовательно, рецессивный признак у гибрида F_1 не исчез, а был только подавлен и проявился во втором поколении. По генотипу же расщепление в F_2 будет **1:2:1**.

Как видно, Мендель нашел правильное объяснение наблюдаемым им фактам и, убедившись в правильности принятой гипотезы, сформулировал **правило расщепления гибридов второго поколения**: «гибриды по двум различающимся признакам образуют семена, из которых половина дает вновь гибридную форму,

тогда как другая дает растения, которые остаются константными и в равных долях содержат доминирующий и рецессивный признаки» (*второй закон Менделя*).

Из потомства от F₂ с признаком, который проявился в F₁, 1/3 особей F₃ имели то же выражение признака и в F₄, F₅, т.е. устойчиво сохраняли его, а 2/3 особей расщеплялись, образуя потомство аналогично F₂. Следовательно, растения F₁, F₂, F₃ и т.д. внешне одинаковые, могут содержать в себе потенциальные возможности развития и другого, альтернативно выраженного признака.

Получив одни и те же результаты в ряде экспериментов, Мендель убедился, что признаки родителей не исчезают, а находятся в гибридных растениях в скрытом состоянии. Следовательно, наследуются не признаки, а их потенциальные возможности, которые Мендель назвал факторами (в нашем понимании это *гены*). Факторы наследуются через гаметы, и у гибридных растений не смешиваются друг с другом, а относительно независимы друг от друга. Явление не-смешивания в гаметах гибридного организма наследственных факторов, определяющих альтернативно выраженные признаки, Мендель назвал *правилом чистоты гамет*. В основе этого правила лежит цитологический механизм мейоза.

Развитие цитологических методов исследований подтвердило правильность гипотезы Г. Менделя, показало силу его научного предвидения существования генов и механизма их распределения по гаметам (мейоза).

Сочетание гамет при оплодотворении Р. Пеннет предложил записывать в виде таблицы (табл. 1.1).

Таблица 1.1

Сочетание гамет при оплодотворении при моногибридном скрещивании

♂ \ ♀		Гаметы	
		A	a
Гаметы	A	AA	Aa
	a	Aa	aa

Насыщающие скрещивания – многократное скрещивание гибрида с какой-либо исходной родительской формой.

Негомологичные хромосомы – хромосомы, содержащие несходные гены и не конъюгирующие при мейозе.

Нуклеиновые кислоты – биополимеры, состоящие из нуклеотидов. Представлены ДНК и РНК, которые предназначены для хранения и передачи наследственной информации.

Нуклеотид – сложное органическое вещество, состоящее из определенного азотистого основания, сахара рибозы или дезоксирибозы и остатка фосфорной кислоты.

Нуллисомик – анеуплоидная клетка (организм), у которой отсутствует одна пара гомологичных хромосом (2n-2).

Онтогенез – процесс индивидуального развития организма от оплодотворенной яйцеклетки до естественной смерти.

Основное число хромосом (х) – исходный хромосомный набор, благодаря умножению которого образуется полиплоидный ряд.

Отбор – движущий фактор развития популяции. Различают движущий, стабилизирующий и дизруптивный отборы.

Отдаленная гибридизация – скрещивание организмов, относящихся к разным видам или родам.

Панмиксия – случайное скрещивание без отбора в популяции.

Партеногенез – развитие зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки.

Пахинема (пахитена) – стадия профазы мейоза, в которой гомологичные хромосомы располагаются друг возле друга (конъюгируют) и хромомерные структуры ясно видны.

Плазматены – наследственные факторы, локализованные в цитоплазме.

Плазмида – кольцевая молекула ДНК бактерий, способная переходить из клетки в клетку.

Метафаза – фаза митоза и мейоза, во время которой хромосомы завершают конденсацию и располагаются в экваториальной плоскости между полюсами клетки. По метафазным хромосомам изучают кариотип организма.

Метацентрическая хромосома – хромосома, в которой центромера расположена примерно в середине.

Микрогаметогенез – процесс образования мужского гаметофита и мужских гамет (спермиев) из микроспоры.

Микроспорогенез – процесс образования микроспор, которые в результате последующих митотических делений (микрогаметогенез) развиваются в пыльцевое зерно со спермиями.

Митоз – тип деления, предполагающий равномерное распределение предварительно удвоенной генетической информации ядра исходной клетки между двумя образующимися сестринскими клетками. Этот тип деления клеток лежит в основе формирования соматических тканей организма и в основе его вегетативного размножения.

Моногибрид – гибрид, гетерозиготный по одной паре аллелей.

Моногибридное скрещивание – скрещивание организмов, различающихся по одной паре аллелей.

Моносомик – организм, в диплоидном наборе которого одна из парных хромосом представлена в единственном числе ($2n-1$).

Мужская стерильность – отсутствие способности к образованию функционирующей пыльцы.

Мутант – организм, у которого в результате мутации возникло изменение какого-либо признака или свойства.

Наследование – процесс передачи родительских признаков потомству.

Наследственность – свойство организмов обеспечивать материальную и функциональную преемственность между поколениями, а также обуславливать специфический характер индивидуального развития в определенных условиях окружающей среды.

По горизонтали сверху расположены женские гаметы, а по вертикали слева мужские. Их сочетание дает зиготы обозначенные двумя буквами. Такая запись в литературе называется *решеткой Пеннета*.

1.2. Закономерности наследования при дигибридном скрещивании

При моногибридном скрещивании Мендель открыл два правила: единообразие гибридов в F_1 и расщепления гибридов в F_2 . Мендель продолжил свои исследования, проводя дигибридные скрещивания. **Дигибридным** называется скрещивание двух организмов, гомозиготных по двум парам аллелей, контролирующих фенотипическое проявление двух признаков. При дигибридном скрещивании сохраняются правило «чистоты» гамет и закон единообразия гибридов первого поколения.

В своих опытах он скрещивал горох, имеющий гладкие желтые семена (**AABB**), с горохом, у которого семена были зелеными и морщинистыми (**aabb**). В первом поколении все растения имели гладкие желтые семена (**AaBb**).

Во втором поколении расщепление носило более сложный характер, чем при моногибридном скрещивании. При скрещивании между собой гибридов F_1 (**AaBb**) Менделем было получено 4 фенотипических класса гибридных семян гороха F_2 в количественном соотношении: 9 желтых гладких: 3 желтых морщинистых: 3 зеленых гладких: 1 зеленое морщинистое. Однако по каждой паре признаков (9 жел. + 3 жел.: 3 зел. + 1 зел.; 9 гл. + 3 гл.: 3 морщ. + 1 морщ.) расщепление в F_2 такое же, как и при моногибридном скрещивании, т. е. 3:1. Следовательно, наследование по каждой паре признаков идет независимо друг от друга.

Это объясняется тем, что при мейозе у гибридных организмов из каждой пары гомологичных хромосом в анафазе 1 к полюсам отходит по одной хромосоме. Из-за случайного расхождения отцовских и материнских хромосом ген **A** может попасть в одну гамету с геном **B** или с геном **b**. Аналогичное произойдет и с геном **a**. Поэтому гибриды образуют четыре типа гамет: **AB**, **Ab**, **aB**, **ab**. Образование каждого из них равновероятно.

Для расчета сочетаний разных типов и определения результатов расщеплений в F_2 строим решетку Пеннета (табл. 1.2).

Таблица 1.2

Комбинация гамет при дигибридном скрещивании

Женские гаметы ♀ Мужские гаметы ♂	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB желтые гладкие	AABb желтые гладкие	AaBB желтые гладкие	AaBb желтые гладкие
Ab	AABb желтые гладкие	AAbb желтые морщинистые	AaBb желтые гладкие	Aabb желтые морщинистые
aB	AaBB желтые гладкие	AaBb желтые гладкие	aaBB зеленые гладкие	aaBb зеленые гладкие
ab	AaBb желтые гладкие	Aabb желтые морщинистые	aaBb зеленые гладкие	aabb зеленые морщинистые

Свободное сочетание таких гамет приводит к образованию четырех вариантов фенотипов в соотношении 9:3:3:1 и 9 классов генотипов.

Как при моно-, так и при дигибридном скрещивании потомство F_1 единообразно как по фенотипу, так и по генотипу (проявление *первого закона Менделя*). В поколении F_2 происходит расщепление по каждой паре признаков по фенотипу в соотношении 3:1 (*второй закон Менделя*). Это свидетельствует об универсальности законов наследования Менделя для признаков, если их определяющие гены расположены в разных парах гомологичных хромосом и наследуются независимо друг от друга.

Проведенные наблюдения свидетельствуют о том, что отдельные пары признаков ведут себя при наследовании независимо. В этом заключается суть третьего закона Менделя (*закона независимого наследования признаков, или независимого комбинирования генов*). Третий закон Менделя: при самоопыле-

Комплементарность – свойство двойной спирали ДНК, согласно которому против А одной нити всегда стоит Т другой нити и наоборот, а против Г – всегда Ц и наоборот.

Комплементарное действие генов – совместное, дополняющее друг друга действие двух или большего числа генов на развитие какого-либо признака.

Конъюгация хромосом – сближение гомологичных хромосом в профазе мейоза, когда между ними возможен взаимный обмен отдельными участками.

Кроссинговер – перекрест гомологичных хромосом в профазе мейоза, при котором происходит взаимный обмен участками ДНК.

Лептонема (лептотена) – стадия в течение профазы мейоза, во время которой хромосомы растянуты, имеют форму нитей и еще не спарены.

Летальный ген – ген, как правило рецессивный, вызывающий в гомозиготном состоянии гибель организма.

Локус хромосомы – участок хромосомы, в котором локализован ген.

Макрогаметогенез – процесс образования женского гаметофита и женской гаметы (яйцеклетки) из макроспоры.

Макроспорогенез – процесс образования макроспор, являющийся одним из этапов процесса формирования женской половой клетки. Одна из образованных макроспор путем нескольких митотических делений (макрогаметогенез) развивается в зародышевый мешок с несколькими ядрами (обычно – 8), в том числе с яйцеклеткой.

Материнский эффект – влияние матери на потомков, обусловленное цитоплазматическим наследованием или генотипической предетерминацией цитоплазмы.

Мейоз – особый тип деления, происходящего при развитии половых клеток или спор. После такого деления образуются гаплоидные (уменьшенный в два раза набор хромосом) генетически разнокачественные клетки.

Зигота – клетка, образованная при слиянии двух гамет и имеющая набор генетической информации, необходимой для развития нового (в том числе и многоклеточного) организма.

Изменчивость – процесс возникновения различий между особями по ряду признаков (размеры, форма, химический состав и пр.) и функций.

Инбридинг (инцухт) – принудительное самоопыление или скрещивание между родственными особями перекрестноопыляющихся растений. В результате инбридинга получаются инбредные линии (инцухт-линии), называемые также самоопыленными линиями.

Инверсия – изменение в положении хромосомного участка, возникающее в результате двух или большего числа разрывов, участок при этом поворачивается на 180^0 .

Интерсекс – индивид, занимающий промежуточное положение между самкой и самцом.

Интерфаза – составная часть клеточного цикла во время которой клетка наиболее функционально активна. Подразделяется на пресинтетический (G_1), синтетический (S) и постсинтетический (G_2) периоды.

Информационная РНК (и-РНК) – рибонуклеиновая кислота, играющая роль переносчика информации от ДНК к рибосомам и служащая матрицей при синтезе белка.

Кариотип – совокупность хромосом организма, характеризующаяся их количеством, величиной и формой.

Клеточный цикл – цикл развития индивидуальной клетки, включающий интерфазу и митоз.

Кодон (триплет) – группа из трех смежных нуклеотидов в молекуле и-РНК, либо кодирующая одну из аминокислот, либо обозначающая начало или конец синтеза белка.

нии гибридов первого поколения во втором гибридном поколении возникают все сочетания признаков, возможные по правилам свободного комбинирования.

Правильность своих выводов о независимом комбинировании генов при дигибридном скрещивании Мендель проверил путем анализирующего скрещивания гибридных растений в F_2 , которые имели генотип **AaBb**, с отцовским родителем **aabb**. В результате этого скрещивания получилось 4 типа форм: **AaBb** (желтые гладкие), **Aabb** (желтые морщинистые), **aaBb** (зеленые гладкие) и **aabb** (зеленые морщинистые). Во всех полученных группах было одинаковое число особей. Так как во всех четырех скрещиваниях от родительского сорта передавались одинаковые гаметы – **ab**, то равное число особей во всех четырех группах анализирующего скрещивания является результатом того, что гибриды F_1 (**AaBb**) образовали яйцеклетки **AB**, **Ab**, **aB** и **ab** в равных количествах, а это возможно только на основе независимого комбинирования генов. Независимое комбинирование генов и основанное на нем расщепление в F_2 в отношении 9:3:3:1 были установлены для большого числа животных и растений, включая и лесные деревья.

1.3. Наследование при полигибридном скрещивании

Полигибридным называется скрещивание двух организмов, различающихся по трем и более парам альтернативных признаков. Они дают более сложную картину расщепления, чем при дигибридном скрещивании, но подчиняются тем же закономерностям наследования.

При скрещивании растений гороха, имеющих гладкие желтые семена и красные цветки, с растением, имеющим морщинистые зеленые семена и белые цветки, в F_1 в соответствии с правилом единообразия гибридов F_1 , все гибриды будут похожи на материнские растения – иметь гладкие желтые семена и красные цветки. В F_2 произойдет сложное расщепление. Если обозначить гены, определяющие форму семян, **A-a**, цвет семян – **B-b**, окраску цветков – **C-c**. Тогда генотип материнского растения будет **AABBCC**, а отцовского – **aabbcc**, генотип гибридов F_1 – **AaBbCc**. Эти гибридные растения образуют восемь типов гамет:

ABC, ABc, AbC, Abc, aBC, aBc, abC, abc. При случайном сочетании этих гамет при самоопылении в F_2 получится 64 комбинации зигот (Рис. 1.1).

Все растения, полученные в F_2 , по фенотипу можно разделить на 8 групп: **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).** Расщепление по фенотипу в F_2 в отношении 27:9:9:9:3:3:3:1 – закономерное следствие независимого распределения генов при тригибридном скрещивании.

В семи из восьми группах, кроме группы **a-b-c**, особи одинаковые внешне, но могут отличаться по генотипу. При самоопылении они будут давать разное потомство.

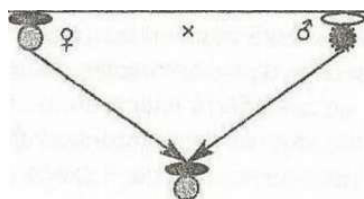
Скрещиваемые особи могут различаться более чем по трем признакам. В общем виде полигибридное скрещивание можно представить следующим образом:

$P \quad AABBCDD \times aabbccdd$

$F_1 \quad AaBbCcDd$

$F_2 \quad (A + a)^2 \times (B + b)^2 \times (C + c)^2 \times (D + d)^2$

$P \longrightarrow$
Круглые желтые семена и
красные цветки **AABVCC**



Морщинистые зеленые семена и
белые цветки **aabbcc**

$F_1 \longrightarrow$
Гаметы

Круглые желтые семена и
красные цветки **AaBbCc**

Дефишенси – разновидность нехватки, когда происходит потеря одного или двух терминальных (концевых) участков хромосомы.

Диакинез – последняя стадия профазы мейоза перед исчезновением ядерной оболочки.

Дигибрид – гибрид, гетерозиготный по двум парам аллелей.

Дизруптивный отбор – разрывающий отбор, благоприятствующий одновременно двум крайним типам и приводящий к появлению двух форм из одной исходной.

Диплоид – организм с двумя гомологичными наборами хромосом в соматических клетках. Этот термин используется также для обозначения того, что особь имеет удвоенное число хромосом ($2n$), образовавшееся в результате оплодотворения, в отличие от гаплоидного числа (n), содержащегося в гаметах.

Диплонема (диплотена) – 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.

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота. Основной материальный носитель наследственности. Биополимер, молекула которого состоит из двух полинуклеотидных цепей, свернутых в спираль.

Доминантный ген – один из пары аллельных генов, подавляющий в гетерозиготном состоянии проявление другого (рецессивного) гена ($A > a$).

Дрейф генов – изменение генетической структуры популяции, вызванное случайными причинами (наводнение, пожар, эпифитотии и др., приводящие к дальнейшему развитию популяции на основе ограниченного количества особей от существовавшей ранее совокупности).

Дупликация – структурное изменение хромосомы, при котором один из участков представлен в хромосомном наборе более одного раза.

Зигонема (зиготена) – одна из стадий в профазе мейоза, во время которой гомологичные хромосомы начинают конъюгировать.

ленным образом кодируют три чередующихся нуклеотида ДНК. Этот триплет называется кодоном.

Генная инженерия – прикладная ветвь молекулярной биологии, занимающаяся направленным изменением наследственности путем разрезания и сшивания молекул ДНК с последующим встраиванием их в живую клетку.

Геном – вся генетическая информация организма.

Генотип – вся совокупность генов данного организма.

Генофонд – совокупность генов популяции, характеризующаяся определенной их частотой.

Гетерозиготный организм – особь, содержащая в клетках тела разные гены данной аллельной пары, например Аа.

Гетерозис – увеличение размеров и мощности гибридов по сравнению с родительскими формами.

Гибридологический анализ – метод генетических исследований, основанный на проведении скрещивания и точного статистического учета расщепления потомков по фенотипу.

Гомеостаз – способность популяции поддерживать генетическое равновесие, возникающее при оптимальном приспособлении организмов к условиям среды, что обеспечивает их максимальную жизнеспособность.

Гомозиготный организм – особь, содержащая в клетках тела одинаковые гены данной аллельной пары, например АА или аа.

Гомологичные хромосомы – пара хромосом, одна из которых получена при оплодотворении от материнского, другая – от отцовского организмов. Такие хромосомы нормально конъюгируют между собой в мейозе.

Группа сцепления – совокупность всех генов, локализованных в одной хромосоме и наследующихся совместно (сцепленно).

Делеция – утрата одного из внутренних (не концевых) участков хромосомы (нехватка).

		$F_1 \rightarrow \delta$							
		ABC	ABc	AbC	Abc	aBC	aBc	abC	abc
$F_1 \rightarrow \text{♀}$	ABC	ABC	ABc	AbC	Abc	aBC	aBc	abC	abc
	ABc	ABc	ABc	AbC	Abc	aBC	aBc	abC	abc
	AbC	AbC	Abc	AbC	Abc	aBC	aBc	abC	abc
	Abc	Abc	Abc	Abc	Abc	aBC	aBc	abC	abc
	aBC	aBC	aBc	aBC	aBc	aBC	aBc	abC	abc
	aBc	aBc	aBc	aBc	aBc	aBc	aBc	abC	abc
	abC	abC	abC	abC	abC	abC	abC	abC	abc
	abc	abc	abc	abc	abc	abc	abc	abc	abc

Рисунок 1.1 - Комбинация гамет при тригибридном скрещивании

Для определения числа возможных комбинаций гамет и количества классов по фенотипу и генотипу можно пользоваться табл. 1.3. Для этого должно быть известно, по скольким парам аллеломорфных признаков различаются скрещиваемые формы. В качестве иллюстрации приведем таблицу по числу типов гамет и их сочетаний у особей гетерозиготных по разному числу признаков, от 1 до 23 (табл. 1.4).

Таблица 1.3

Число классов гибридных особей по фенотипу и генотипу и характер расщепления в F_2 при различном числе пар признаков (полное доминирование)

Скрещивание	Число пар различающихся признаков родителей	Число образующихся гамет	Число возможных комбинаций гамет	Число классов		Числовые отношения классов по фенотипу
				по фенотипу	по генотипу	
Моногибридное	1	$2^1=2$	$4^1=4$	$2^1=2$	$3^1=3$	3:1
Дигибридное	2	$2^2=4$	$4^2=16$	$2^2=4$	$3^2=9$	9:3:3:1
Тригибридное	3	$2^3=8$	$4^3=64$	$2^3=8$	$3^3=27$	81:27:27:27:9:9:9:9:9:9:3:3:3:3:1
Тетрагибридное	4	$2^4=16$	$4^4=256$	$2^4=16$	$3^4=81$	27:9:9:9:3:3:3:1
Полигибридное	n	2^n	4^n	2^n	3^n	$(3:1)^n$

Таблица 1.4

Число гамет и их комбинаций в потомстве особей, гетерозиготных по разному числу аллелей

Степень гетерозиготности	Число генов	
	гамет (2^n)	комбинаций гамет (4^n)
1 (моногибрид)	2	4
2 (дигибрид)	4	16
3 (тригибрид)	8	64
4 (тетрагибрид)	16	256
5 (пентагибрид)	32	1 024
6 (секстагибрид)	64	4 096

Аутосома – обычная неполовая хромосома.

Ацентрический фрагмент – фрагмент хромосомы или хроматиды, не содержащий центромеры.

Бактериофаг – вирус бактерий; состоит из ДНК или РНК, упакован в белковую оболочку.

Беккросс (возвратное скрещивание) F_b – скрещивание гибрида с одной из родительских форм.

Бивалент – пара конъюгирующих гомологичных хромосом, одна из которых при половом процессе размножения попала в зиготу от материнского, другая – от отцовского организма. Между конъюгирующими гомологичными хромосомами бивалента происходит кроссинговер, приводящий к обмену участками ДНК.

Веретено деления – в эукариотических клетках собранные в пучок эллипсоидальной формы нити, участвующие в расхождении гомологичных хромосом или сестринских хроматид в процессе мейоза или митоза.

Вторичная перетяжка – постоянное сужение в хромосомном плече.

Вырожденность генетического кода – одного из его свойств, заключающееся в том, что одной и той же аминокислоте может отвечать несколько кодонов.

Гамета – половая клетка (у растений: женская – яйцеклетка, мужская – спермий).

Ген – участок молекулы ДНК (или несколько участков), на котором в виде нуклеотидной последовательности записана информация об аминокислотной последовательности одного белка.

Генетика – наука о наследственности и изменчивости организмов.

Генетический код – последовательность расположения нуклеотидов в молекуле ДНК, определяющая последовательность расположения аминокислот в молекуле белка. *Г.к.* имеет триплетную природу, т.е. одну аминокислоту опреде-

СЛОВАРЬ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ТЕРМИНОВ

Аберрация – измененная структуры хромосомы или хроматиды, возникающая в результате разрыва, за которым обычно следует соединение разорванных концов в новых сочетаниях.

Автополиплоид – организм, содержащий несколько одинаковых хромосомных комплексов, полученных от одного и того же исходного вида.

Аденин (6-аминопурин) – азотистое основание, производное пурина, входящее в состав нуклеотидов ДНК и РНК.

Акроцентрическая хромосома – хромосома, у которой центромера находится вблизи одного из концов, при этом одно плечо хромосомы длинное, другое – короткое.

Аллель – (аллельные гены) – формы состояния одного и того же гена, находящиеся в гомологичных участках (локусах) гомологичных хромосом и контролирующие альтернативные (противоположные) признаки.

Аллополиплоид – полиплоидный организм, содержащий хромосомные комплексы двух и большего числа исходных видов.

Аминокислота – исходный продукт для синтеза белка. Известны сотни аминокислот, но в белках обнаружены только 20.

Амитоз – прямое деление клетки путем перетяжки тела клетки и ядра.

Анализирующее скрещивание – скрещивание между гетерозиготой (по одному или более локусам) и соответствующей рецессивной гомозиготой (анализатором). Позволяет выяснить генетическую структуру испытуемого организма: гомо- или гетерозиготность.

Анафаза – фаза митоза или мейоза, в течение которой хроматиды или гомологичные хромосомы, до этого соединенные в пары, расходятся к разным полюсам клетки.

Анеуплоид – организм, у которого количество хромосом не является кратным основному их числу, отличаясь на одну или несколько штук.

7 (септагибрид)	128	16 384
8 (октагибрид)	256	65 536
9 (нонагибрид)	512	262 144
10 (декагибрид)	1 024	1 048 576
20 (полигибрид)	1 048 576	1 099 511 627 776
23 (полигибрид)	2^{23}	4^{23} , или более 32×10^{12}

Это иллюстративное вычисление отражает лишь незначительную долю изменчивости, которая в действительности возможна при сочетании гамет, так как:

1. в каждой паре хромосом может быть более одного гена;
2. гены взаимодействуют, а мы это не учитываем;
3. мы не учитываем инверсий, делеций и прочих изменений, которые происходят в мейозе;
4. мы не учитываем мутаций и т.д.

Контрольные вопросы

1. Какой метод применил Г. Мендель при изучении наследственности? Какие признаки родителей были выбраны им для изучения наследственности?
2. Чем характеризовалось гибридное потомство гороха, полученное Г. Менделем в F_1 ?
3. Дайте определение понятиям доминантности и рецессивности.
4. Какие формы называются гомозиготными, а какие гетерозиготными?
5. Какое скрещивание называется моногибридным? Какие результаты получены Г. Менделем при самоопылении гибридов F_1 ?
6. В чем суть первого и второго законов Г. Менделя?
7. В чем суть явления чистоты гамет?

8. Какое скрещивание называется дигибридным? Какие результаты получены Г. Менделем при дигибридном скрещивании в F_2 ? Какие при этом получены количественные соотношения по фенотипу и генотипу?
9. В чем суть третьего закона Г. Менделя?
10. Какое скрещивание называется полигибридным?
11. Какие генотипы имеются у родителей и какие образуются гаметы при тригибридных скрещиваниях?
12. Какие количества и соотношения фенотипов и генотипов получаются при тригибридных скрещиваниях?
13. Покажите число образующихся гамет, возможное число их комбинаций, а также число классов гибридных особей по фенотипу, генотипу и характер расщепления в F_2 в случае полного доминирования при полигибридных скрещиваниях.

35) Известно, что окраска зерен кукурузы наследуется по типу комплементарного действия генов. Пурпурность зерен определяется взаимодействием генов-доминантов А, С, R. Какое следует ожидать потомство от скрещивания родительских форм: AACCRР x аассrr?

- 18) Какое расщепление следует ожидать по генотипу в F_2 при моногибридном скрещивании?
- 19) Какое расщепление будет по фенотипу в F_2 при моногибридном скрещивании?
- 20) В чем отличие дигибридного скрещивания от моногибридного?
- 21) Какое расщепление следует ожидать в F_2 по фенотипу при дигибридном скрещивании?
- 22) Сколько типов гамет может образовать дигетерозигота $AaBb$?
- 23) Назовите типы взаимодействия между аллельными генами.
- 24) Какие известны взаимодействия между неаллельными генами?
- 25) Что наблюдается при неполном доминировании?
- 26) Какое ожидается расщепление по фенотипу в F_2 при неполном доминировании?
- 27) Какое ожидается расщепление по генотипу в F_2 при неполном доминировании?
- 28) Какое следует ожидать потомство от скрещивания растений ночной красавицы с генотипами AA (красные цветки) и aa (белые цветки), если известно, что наследование идет по типу неполного доминирования?
- 29) Как называется доминирование между неаллельными генами?
- 30) Каким будет расщепление по фенотипу при скрещивании растений тыквы, имеющих следующие генотипы: $AaBb \times AaBb$, учитывая, что наследование идет по типу эпистаза?
- 31) Как называется явление, при котором неаллельные гены действуют однозначно на развитие одного и того же признака?
- 32) Какое следует ожидать расщепление по фенотипу в F_2 при полимерии?
- 33) Известно, что окраска зерен пшеницы наследуется по типу полимерии. Объясните, чем определяется интенсивность окраски зерен.
- 34) Как называется контролирование несколькими неаллельными доминантными генами одного и того же признака?

ЗАДАЧИ НА ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ КАЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ПРИ АЛЛЕЛЬНОМ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ГЕНОВ

Моногибридные скрещивания

При моногибридном скрещивании в случае полного доминирования гибриды F_1 все гетерозиготны (Aa) с доминирующим фенотипом; в F_2 наблюдается расщепление по генотипу $1AA : 2Aa : 1aa$ и по фенотипу 3 доминирующих : 1 рецессивный.

В случае неполного доминирования все гибриды F_1 по генотипу гетерозиготны, по фенотипу – с промежуточным проявлением признака. В F_2 расщепление по генотипу совпадает с расщеплением по фенотипу:

$1AA$:	$2Aa$:	$1aa$
домин.		промеж.		рецесс.

Пример 1.

Пирамидальная форма дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) встречается редко. При скрещивании деревьев с раскидистой и пирамидальной кроной в F_1 все деревья были с раскидистой кроной. Напишите генотип родителей и потомков. Какое расщепление по генотипу и фенотипу в F_2 получится при скрещивании гибридов между собой?

По условию задачи в потомстве пирамидальная крона у дуба встречается редко. Значит это признак подавляемый, рецессивный, обусловливаемый геном a , раскидистая крона – доминантным геном A . Единообразное потомство F_1 возможно, если родительские формы являлись гомозиготами и дали по одному типу гамет.

P:	♀ AA	×	♂ aa
Гаметы (G):	A		a
Потомство (F_1):	Aa		

Гибриды F_1 образуют по два типа гамет соответственно с генами А и а. Для наглядности и удобства написания пользуются решеткой Пеннета, где по горизонтали сверху расположены женские гаметы, а по вертикали слева мужские, а на пересечении строк и столбцов – генотипы потомства F_2 (табл.1.5).

Таблица 1.5

Запись результатов скрещивания гетерозигот (Аа) в виде решетки Пеннета

<div> <div>♂</div> <div>♀</div> </div>		Гаметы	
		А	а
Гаметы	А	АА <i>раскидистый</i>	Аа <i>раскидистый</i>
	а	Аа <i>раскидистый</i>	аа <i>пирамидальный</i>

Таким образом, по фенотипу образовалось 2 класса и расщепление между раскидистыми и пирамидальными формами кроны дуба составляет 3:1. По генотипу получено 3 класса с расщеплением 1АА:2Аа:1аа.

Пример 2.

При скрещивании растений ночной красавицы с красными цветками с растениями с белыми цветками во втором гибридном поколении 1/4 растений оказалась с красными цветками, 1/2 – с розовыми и 1/4 – с белыми. Определите генотипы родителей и потомков.

Запишем условие задачи:

Р: ?? х ??

красн. бел.

F_1 : ??

F_2 : 1/4 ?? : 1/2 ?? : 1/4 ??

красн. розов. бел.

Расщепление 1:2:1 в F_2 по фенотипу соответствует расщеплению по генотипу при моногибридном скрещивании в случае неполного доминирования между аллельными генами. При неполном доминировании гомозиготы имеют красную окраску цветков (доминирующая) или белую (рецессивная), гетерозигота

ВОПРОСЫ ДЛЯ ПРОМЕЖУТОЧНОГО КОНТРОЛЯ

- 1) Как называется процесс естественного или искусственного соединения двух генетически разнородных гамет при оплодотворении?
- 2) Как называется совокупность генов, которыми обладает организм?
- 3) Что такое фенотип?
- 4) Как называется скрещивание организмов, отличающихся по одной паре альтернативных признаков?
- 5) Как называется скрещивание организмов, отличающихся по двум парам альтернативных признаков?
- 6) Как называется первый закон Г. Менделя?
- 7) Как называется второй закон Г. Менделя?
- 8) Как называется третий закон Г. Менделя?
- 9) Как называется явление несмешивания аллелей каждой пары альтернативных признаков в гаметах гибридного организма?
- 10) Каким законом Г. Менделя является следующая формулировка: «При моногибридном скрещивании все гибриды F_1 оказываются с доминирующим признаком, а рецессивный признак находится в скрытом состоянии»?
- 11) Каким законом Г. Менделя является следующая формулировка: «Гибриды по двум различающимся признакам образуют семена, из которых половина дает вновь гибридную форму, тогда как другая дает растения, которые остаются константными и в равных долях содержат доминирующий и рецессивный признаки»?
- 12) Как называются константные формы, не дающие расщепления в последующих поколениях?
- 13) Какие формы называются гетерозиготными?
- 14) Что означает термин «доминантный»?
- 15) Что означает термин «рецессивный»?
- 16) Как называются парные гены?
- 17) Что такое локус?

зелёных растений с зелёными гомозиготными, будут зелёными? Сколько из них будут гомозиготными?

13. У люцерны окраска цветков определяется комплементарным взаимодействием двух пар генов А и В. При скрещивании гомозиготных растений с пурпурными и жёлтыми цветками в F₁ было получено 20 растений с зелёными цветками. В F₂ было получено 192 растения, из них 12 – с белыми цветками. Сколько разных фенотипов будет в F₁? Сколько разных фенотипов будет в F₂? Сколько растений с зелёными цветками в F₂ будут доминантными гомозиготами? Сколько растений F₂ с жёлтыми цветками будут гомозиготными? Сколько растений F₂ с пурпурными цветками будут гетерозиготными по одному гену?

имеет промежуточное проявление признака – розовую окраску цветков. Записывается схема скрещивания:

P: AA x aa

красн. бел.

F₁: Aa

F₂: 1/4 AA : 1/2 Aa : 1/4 aa

красн. розов. бел.

Таким образом генотипы родителей будут AA и aa, а у гибридов F₁ – Aa.

Задачи на моногибридные скрещивания

1. Чернокорые особи березы повислой (*Betula pendula* Roth.) встречаются редко. Предположим, что ген, вызывающий чёрную окраску коры, рецессивный – г.

1). При скрещивании белокорой особи с чернокорой в F₁ получены все белокорые деревья. Напишите генотипы родителей.

2). Полученные гибриды скрестили между собой. Что можно сказать о потомках, полученных в F₂? Напишите расщепление по генотипу и фенотипу.

3). Как определить среди белокорых особей гибриды, гетерозиготные по данному признаку? Как называется такое скрещивание?

2. Иммуность к болезни доминирует над поражаемостью. Каким по генотипу и фенотипу будет потомство F₁ и F₂ от скрещивания поражаемого шютте растения с гомозиготным иммунным? Какое потомство следует ожидать от возвратного и анализирующего скрещиваний?

3. Ген, обуславливающий нормальный рост, доминирует над геном карликовости. Какого роста будут потомки F₁ от скрещивания гомозиготного высокого растения с карликовым? Какое потомство следует ожидать от скрещивания гибридов F₁? Какой результат дает возвратное скрещивание F₁ с родительской формой нормального и карликового роста?

4. Зеленая окраска хвои R доминирует над голубой r. Укажите генотипы, фенотипы F₁ и их соотношения в результате следующих скрещиваний: RR x Rr, RR x rr, Rr x Rr, Rr x rr, RR x RR, rr x rr.

5. У ели (*Picea abies* (L.) Karst.) устойчивость к корневой губке (*Fomitopsis annosa*) доминирует над восприимчивостью. Определить характер расщепления гибридов второго поколения (F₂) у ели при скрещивании двух растений, одно из которых гомозиготно по устойчивости к губке, а другое восприимчиво к этому заболеванию.

6. Скрещивание двух нормальных по росту растений дало в F₁ около 3/4 нормальных потомков и 1/4 – карликовых. Каковы генотипы родителей и потомков? Какая часть гибридов F₁ будет стабильно наследовать нормальный рост?

7. При скрещивании растений с нормальными листьями с растениями, имеющими гофрированные листья, во втором гибридном поколении обнаружено 594 растения с нормальными и 198 – с гофрированными листьями. Как можно объяснить этот факт? Какие генотипы имели родительские растения и растения F₁ и F₂? Что ожидается получить в результате анализирующего скрещивания?

8. У сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) имеются особи с темной окраской (f. *melanosperma* Litv.) и светлой окраской семян (f. *leucosperma* Litv.). Предположим, что темная окраска семян доминирует (А) над светлой (а). При опылении черносемянного растения пыльцой белосемянного получили половину растений с черными семенами и половину – с белыми.

1). Определите генотип материнского растения.

2). Определите окраску семян у растений, полученных в результате следующих скрещиваний:

P: ♀ Aa x ♂ Aa

P: ♀ AA x ♂ Aa

P: ♀ aa x ♂ AA

9. При скрещивании двух растений с зеленой хвоей в F₁ оказалось 4584 растения с зеленой хвоей и 1501 – с голубой. Определите генотипы родителей и

Задачи на комплементарное действие генов

10. У тыквы дисковидная форма плодов определяется взаимодействием двух доминантных генов А и В. При отсутствии в генотипе одного из них плоды имеют сферическую форму. При сочетании рецессивных аллелей обоих генов плоды имеют удлиненную форму. Скрестили дигетерозиготное растение с дисковидной формой плодов с растением, имеющим удлиненную форму плодов. Определите генотип и фенотип полученного потомства.

11. Известно, что у льна наследование окраски венчика происходит по типу комплементарного взаимодействия генов. Доминантная аллель А обуславливает окрашенный венчик, а его рецессивная аллель а – неокрашенный венчик, аллель В – голубой венчик, в – розовый венчик. При скрещивании растений льна с генотипом ААВВ, имеющим голубой венчик с растением с генотипом аавв, имеющим белый венчик, в F₁ было получено 15 растений, в F₂ – 32 растения. Определите сколько растений F₁ имели голубую окраску венчика? Определите сколько разных генотипов может обусловить голубую окраску венчика у льна? Определите сколько разных фенотипов было в F₂? Определите сколько растений F₂ имели розовую окраску венчика? Определите сколько растений F₂ имели белую окраску венчика?

12. У ячменя образование хлорофилла, обеспечивающего зеленую окраску растений, обусловлено взаимодействием комплементарных генов А и В, находящимися в доминантном состоянии. Если же в генотипе присутствует ген А или оба гена находятся в рецессивном состоянии, то растения бывают белыми. Если в генотипе присутствует доминантный ген В в сочетании с рецессивными генами аа, то растения бывают желтыми. В результате скрещивания зеленых гетерозиготных растений между собой было получено 16 растений. Определите сколько из полученных растений имели белую окраску? Сколько имели желтую окраску? Сколько зеленых растений будут гетерозиготными по обоим генам? Определите сколько растений из 24, полученных при скрещивании гетерозиготных

наследование признака и найдем количество растений для одного возможного сочетания гамет в этом расщеплении: $960 : 16 = 60$.

Исходя из этого расщепление в опыте: $530 : 60 = 8,8$; $430 : 60 = 7,2$, т.е. примерно 9:7, что соответствует комплементарному взаимодействию генов.

Проверим гипотезу о комплементарном взаимодействии генов, контролирующих алкалоидность с помощью критерия χ^2 :

$$\chi^2 = \frac{(530 - 540)^2}{540} + \frac{(430 - 420)^2}{420} = 0,42;$$

Полученный $\chi^2 = 0,42$ меньше табличного значения при одной степени свободы $\chi^2_{\text{теор}} = 3,84$, что свидетельствует о правомерности гипотезы о комплементарном взаимодействии 2 генов A и B , каждый из которых в отдельности, как и их рецессивы, не влияет на алкалоидность.

Схема скрещивания:

P: $AAbb \times aaBB$

безалк. безалк;

F₁: $AaBb$

алкалоид.

F₂: 9 $A-B$ - алкалоид.

3 $aaB-$

3 $A-bb$

1 $aabb$

безалкалоид.

Ответ. Признак алкалоидности наследуется по типу комплементарного взаимодействия генов с расщеплением 9:7. Генотипы исходных форм: $AAbb$, $aaBB$, F₁: $AaBb$, в F₂ – 9 генотипов, которые дают 2 фенотипических класса: 9($A-B$) – алкалоидные растения и 7 ($3aaB-$, $3A-bb$, $1aabb$) – безалкалоидные растения.

потомков. Какой результат можно ожидать от анализирующего скрещивания обоих родительских растений?

10. При скрещивании между собой растения красноплодной земляники всегда дают потомство с красными ягодами, а растения белоплодной земляники – с белыми ягодами. В результате скрещивания обоих сортов друг с другом получают растения с розовыми ягодами. Какое потомство возникнет при скрещивании между собой двух растений земляники с розовыми ягодами?

11. При скрещивании растений с широкими и узкими листьями получено потомство, имеющее листья промежуточной ширины. Как наследуется форма листа? Какое расщепление можно ожидать от самоопыления и от возвратных скрещиваний особей F₁?

12. У примулы (*Primula* L.) красный цвет (K) доминирует над желтым (k). При скрещивании гомозиготного красного растения с гетерозиготным красным в потомстве получились растения только с красными цветками.

1). Напишите генотипы родителей и потомства.

2.) Как доказать, что один из родителей находится в гетерозиготе по данному признаку? Как называется такое скрещивание?

3). Напишите генотипы родителей и потомства.

13. От скрещивания растений ржи с красными ушками на листьях с растениями с белыми ушками в первом поколении все растения имели красные ушки, а во втором было получено 138 растений с красными и 52 – с белыми ушками. Объясните расщепление. Определите генотипы исходных растений. Какая часть растений F₃ с красными ушками должна быть гомозиготной по этому признаку?

14. По цвету семян у сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) выделен ряд форм от белых до черных. Предположим, что окраска семян наследуется по принципу неполного доминирования и светло-коричневый цвет представляет собой гетерозиготу, белый – рецессивную гомозиготу, черный – доминантную гомозиготу. При каком скрещивании в потомстве получатся растения с черными, белыми и со светло-коричневыми семенами в соотношении 1:2:1?

15. Селекционер получил 1000 семян томатов. 242 растения, выросшие из этих семян, оказались карликовыми, а остальные – нормальной высоты. Определите характер наследования высоты растений, а также фенотипы и генотипы растений, с которых собраны эти семена.

16. Допустим, что у дуба черешчатого эллиптическая форма желудей доминирует над бочковидной. Напишите генотипы всех растений в следующих скрещиваниях:

- эллиптическая х бочковидная – все потомки эллиптические;
- эллиптическая х бочковидная – половина потомков эллиптическая;
- бочковидная х бочковидная – потомки только бочковидные.

17. В популяциях сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) выделено 3 типа апофиза семенных чешуй шишек: вдавленный (f. plana), выпуклый (f. gibba) и крючковатый (f. гевеха). Если выпуклый апофиз принять за гетерозиготу, а вдавленный и крючковатый за рецессивную и доминантную гомозиготу, то какое потомство получится, если скрестить между собой:

- а) два дерева с вдавленными апофизами;
- б) деревья с крючковатым апофизом;
- в) деревья с выпуклым и вдавленным апофизом;
- г) деревья с вдавленным и выпуклым апофизом;
- д) деревья с выпуклым апофизом между собой?

18. При скрещивании коричневой норки с серой – потомство коричневое. В F_2 получено 47 коричневых и 15 серых. Какой признак доминирует? Сколько будет гомозигот среди 47 коричневых и 15 серых? Как это определить?

19. При скрещивании плосковетвистой и щетковидной елей образуется ель с гребенчатым типом ветвлений? В популяции их соотношение соответствует соотношению при неполном доминировании 1:1:2. Предположим, что щетковидный тип ветвления контролируется доминантными генами. Напишите генотипы всех типов ветвления. Какое потомство образуется при следующих скрещиваниях:

ных в F_1 с генотип $L_1l_1L_2l_2L_3l_3$ с растениями, имеющими все три пары генов в рецессивном состоянии, было получено в F_2 40 растений. Какую высоту имели растения, полученные в F_1 ? Определите сколько разных фенотипов было получено в F_2 ? Определите сколько растений будут иметь высоту 18 см? Определите сколько растений будут иметь высоту в пределах 60-70 см? Определите сколько растений F_2 будут иметь только нерасщепляющееся потомство?

9. Предположим, что у человека различие в цвете кожи обусловлено двумя парами полимерных генов. Чёрная окраска определяется двумя парами доминантных генов, белая окраска – двумя парами рецессивных генов. Присутствие в генотипе 3 доминантных генов обуславливает тёмную окраску кожи, 2 доминантных генов – смуглую окраску и 1 доминантного гена – светлую окраску кожи. От брака смуглой девушки, имеющей генотип $A_1a_1A_2a_2$, с белокожим юношей было получено 8 детей. Определите сколько рецессивных генов содержится в генотипе юноши? Определите сколько разных фенотипов получено при этом браке? Сколько детей будут иметь смуглую окраску кожи, а сколько светлую окраску кожи? Сколько детей от брака светлокожих родителей дадут нерасщепляющееся потомство?

Комплементарное действие генов

Пример 3.

При скрещивании безалкалоидных форм узколистного люпина все растения в F_1 оказались алкалоидные, в F_2 произошло расщепление в соотношении 530 алкалоидных и 430 безалкалоидных. Как наследуется признак алкалоидности? Определите генотипы исходных растений, гибридов F_1 и F_2 .

Решение:

В F_1 наблюдается единообразие гибридов, что свидетельствует о гомозиготности родительских растений. Т.к. у растений F_1 наблюдается новое проявление признака, то признак контролируется, вероятно, не одной парой аллелей. В F_2 получено 2 фенотипических класса, но наследование алкалоидности не моногенное (соотношение фенотипов 3:1 не наблюдается). Предположим дигенное

Ответ. Признак контролируется 2 генами, взаимодействующими по типу простой полимерии. Генотипы родителей: $A_1A_1A_2A_2$, $a_1a_1a_2a_2$, F_1 : $A_1a_1A_2a_2$, F_2 : $15(9A_1A_2 + 3A_1a_2a_2 + 3a_1a_1A_2) : 1a_1a_1a_2a_2$.

Задачи на полимерию

6. У некоторых сортов пшеницы красная окраска зерна контролируется двумя парами полимерных доминантных генов. Два доминантных полимерных гена в гомозиготном состоянии ($A_1A_1A_2A_2$) дают темно-красную окраску зерен, один доминантный ген (A_1 или A_2) обуславливает бледно-красную, три – красную окраску зерен. При скрещивали растения, имеющего темно-красную окраску зерен, с гибридом, полученным в F_1 , имеющим светло-красную окраску зерен, получили 40 растений F_2 . Определите сколько разных генотипов получится при таком скрещивании? Определите сколько разных фенотипов будут иметь растения, полученные в F_2 ? Определите сколько растений будут иметь темно-красную окраску зерен, а сколько красную окраску? Определите сколько растений при самоопылении будут давать в потомство только с темно-красной окраской зерновки?

7. У пшеницы яровость определяется двумя доминантными полимерными генами A_1 и A_2 , а озимость – их рецессивными аллелями a_1 и a_2 . В наибольшей степени яровость проявляется в генотипах $A_1A_1A_2A_2$, а озимость – при сочетании генов $a_1a_1a_2a_2$. Сколько доминантных генов имеет растение в генотипе, если при самоопылении в потомстве на 3 яровые формы было получено 1 озимая?

8. У пшеницы высота растений контролируется 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 3 пар генов карликовости ($l_1l_1l_2l_2l_3l_3$) растения имеют высоту 18 см, а при наличии всех генов в доминантном состоянии растения имели высоту 120 см. Для производства предпочтительнее растения, имеющие длину соломины 60-70 см. При скрещивании растений, получен-

- а) щетковидной ели с гребенчатой;
- б) щетковидной ели между собой;
- в) гребенчатой ели между собой;
- г) плосковетвистой и гребенчатой.

20. У томатов кожица плодов может быть гладкой или опушенной. Один сорт имеет плоды гладкие, другой – опушенные. При их скрещивании F_1 имеет гладкие плоды, в F_2 – 174 растения с опушенными и 520 с гладкими плодами. Как наследуется опушенность? Что будет в обоих F_2 ?

21. Среди большого числа нормальных растений кукурузы было обнаружено одно карликовое растение, которое скрестили с исходным нормальным растением. В первом поколении от этого скрещивания все растения оказались нормальными, а в F_2 – 67 нормальных и 19 карликовых. Как наследуется карликовость? Как объяснить появление исходного карликового растения? Какой результат вы ожидаете получить от самоопыления карликовых растений?

22. Комолость (безрогость) доминирует у крупного рогатого скота над рогатостью. Комолый бык скрещен с тремя коровами. От скрещивания с рогатой коровой (1) получен рогатый теленок, от скрещивания с рогатой коровой (2) получен комолый теленок и от скрещивания с комолой коровой (3) получен рогатый теленок. Каковы наиболее вероятные генотипы всех родительских особей, и какое потомство можно ожидать в дальнейшем от каждого из этих скрещиваний.

23. При скрещивании пегих кроликов со сплошь окрашенными – в потомстве только пегие крольчата. В F_2 – 23 пегих крольчата и 8 со сплошной окраской. Какой признак доминантен? Сколько крольчат из 23 пегих гомозиготны?

Дигибридные скрещивания

Пример 3.

Белокорая береза повислая имеет плакучую форму кроны, а чернокорая – раскидистую, т.е. особи отличаются по двум парам признаков – окраске коры (белая и черная) и форме кроны (плакучая и раскидистая). При скрещивании их

между собой гибриды имеют белую кору и плакучую форму, т.е. проявляется первый закон Менделя – единообразие гибридов F_1 , или закон доминирования. Поскольку белая окраска кроны доминирует над черной, то аллель белого цвета можно обозначить А, черного а. Плакучая форма кроны доминантная и ее аллель обозначается буквой В, раскидистая – в.

Генотипы родителей Р: ♀ ААВВ х ♂ аавв
 Фенотипы родителей: белокорая чернокорая
 плакучая раскидистая
 Гаметы G: АВ ав
 Генотип потомства F_1 : АаВв
 Фенотип потомства F_1 : белокорая плакучая

Дальнейшее расщепление в F_2 приведено в табл. 1.6.

Таблица 1.6

Комбинация гамет и характер расщепления в F_2 при дигибридном скрещивании

Женские гаметы ♀ Мужские гаметы ♂	АВ	Ав	аВ	ав
АВ	ААВВ белокорая плакучая	ААВв белокорая плакучая	АаВВ белокорая плакучая	АаВв белокорая плакучая
Ав	ААВв белокорая плакучая	ААав белокорая раскидистая	АаВв белокорая плакучая	Аавв белокорая раскидистая
аВ	АаВВ белокорая плакучая	АаВв белокорая плакучая	ааВВ чернокорая плакучая	ааВв чернокорая плакучая
ав	АаВв белокорая плакучая	Аавв белокорая раскидистая	ааВв чернокорая плакучая	Аавв чернокорая раскидистая

5. У лука пурпурная окраска чешуй контролируется доминантным аллелем Р, а белая – рецессивным аллелем р. В присутствии гена-ингибитора I пурпурная окраска чешуй не проявляется. Рецессивный ген i не оказывает влияние на проявление окраски. При скрещивании чистосортных растений, имеющих белую окраску чешуй, с растениями, имеющими генотип $iipr$, было получено 12 растений F_1 , от самоопыления которых было получено 160 растений F_2 . Определите сколько разных фенотипов будут иметь растения, полученные в F_1 ? Определите сколько растений F_1 будут иметь белую окраску чешуй? Определите сколько растений F_2 будут иметь пурпурную окраску чешуй? Сколько растений F_2 , имеющих пурпурную окраску чешуй, дадут нерасщепляющееся потомство? Сколько растений F_2 , имеющих белую окраску чешуй, дадут нерасщепляющееся потомство?

Полимерия

Пример 2.

У пастушьей сумки стручок может быть треугольной и округлой формы. При скрещивании гомозиготной формы с треугольным стручком с растением, имеющим округлый стручок, в F_1 все растения имели треугольный стручок, а в F_2 наблюдалось расщепление 15 растений с треугольными стручками и 1 – с округлыми. Определите генотипы исходных растений, генотипы растений, полученных в F_1 и F_2 .

Решение:

Расщепление 15 : 1 может быть в случае 16 комбинаций гамет. Следовательно, растения F_1 дигетерозиготны, т.е. $A_1A_1A_2A_2$. Они могут быть получены при скрещивании гомозиготных растений $A_1A_1A_2A_2 \times a_1a_1a_2a_2$. 1/16 часть растений представляет собой двойной рецессив $a_1a_1a_2a_2$. Такое расщепление наблюдается при простой полимерии, т.е. когда число доминантных аллелей не влияет на степень выраженности признака.

2. У тыквы окраска плодов наследуется по типу эпистаза. Ген А обуславливает жёлтую окраску плодов, ген а – зелёную. Ген-ингибитор I в доминантном состоянии подавляет проявление окраски и обуславливает белую окраску плодов. Ген i не влияет на проявление окраски. При скрещивании белоплодного растения, имеющего генотип ПАА, с растением, имеющим зелёные плоды, в F₁ было получено 12 растений, а в F₂ – 144 растения. Определите сколько растений F₁ имели белую окраску плодов? Сколько разных фенотипов было получено в F₂? Сколько растений F₂ имели жёлтые плоды и сколько зелёные плоды? Сколько белоплодных растений F₂ были гомозиготными?

3. У некоторых линий кукурузы окраска зерен наследуется по типу эпистаза. Ген А обуславливает развитие пурпурной окраски, его рецессивный аллель а – белой окраски. Ген-ингибитор I подавляет проявление окраски, ген i не влияет на проявление окраски. При скрещивании линии с генотипом ПАА с линией, имеющей генотип ііаа, получено 16 растений F₁. От самоопыления гибридов F₁ получено 196 зерновок F₂. Определите сколько растений F₁ имели белую окраску эндосперма? Определите сколько разных фенотипов было получено в F₂? Определите сколько растений F₂ имели пурпурную окраску, а сколько белую? Сколько растений F₂, имеющих белую окраску, давали нерасщепляющееся потомство по этому признаку?

4. У льна форма лепестков наследуется по типу эпистаза. Ген А обуславливает гофрированную форму лепестков, ген а – гладкую. Ген-ингибитор I подавляет действие гена А, ген i не оказывает влияние на форму лепестков. При скрещивании растения с гладкими лепестками, имеющими генотип ІіАа, с растением, имеющим гофрированную форму лепестков и генотип ііАа, было получено 24 растения. Определите сколько разных генотипов и фенотипов получится при таком скрещивании? Сколько растений будут иметь гофрированную форму лепестков? Определите сколько растений, имеющих гофрированную форму лепестков, дадут нерасщепляющееся потомство? Определите сколько растений с гладкими лепестками дадут нерасщепляющееся потомство?

Теперь можно написать генотипы исходных родителей. Особь белокорая с плакучей формой кроны имеет генотип ААВВ, с черной корой и раскидистыми ветвями – аавв. Эти генотипы дадут по одному типу гамет соответственно с генами АВ и ав, по одному гену от каждой аллельной пары. На основе этих гамет будет получен такой генотип гибрида – АаВв. Этот гибрид гетерозиготен по двум парам аллелей. Неаллельные гены находятся в негомологичных хромосомах: А и а в одной гомологичной паре, В и в – в другой. Две негомологичные хромосомы при образовании гамет в мейозе расходятся независимо друг от друга, образуя четыре гаметы, в которых с равной вероятностью осуществляются возможные комбинации разных генов. Например, аллель А будет комбинироваться с равной вероятностью и с В, и с в. Поэтому гибрид АаВв равновероятно может иметь следующие четыре типа гамет как у яйцеклеток, так и у спермиев – АВ, Ав, аВ, ав. При скрещивании удобно пользоваться решеткой Пеннета, где в левой вертикальной колонке вписывают мужские типы гамет, в верхней горизонтальной строке – женские типы гамет. В клетках таблицы, находящихся на пересечении строк и столбцов, записывают по типам гамет соответствующие генотипы и фенотипы F₂.

Анализ расщепления по решетке Пеннета выявил, что отдельные пары признаков расщепляются как и при моногибридном скрещивании – 3:1, хотя в первом поколении все гибриды были одинаковы по генотипу и фенотипу. Здесь проявляется второй закон Менделя – закон расщепления. Например, по окраске коры было 12 белых и 4 черных березы, по форме кроны – 12 деревьев с плакучей кроной и 4 с раскидистой.

Это расщепление представляет собой отражение независимых расщеплений по каждой паре признаков. Если как бы перемножить два моногибридных расщепления:

3 белокорых : 1 чернокорая,

3 плакучих: 1 раскидистая,

то получится дигибридное расщепление по фенотипу – 9 белокорых плакучих, 3

чернокорых плакучих, 3 белокорых раскидистых, 1 чернокорое раскидистое.

Следовательно, в F_2 дигибридного скрещивания отдельные пары признаков ведут себя независимо, комбинируясь во всех возможных сочетаниях. Независимое наследование признаков – третий закон Менделя.

Образование новых комбинаций признаков называется комбинативной изменчивостью. Так, в F_2 , благодаря комбинативной изменчивости, кроме исходных родительских признаков, появилась новая группа признаков – белокорые деревья с раскидистой кроной и чернокорые с плакучей кроной.

По генотипу расщепление по обоим парам аллелей в данном скрещивании носит следующий характер: $1AABV : 2AaBV : 2AABv : 4AaBv : 1Aavv : 2Aavv : 1aaBV : 2aaBv : 1aavv$.

Числовые отношения, установленные Г. Менделем при образовании гамет, распределении классов по фенотипу и генотипу, являются следствием случайного распределения равновероятных сочетаний.

Задачи на дигибридные скрещивания

24. Скрещивается растение, гомозиготное по доминантным генам, нормального роста с зеленой окраской шишек с низкорослым растением с красными шишками. Определите генотипы и фенотипы гибридов F_1 и F_2 .

25. Сосна с плоским апофизом шишек (А) и черными семенами (В) скрещена с сосной, имеющей крючковатый апофиз (а) и белые семена (в). Определить генотипические и фенотипические классы в F_2 .

26. У персика опушенный плод В доминирует над гладкими b, а белая мякоть плода Д – над желтой d.

Скрестили два гомозиготных растения персика: у одного плоды голые с белой мякотью, а у другого – опушенные с желтой мякотью. Определите генотипы и фенотипы родителей и гибридов F_1 и F_2 . Каковы ожидаемые результаты от обоих беккроссов?

		сер.		бел.	
$P_a : \text{♀ } AaBv \times \text{♂ } aavv$					
$F_a :$	$\begin{array}{c c} & \text{♀} \\ \text{♂} & \end{array}$	AB	Av	aB	av
	av	AaBv сер.	AaBv бел.	aaBv чер.	aavv бел.
1 серых : 2 белых : 1 черных					

1) Количество разных генотипов среди серых животных в F_2 – четыре: $1AABV : 2AABv : 2AaBV : 4AaBv$.

2) Число животных в F_a , имеющих белую окраску:

$$\frac{1}{4} \cdot 80 = 20$$

20 – генотип AaBv	40 животных
20 – генотип aavv	

3) Количество животных, полностью гомозиготных, в F_a :

$$\frac{1}{4} \cdot 80 = 20$$

4) Количество животных, имеющих черную окраску:

$$\frac{1}{4} \cdot 80 = 20$$

5) Число типов гамет у серой свинки из F_1 – 4 (AB, Av, aB, av).

О т в е т: 1) 4; 2) 40; 3) 20; 4) 20; 5) 4.

Задачи на эпистаз

1. У овса чёрная окраска семян контролируется доминантным геном А, а серая окраска – доминантным геном В. Ген А является эпистатичным по отношению к гену В. При отсутствии в зиготе обоих доминантных генов проявляется белая окраска семян. При скрещивании двух растений, выросших из серых зёрен, получили серые и белые зерна в отношении 3 : 1. Определите генотипы исходных родительских форм. При самоопылении растения, выросшего из чёрного зерна, получили чёрные, серые и белые зерна в отношении 12 : 3 : 1. Определите генотип исходного растения.

ЗАДАЧИ НА ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИ НЕАЛЛЕЛЬНОМ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ГЕНОВ

Эпистаз

Пример 1.

При скрещивании серых морских свинок с белыми получили серое потомство, а в F_2 оказалось 134 серых, 46 черных, 59 белых морских свинок. При анализирующем скрещивании гибридов F_1 с рецессивной формой было получено 80 животных.

В о п р о с ы:

- 1) Сколько разных генотипов было получено среди серых животных F_2 ?
- 2) Сколько животных F_a^* имели белую окраску?
- 3) Сколько полностью гомозиготных животных было в F_a ?
- 4) Сколько животных F_a имели черную окраску?
- 5) Сколько разных типов гамет может образовать серая свинка F_1 ?

Д а н о :
А – серые
а – черные
В – проявитель
в – супрессор
Р: ♀ сер. х ♂ бел.
↓
 F_1 – серые
 F_2 134 сер. : 46 чер. : 59 бел.
 F_a – 80 животных
Най ти :
1) количество разных генотипов серых живот. в F_2 – ?
2) количество в F_a животных с белой окраской – ?
3) количество полностью гомозиготных в F_a – ?
4) количество в F_a животных с черной окраской – ?
5) количество типов гамет у серой свинки F_1 – ?

Р е ш е н и е :
Задача на рецессивный эпистаз, так как расщепление во втором поколении равно 9 : 4 : 3.

P_1 : ♀ ААВВ х ♂ аавв
♂
♀
Г
 F_1 : ♂ АаВв
♀ АаВв
серые

P_2 : ♀ АаВв х ♂ АаВв
сер. сер.

♀ \ ♂	АВ	Ав	аВ	ав
АВ	ААВВ сер.	ААВв сер.	АаВВ сер.	АаВв сер.
Ав	ААВв сер.	ААвв бел.	АаВв сер.	Аавв бел.
аВ	АаВВ сер.	АаВв сер.	ааВВ чер.	ааВв чер.
ав	АаВв сер.	Аавв бел.	ааВв чер.	аавв бел.

9 серых : 4 белых : 3 черных

* F_a – потомство, полученное при анализирующем скрещивании.

27. Пирамидальная форма кроны дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) встречается редко. Величина листовой пластинки у этой формы меньше, чем у видовой формы (раскидистых с крупным листом). В потомстве дуба с раскидистой кроной и с крупным листом выщепились растения с пирамидальной формой кроны и мелкими листьями. Напишите все полученные генотипы и фенотипы потомства.

28. Скрещивание двух растений персика, имеющих опушенные плоды с белой мякотью, дало 56 растений с опушенными плодами и белой мякотью, 19 – с голыми плодами и белой мякотью и 6 – с голыми плодами и желтой мякотью.

Определите генотипы родителей и потомков. Какую часть от всего потомства составят гомозиготные растения с опушенными плодами и белой мякотью? Доминируют опушенность и белая мякоть плодов.

29. При скрещивании осины (*Populus tremula* L.) с тополем белым (*Populus alba* L.) был получен гибрид, встречающийся в природных популяциях – тополь серый или сереющий (*Populus canescens* Sm.). Осина имеет колонновидный ствол с зеленовато-серой корой, а тополь белый – сбежистый ствол со светлой корой. Обозначив колонновидный ствол и белый цвет коры как доминантную гомозиготу ААВВ, напишите генотипы родителей и потомков. Опишите фенотип тополя серого по указанным выше признакам. С помощью решетки Пеннета напишите генотипы гибридов, полученные при опылении тополя серого между собой. Какое расщепление по фенотипу при этом происходит?

30. При скрещивании растения с конусовидными шишками и серыми семенами с растением, имеющим шаровидные шишки и коричневые семена, в первом гибридном поколении все растения оказались с яйцевидными шишками и коричневыми семенами. Объясните результаты опыта. Какое потомство ожидается от самоопыления гибридов первого поколения?

31. Скрещивание нормальных по росту и устойчивых к шютте растений с карликовыми поражаемыми дало в F_1 497 нормальных устойчивых, 494 нормальных поражаемых, 498 карликовых устойчивых и 492 карликовых поражае-

мых растений. Определите генотипы родителей и потомков. Какое потомство получится от самоопыления нормального устойчивого родительского растения?

Нормальный рост и устойчивость к шютте доминируют над карликовостью и поражаемостью.

32. Нормальный рост N доминирует над карликовостью n, а зеленая окраска хвои O над голубой o.

Укажите генотипы, фенотипы и их соотношения в результате следующих скрещиваний: Nn^{oo} x nn^{OO}, NN^{OO} x nn^{oo}, nn^{OO} x NN^{Oo}, Nn^{Oo} x NN^{OO}, Nn^{Oo} x Nn^{Oo}, Nn^{Oo} x nn^{oo}.

33. У овса нормальный рост доминирует над гигантизмом, а раннеспелость – над позднеспелостью. Признаки наследуются независимо. Скрещиваются раннеспелое растение с нормальным ростом с позднеспелым гигантом. Исходные растения гомозиготны. В каком поколении и с какой вероятностью появятся гомозиготные раннеспелые гиганты?

34. Конусовидная форма шишки K неполно доминирует над шаровидной – k, гетерозигота (Kk) имеет яйцевидную форму шишки; коричневая окраска семян G полно доминирует над серой g.

Укажите генотипы, фенотипы и их соотношения в результате следующих скрещиваний: KKGG x kkgg, KkGG x Kkgg, KkGg x KKGG, KkGg x Kkgg, KkGg x KkGg, KkGg x kkgg.

35. При скрещивании растения с конусовидными шишками и голубой хвоей с растением, имеющим шаровидные шишки и зеленую хвою, все гибриды F₁ имели яйцевидные шишки и зеленую хвою. Самоопыление гибридов F₁ дало в F₂ 8 растений с конусовидными шишками, 15 – с яйцевидными и 9 – с шаровидными, 24 растения с зеленой хвоей и 8 – с голубой. Определите генотипы родителей и потомков. Сколько растений с конусовидными шишками и голубой хвоей получилось в F₂?

36. Скрещивались две породы тутового шелкопряда, которые различались следующими двумя признаками: одна из них дает одноцветных гусениц, плету-

при появлении мутаций. Такие гены получили название *супрессоры*. Показано, что явление супрессии может быть результатом второй мутации в том же гене.

В присутствии супрессоров некоторые гены не могут проявлять своего действия. Причем такие супрессоры часто не оказывают никакого другого заметного влияния на фенотип. В широком смысле, по мнению Н.П. Дубинина (1986), в категорию супрессоров необходимо отнести и явление эпистаза.

Например, есть ген **D**, который определяет интенсивность пигментации, мышей, кошек и других животных. В доминантном состоянии (генотип **DD** или **Dd**) этот ген позволяет проявляться окраске, тогда как в рецессивном состоянии (генотип **dd**) даже при наличии доминантных генов, определяющих синтез пигмента (генотип **СС** или **Cc**), будет наблюдаться эффект «разведения» окраски шерсти, например появление молочно-белой окраски у мышей. У лошадей ген **C** наследуется по принципу неполного доминирования и поэтому его проявление будет иметь следующие особенности.

Контрольные вопросы

1. Дайте определение аллельного и неаллельного взаимодействия генов. В каких формах они могут проявляться?
2. Охарактеризуйте явление эпистаза. Покажите его на примере окраски плодов тыквы с помощью решетки Пеннета.
3. Опишите явление полимерии. Покажите на примере окраски зерен у пшеницы расщепление в F₂ в случае полимерии. Используйте для этого решетку Пеннета.
4. Покажите соотношение фенотипов при полимерии в случае двух и трех пар полимерных генов.
5. Что такое комплементарное действие генов? Приведите пример. Как можно объяснить данное явление? Используйте при доказательстве решетку Пеннета.
6. В чем заключается действие генов-модификаторов и генов-супрессоров?

Гены-модификаторы – это гены, влияющие на проявление признаков (количественных или качественных), контролируемых другими неаллельными генами.

Например, у томата рецессивный ген, вызывающий в гомозиготном состоянии прекращение верхушечного роста после образования первого соцветия, при скрещивании с одними сортами проявляет свое действие в 100% случаев. При скрещивании же с другими сортами, т.е. на ином генном фоне, его эффект сводится к минимуму: подавляющее большинство гибридов продолжает рост до образования седьмого соцветия.

Любые гены в организме в одно и то же время могут быть генами «главного действия» по одним признакам и генами-модификаторами по другим. Теоретически любой ген, взаимодействуя с остальными, должен модифицировать проявление любого гена. Однако существуют группы генов, которые отчетливо показывают свое модифицирующее действие на проявление отдельных генов. У таких генов-модификаторов часто не обнаруживается их самостоятельное действие на особь. Об их существовании мы узнаем по их влиянию на другие гены.

По типу своего действия гены-модификаторы представлены двумя категориями: 1) гены, усиливающие проявление признака, детерминированного другим геном; 2) гены, ослабляющие действие другого гена.

Особое значение приобретает действие генов-модификаторов в генетике количественных признаков.

Изменчивость по количественным признакам свойственна особям любой популяции внутри вида, сорта или породы. Отчасти эта изменчивость вызвана влиянием внешней среды, однако в большей мере (как считает Н. П. Дубинин, 1986) ее появление вызвано расщеплением по генам-модификаторам.

Еще в 1920 году А. Стертевант показал, что имеются гены, которые полностью или частично восстанавливают нормальное развитие особи, изменяемое

ших желтые коконы, а другая – полосатых гусениц, плетущих белые коконы. В первом поколении все гусеницы были полосатыми и плели желтые коконы. Во втором поколении получилось следующее расщепление: 6385 полосатых гусениц, плетущих желтые коконы, 2147 – полосатых с белыми коконами, 2099 – одноцветных с желтыми коконами и 691 – одноцветная с белыми коконами. Определите генотипы исходных форм и потомства первого и второго поколений.

37. Можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis* L.) – двудомное растение. Плакучая форма (f. *pendula* Carr.) встречается редко, также редко встречается золотистая форма окраски хвои (f. *aurea* Nichols.). При скрещивании растения, имеющего плакучую форму кроны и зеленую хвою, с обычной формой кроны и золотистой хвоей в потомстве F_1 все гибриды имеют обычную форму кроны и зеленую хвою. Какое расщепление по генотипу и фенотипу получится, если гибриды скрестить между собой?

Полигибридные скрещивания

При решении задач на полигибридное скрещивание пользуются следующими формулами:

2^n – количество типов гамет;

2^n – количество фенотипических классов при полном доминировании;

3^n – количество генотипических классов.

где n – количество гетерозиготных локусов в генотипе.

Пример 4.

В генотипе $AaBbCcdd$ – два гетерозиготных локуса – Aa и Cc и два гомозиготных – BB и dd . Генотип $AaBbCcdd$ может образовать $2^2 = 4$ типа гамет, $2^2 = 4$ фенотипических класса при полном доминировании, $3^2 = 9$ фенотипических классов при неполном доминировании и $3^2 = 9$ генотипических классов.

Пример 5.

Запишите генетические типы гамет растения, имеющего следующий генотип: $AaBbCcddEE$.

Генотипы гамет удобно расписывать, пользуясь следующей схемой:

Генотип родител я	AaBbccDDEe							
Схема расщеп- ления	A				a			
	B		b		B		b	
	c		c		c		c	
	D		D		D		D	
Гено- типы гамет	E	e	E	e	E	e	E	e
	ABcD E	ABcD e	AbcD E	AbcD e	aBcD E	aBcD e	abcD E	abcD e

Задачи на полигибридные скрещивания

38. Растение имеет генотип:

- AA Bb CC Dd Ee
- aa BB Cc Dd Ee
- Aa bb Cc Dd EE
- CC Dd Ee ff Gg
- Dd Ee Ff Jj Kk
- dd Ee FF Gg Kk
- dd ee Ff Gg KK
- Ee Ff Gg
- KK Ll Mm Nn
- Kk Ll Mm Nn

Определите количество генотипов гамет, генотипических классов и фенотипических классов при полном и неполном доминировании между аллельными генами, образующихся при самоопылении этого растения. Напишите генотипы гамет.

39. Скрещиваются особи AaBBccDd x aавссdd. Какую часть в потомстве составят особи со следующим генотипом:

- AaBBccdd;

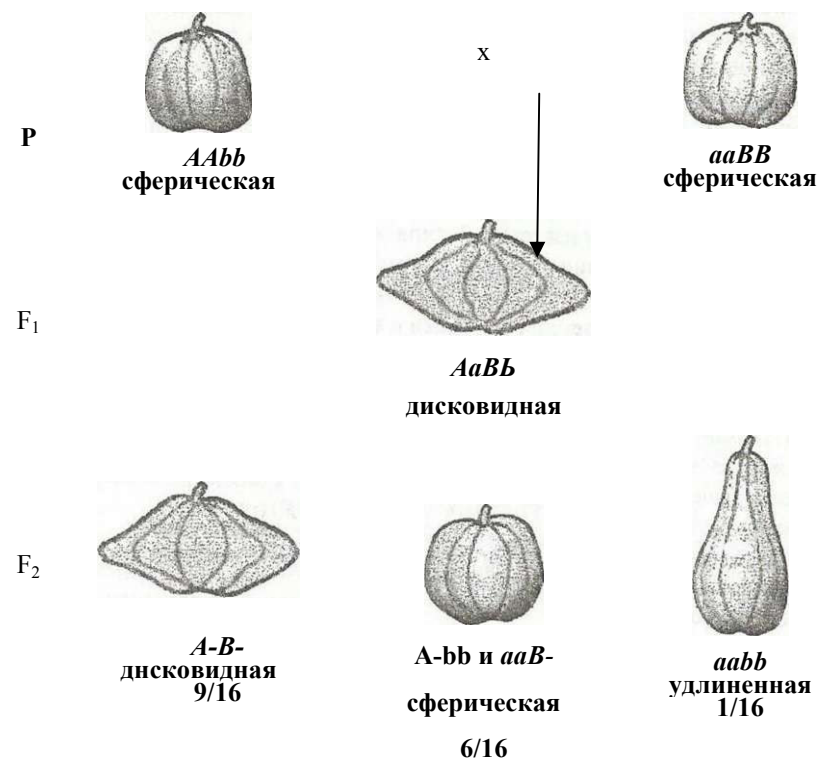


Рисунок 2.4 – Комплементарное взаимодействие генов, определяющих форму плода тыквы (С.Г. Инге-Вечтомов. 1989)

Наряду с генами «основного действия» на развитие любого признака оказывают действие и другие гены, влияние которых далеко не всегда удастся установить. Эти гены не определяют какую-либо конкретную реакцию или развитие признака, но они способны усиливать (усилители) или ослаблять (ингибиторы), т.е. модифицировать проявление действия «основных», или главных, признаков. Такие неаллельные гены, усиливающие или ослабляющие действие главного гена, называются генами-модификаторами. Понятие *генов-модификаторов* сформулировал К. Бриджес в 1919 году.

Этот тип наследования так же хорошо изучен на кукурузе. Три пары неаллельных и несцепленных генов контролируют пурпурную окраску зерен кукурузы. У генотипов **AACCRR**, **AaCCRR**, **AACcRR**, **AACCRr**, **AaCCRr** и других до **AaCcRr** зерна пурпурные. Пурпурность определяется взаимодействием генов-доминантов **A**, **C**, **R**. У растений, содержащих хотя бы один ген в гомозиготном состоянии, например, **aaCCRr** или **AaccRR** и т.д. семена белые из-за того, что нет одного доминантного гена.

Скрещивание доминантных гомозигот (пурпурнозерных) с рецессивными гомозиготами (белозерными) дает в F_1 тригетерозиготное (пурпурнозерное) потомство:



В F_2 будет расщепление в соотношении **27 окрашенных: 37 белых**.

Известны и более сложные случаи, когда один или оба дополнительных гена проявляются самостоятельно. В соответствии с этим, характер расщепления в F_2 будет отличаться. Оно может давать численные отношения **9:3:4**, например, при наследовании окраски луковиц у лука, **9:6:1**, например, наследование формы плода у тыквы (рис. 2.4) и др.

2.4. Модифицирующее влияние генов

В процессе развития во всех организмах происходят реакции взаимодействия между многочисленными белками-ферментами, которые вырабатываются под контролем генов. Однако при этом один фермент оказывает более сильное влияние на развитие какого-то одного признака, чем на все остальные. Большинство генов любого организма свойственно такое второстепенное действие на развивающийся признак, установить такое действие очень сложно. Поэтому устанавливаемая в процессе наследования связь между геном и признаком отражает одно из наиболее видимых основных проявлений действия гена.

- $AaBbCcDd$;
- $aaBbccDd$;
- $AaBBccDd$;
- $aabbccdd$?

40. Скрещиваются особи $AaBbCc \times AaBbCc$. Какую часть в потомстве составят особи с генотипом:

- $AAввСС$;
- $AaBbCc$;
- $aаввCc$?

41. Скрещивается растение томата, гомозиготное по признакам высокого стебля, красной окраски плодов с гладкой кожурой с карликовым растением, имеющим желтые опушенные плоды. Укажите генотипы родительских растений. Определите генотип и фенотип потомства. Какая часть F_2 – красные гладкие плоды и высокий стебель? Какая часть F_2 будет гомозиготна по всем трем признакам?*

42. У огородника есть два сорта томатов: один с красными многогнездными плодами и карликовым ростом, другой с желтыми многогнездными плодами и высоким ростом. Он хочет вывести сорт с красными многогнездными плодами и высоким ростом, для чего предполагает скрестить имеющиеся сорта. Какая часть F_2 от этого скрещивания будет иметь желаемый фенотип? Какая часть из них будет гомозиготна по трем признакам? Как определить, какие из растений по интересующим нас признакам гомозиготны?*

43. У гороха гладкая форма семян **A** доминирует над морщинистой **a**, желтая окраска семян **B** над зеленой **b** и красная окраска цветков **C** над белой **c**. Определите генотипы и фенотипы потомства в каждом из следующих скрещиваний: а) $AaBbCc \times aаввсс$; б) $AaBbCC \times aaBвсс$, в) $AABBCc \times AaBbCC$; г) $AaввСС \times aaBвсс$; д) $aаввсс \times AaввCc$.

44. Гетерозиготная особь с генотипом $AaBbCcDd$ скрещена с гомозиготной рецессивной особью. Определите число классов по генотипу в полученном

потомстве. Какая часть потомства имеет все четыре доминантных гена? Какая часть потомства имеет все четыре рецессивных гена?

* У томатов красный цвет плодов доминирует над желтым, двугнездность над многгнездностью, гладкая кожура над опушенной, высокий стебель над карликовым. Признаки наследуются независимо.

При самоопылении гибридов F_1 или скрещивании их между собой в F_2 идет расщепление в отношении: **9 красноцветковых : 7 белоцветковых**.

Такой результат можно объяснить предположив, что красная окраска цветков у душистого горошка обусловлена совместным действием в генотипе двух комплементарных доминантных генов (**A** и **B**), каждый из которых в отдельности может давать только белую окраску цветков. При отсутствии в генотипе хотя бы одного из них красящий пигмент не образуется. Рассмотрим это на решетке Р. Пеннета (рис. 2.3).

В семи сочетаниях гамет, как видно, в зиготу попадает только один доминантный ген из двух взаимодействующих аллельных пар (**A** и **B**), поэтому они дают белоцветковые формы, а в девяти сочетаниях находятся оба доминантных гена **A** и **B** – они дают красноцветковые формы.

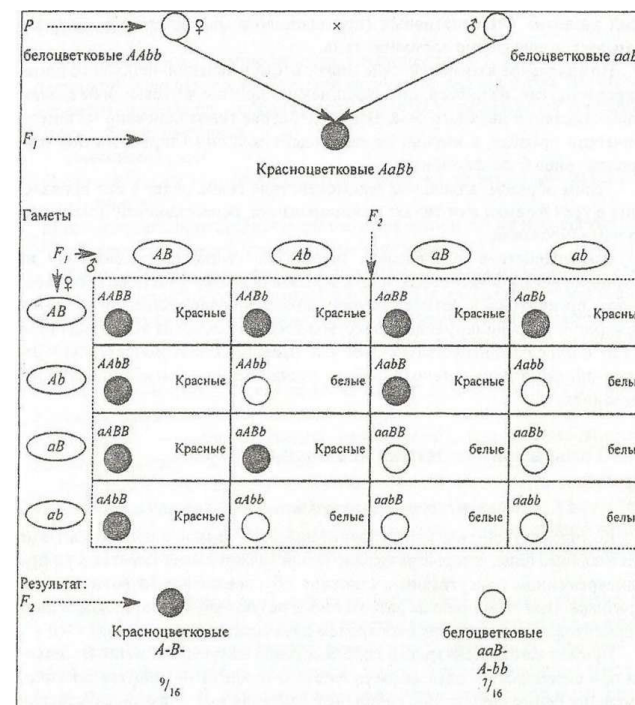


Рисунок 2.3 - Сочетание гамет при комплементарном действии генов и окраска цветков у душистого горошка в F_2

Комплементарное взаимодействие двух генов можно обозначить в виде формулы:



Примеры комплементарного взаимодействия генов приведены в табл. 2.1.

Таблица 2.1

Расщепление признаков при комплементарном взаимодействии генов

Расщепление в F_2	Примеры
9 : 7	Появление у душистого горошка потомства, имеющего цветки пурпурной окраски, при скрещивании родительских форм с белыми цветками. Появление у шелкопряда потомства, имеющего темно-коричневых личинок, при скрещивании неокрашенных родительских форм. Образование цианида у растений клевера при скрещивании форм, не образующих это соединение.
9 : 6 : 1	Появление у тыквы потомства с дисковидной формой плода при скрещивании родителей, имеющих сферическую форму плода.
9 : 3 : 4	Появление у мышей окраски шерсти типа агути при скрещивании родительских форм черного и белого цвета. Появление у льна потомства с голубой окраской цветков при скрещивании родительских форм с неокрашенными цветками. Появление у лука потомства с окрашенной в красный цвет луковицами при скрещивании родительских форм, имеющих луковицы белого и желтого цвета.
9 : 3 : 3 : 1	Появление у дрозофилы потомства с темно-красными глазами (дикого типа) при скрещивании родительских форм с ярко-красными (scarlet) и коричневыми (brown) глазами. Появление у кур потомства, имеющего ореховидный гребень при скрещивании родительских форм с розовидным и гороховидным гребнями.

Комплементарное действие генов получено В. Бэтсоном в опытах при скрещивании двух форм душистого горошка – *Lathyrus odoratus*, имевших белые цветки. В результате их скрещивания все гибридные растения в F_1 оказались с красными цветками.

2. ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИ НЕАЛЛЕЛЬНОМ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ГЕНОВ

Фенотип организма формируется под влиянием большого количества генов, а также в результате их взаимодействия.

Взаимодействие генов, локализованных в разных негомологичных хромосомах или в одной хромосоме и контролирующих развитие одного и того же признака, называется *неаллельным взаимодействием генов*. Независимое комбинирование двух взаимодействующих генов приводит к своеобразным изменениям дигибридного расщепления – $9 A_B_ : 3 A_bb : 3 aa B_ : 1 aabb$. Для двух взаимодействующих генов известны следующие расщепления – 9:3:3:1; 9:6:1; 9:3:4; 9:7; 12:3:1; 13:3; 15:1, характерные для разных типов неаллельного взаимодействия генов.

Неаллельное взаимодействие генов проявляется в нескольких формах. Известны следующие типы взаимодействия между неаллельными генами: эпистаз, полимерия, комплементарное действие генов, новообразования, модифицирующее влияние.

2.1. Эпистаз

Доминирование между неаллельными генами называется *эпистазом*. Если обычное аллельное доминирование можно представить в виде формулы $A > a$, то явление эпистаза выразится формулой $A > B$, когда один доминантный ген не допускает проявления другого доминантного гена.

Эпистатическое взаимодействие генов по своему характеру является противоположным комплементарному действию генов. При комплементарном взаимодействии происходит дополнение одного гена другим. Эпистатическое действие генов по своему характеру очень похоже на явление доминирования, разница состоит лишь в том, что при доминировании доминантная аллель подавляет проявление рецессивного аллеля, принадлежащего той же самой аллельной паре.

При эпистазе же аллель одного гена подавляет проявление аллеля из другой аллельной пары, т.е. происходит подавление неаллельного гена.

Гены, подавляющие действие других, не аллельных им генов, называются *эпистатическими*, а подавляемые – *гипостатическими*. При эпистазе фермент, образующийся под контролем одного гена, подавляет или нейтрализует действие другого фермента, контролируемого другим геном.

Фенотипически эпистаз выражается в отклонении от расщепления, ожидаемого при дигенном наследовании, однако нарушения законов Г. Менделя в этом случае не наблюдается, так как распределение аллелей взаимодействующих генов полностью соответствует закону независимого комбинирования признаков. В настоящее время эпистаз разделяют на два типа: *доминантный* и *рецессивный*.

Доминантный эпистаз ($A > B$ или $B > A$). Под доминантным эпистазом понимают подавление доминантным аллелем одного гена действия аллельной пары другого гена.

В качестве примера разберем проявление эпистаза при наследовании окраски плодов у тыквы. У тыквы известны 3 типа окраски плодов: белая, желтая и зеленая.

При скрещивании растений тыквы с белыми и желтыми, а также белыми и зелеными плодами доминирует белая окраска плодов.

При скрещивании растений тыквы с желтыми и зелеными плодами доминирует желтая окраска плодов и в F_2 на три желтоплодных растения приходится одно зеленоплодное. Следовательно, белая окраска плодов доминантна по отношению к желтой и зеленой, а желтая доминирует над зеленой: белая $>>$ желтая $>$ зеленая. Но при скрещивании белоплодной и зеленоплодной тыкв расщепление в F_2 идет не по схеме моногибридного скрещивания (3:1), а дает своеобразное отношение: 12 белых: 3 желтых: 1 зеленый. Рассмотрим на решетке Пеннета как происходит расщепление в F_2 (рис. 2.1).

нию с тем, что мы наблюдаем при двух парах полимерных генов. Хотя и при двух парах генов, окраска F_2 в целом тяготеет к окраске F_1 .

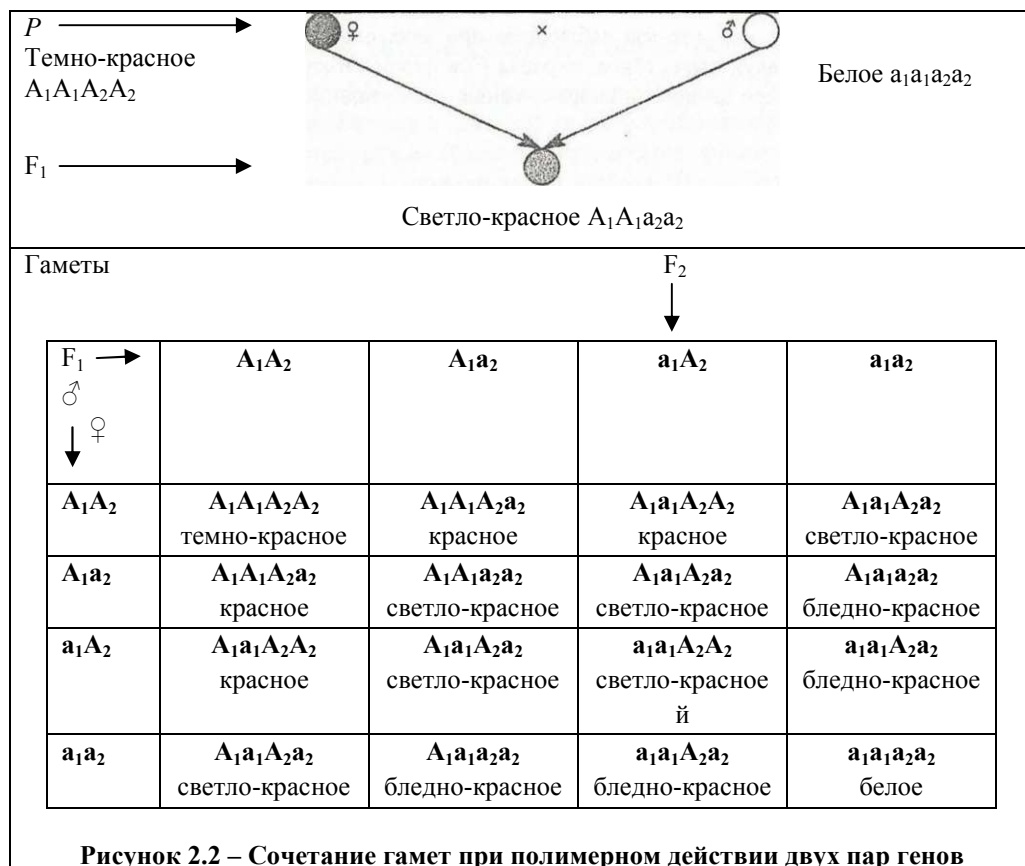
Плавный характер изменчивости признака при полимерии объясняется главным образом сглаженностью фенотипических границ соседних генотипов и модифицирующим воздействием внешней среды. Чем больше генов участвует в контроле признака, тем плавнее кривая изменчивости в F_2 вследствие большого числа фенотипических классов, образующихся при расщеплении. Так, при участии двух пар полимерных генов в генотипе в F_2 будет 5 классов в соотношении **1:4:6:4:1**, при трех парах генов – 7 классов (**1:6:15:20:15:6:1**), при четырех парах генов – 9 классов (**1:8:28:56:70:56:28:8:1**). Наибольшее количество растений в ряду распределения концентрируется вокруг среднего выражения признака, а представители крайних классов встречаются редко.

Предполагают, что важнейшие для хозяйственного использования признаки растений и животных контролируются не менее чем 100 полимерными генами, поэтому, чтобы отобрать крайние генотипы, нужно иметь очень большое количество организмов в опыте, что практически невыполнимо. Задача еще больше усложняется, если учесть, что аддитивный характер наследования модифицируется самыми различными формами неаллельного взаимодействия генов и условиями роста и развития организмов. Поэтому разрабатываются аналитические методы для разграничения генотипической и экологической (паратипической) изменчивости, которые имеют исключительно большое значение в лесной селекции.

2.3. Комплементарное действие генов

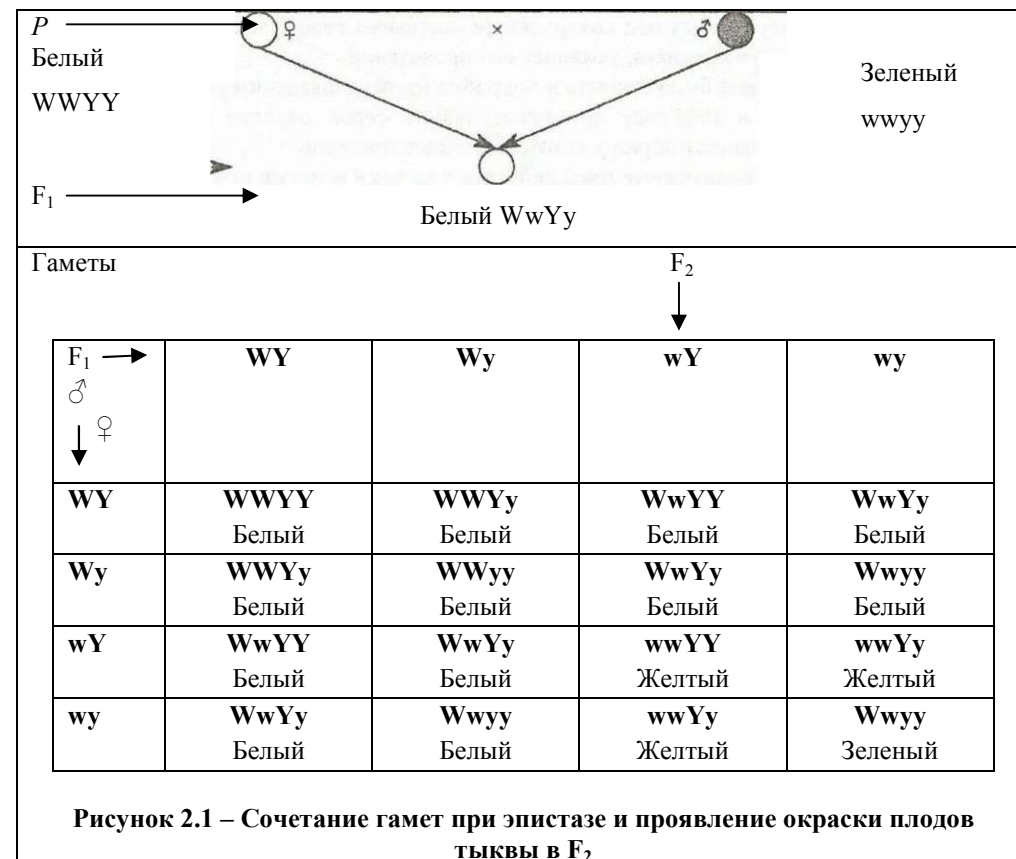
Комплементарное действие генов заключается в том, что несколько неаллельных доминантных генов контролируют один признак. Каждый из них по-отдельности не имеет фенотипического эффекта. Если же они объединяются в генотипе друг с другом, то проявляются и в фенотипе.

признака у F_1 и F_2 между признаками родителей, плавная, непрерывная изменчивость признака в F_2 .



При скрещивании некоторых сортов пшеницы расщепление в F_2 идет не в отношении 15:1, а в отношении 63:1. Очевидно, что в этих случаях окраска зерен определяется не двумя, а тремя парами полимерных генов, и генотипы исходных родительских пар можно обозначить: $A_1A_1A_2A_2A_3A_3$ и $a_1a_1a_2a_2a_3a_3$.

При взаимодействии трех пар полимерных генов различия по окраске зерна у гибридов F_2 будут характеризоваться более плавным переходом по сравне-



Результаты этого скрещивания можно объяснить тем, что окраска плодов тыквы контролируется двумя парами генов. Так, у тыквы доминантный ген W подавляет действие гена Y , определяющего желтую окраску плодов, и гена y , контролирующего зеленую окраску плодов, поэтому все растения, имеющие в генотипе хотя бы один ген W , будут иметь белые плоды. У растений, гомозиготных по гену w , плоды будут или желтые с геном Y (генотипы wwY), или зеленые с генами yy (генотип $wwyy$).

Таким образом, отношение по фенотипу 12:3:1 при расщеплении в F_2 можно представить как видоизмененное отношение обычного дигибридного скрещивания 9:3:3:1, при котором генотипы $9WY$ и $3W-y$ становятся фенотипи-

чески одинаковыми и в сумме дают $\frac{3}{4}$ всех особей с белой окраской плодов. Гипостатичный ген желтой окраски **Y** (**Y** < **W**) может проявляться только у той части потомства (**WW-Y**), у которой в генотипе отсутствует эпистатичный ген **W**.

Рецессивный эпистаз. Под рецессивным эпистазом понимают такой тип взаимодействия, когда рецессивный аллель одного гена в гомозиготном состоянии подавляет действие доминантного или рецессивного аллеля другого гена: **aa>B**; **aa>bb** или **bb>A**; **bb>aa**.

Примером рецессивного эпистаза является окраска шерсти у собак породы лабрадор. Пигментация шерсти у собак этой породы обеспечивается геном **B**, который в доминантном состоянии дает черную масть, а в рецессивном (**b**) – коричневую. Есть также ген **E**, который в доминантном состоянии не влияет на проявление окраски, но в рецессивном состоянии (**ee**) подавляет синтез черного и коричневого пигмента. Такие собаки имеют белый окрас. В F_2 будет следующее расщепление:

P:	BBEE	×	bbee
	черные		белые
F1:	BbEe		
	черные		
F2:	9 B-E-	: 3 ввE-	: 3 B-ee
	черные	коричневые	белые
	9 черные	: 3 коричневые	: 4 белые

При эпистазе, как мы видим, возникающие признаки являются результатом взаимодействия двух неаллельных пар генов, т.е. в потомстве проявляются признаки, свойственные различным формам.

2.2. Полимерия

Неаллельные гены, действующие однозначно на развитие одного итого же признака называются *полимерными*, или *количественными*, а явление взаимо-

действия полимерных генов называют *полимерией*. При полимерии два или несколько ферментов, образующихся под контролем неаллельных генов, действуют на развитие одного признака, усиливая его проявление.

Впервые явление полимерии было описано шведским ученым Нильсоном-Эле в 1909 году при изучении серой окраски пленок овса и красной окраски зерен у некоторых видов пшеницы. Полимерные гены, как правило, обозначаются одной буквой с индексом **A₁A₂**; **a₁a₂** и т.д. Генотип, в который входят две пары доминантных, полимерных генов, обозначают **A₁A₁A₂A₂**, двойную гетерозиготу – **A₁A₁a₂a₂**, а рецессивную форму – **a₁a₁a₂a₂**.

Рассмотрим явление полимерии на примере наследования окраски зерен у пшеницы. У пшеницы различают два основных типа окраски зерен: краснозерный, имеющий в оболочке зерновых красный пигмент, и белозерный, лишенный его.

При скрещивании пшеницы с темно-красными зернами с белозерной пшеницей в F_2 на каждые 15 растений с окрашенными семенами было получено 1 белозерное растение, интенсивность окраски семян колебалась от темной до светлой. По мере убывания ее, оказалось возможным сгруппировать растения, в числовом соотношении **1:4:6:4:1**. Такой характер расщепления легко объясняется, если допустить, что окраска семян определяется двумя парами полимерных генов (рис. 2.2).

Красная окраска зерен контролируется доминантными генами, а белая – рецессивными. Интенсивность окраски определяется количеством доминантных генов в генотипе, чем больше доминантных генов, тем темнее окраска. Следовательно, действие доминантных генов как бы суммируется. Такое действие называется *кумулятивным*, или *аддитивным*. Кроме аддитивного действия при полимерии могут наблюдаться случаи, когда действие одного доминантного гена на фенотип равнозначно действию двух или более доминантных генов в генотипе. Характерной особенностью полимерного гена при большом количестве растений является слабое фенотипическое отличие F_2 от F_1 , промежуточное проявление