

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

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

**ЛЕСНАЯ ГЕНЕТИКА.
ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ.
ЯВЛЕНИЯ НЕХРОМОСОМНОЙ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ**

Учебно-методическое пособие для студентов направления подготовки **35.03.01 «Лесное дело»**

Казань, 2020 год

УДК 631.523.4
Е541.1

Печатается по решению методического совета
Казанского ГАУ от 16.01.2020 протокол №3

Петрова Г.А., Гибадуллин Н.Ф., Мухаметшина А.Р., Мусин
Х.Г. Учебно-методическое пособие. - Казань: Казанский ГАУ, 2020.
– 92 с.

Рецензенты:

Начальник отдела по информационно-селекционной работе
ГКУ ГГСХУ племенным делом в животноводстве Минсельхозпро-
да РТ, кандидат биологических наук, Юльметьева Ю.Р.

Кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры ле-
соводства и лесных культур, декан ФЛХиЭ Казанского ГАУ, Пуха-
чева Л.Ю.

Учебно-методическое пособие предназначено для бакалав-
ров по направлению подготовки 35.03.01 – Лесное дело. Данное
пособие рекомендовано к использованию при освоении дисципли-
ны «Лесная генетика».

УДК 631.523.4
Е541.1

ISBN 978-5-905201-82-0

© Петрова Г.А., Гибадуллин Н.Ф., Мухаметшина А.Р., Му-
син Х.Г.

© Казанский государственный аграрный университет 2020
г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
1. Сцепленное наследование и кроссинговер	5
1.1. Явление сцепленного наследования	5
1.2. Кроссинговер	11
1.3. Генетические карты хромосом	16
1.4. Цитологические карты хромосом	18
Контрольные вопросы	20
Задачи на сцепленное наследование генов и кроссинговер ..	21
2. Наследование признаков сцепленных с полом	27
2.1. Хромосомный механизм определения пола	27
2.2. Балансовая теория определения пола	31
2.3. Наследование признаков сцепленных с полом	33
2.4. Нерасхождение половых хромосом	37
Контрольные вопросы	43
Задачи на наследование признаков сцепленных с полом	43
3. Явления нехромосомной наследственности	51
3.1. Цитоплазматическое наследование	51
3.2. Генетическая система клетки	57
3.3. Наследование через инфекцию	58
Контрольные вопросы	64
Задачи на цитоплазматическую мужскую стерильность (ЦМС)	64
Тестовые задания	66
Словарь генетических терминов	77
Литература	89

Введение

Современная генетика изучает механизмы и закономерности наследственности и изменчивости организмов. Одним из направлений генетики является **лесная генетика**, которая служит теоретической основой лесной селекции.

Основная цель преподавания дисциплины «Лесная генетика» – это общеобразовательная и профессиональная подготовка студентов направления подготовки 35.03.01 «Лесное дело», которые владеют фундаментальными знаниями в области лесной генетики. Раздел «Хромосомная теория наследственности. Явления нехромосомной наследственности» изучается студентами в соответствии с рабочей программой дисциплины.

Для закрепления теоретических знаний студенту необходимо научиться решать задачи по данному разделу курса, так как решение задач вырабатывает генетическое мышление и формирует более полное представление о сцепленном наследовании и наследовании признаков сцепленных с полом.

В задачи данного пособия входит оказание помощи студентам в освоении и закреплении теоретического материала по данному разделу, а также применении этих знаний для формирования практических навыков решения задач.

Оглавление пособия представлено следующими разделами: введение, три главы, тестовые задания, словарь генетических терминов, список литературы. В конце первой главы приведены контрольные вопросы и задачи на сцепленное наследование и кроссинговер. В конце второй главы также приведены контрольные вопросы и задачи на наследование признаков сцепленных с полом. В словаре генетических терминов отражены термины и определения, применяемые при изучении раздела «Хромосомная теория наследственности. Явления нехромосомной наследственности».

1. Сцепленное наследование и кроссинговер

1.1. Явление сцепленного наследования

Рассмотренные выше закономерности наследования касаются тех случаев, когда неаллельные пары генов расположены в негомологичных хромосомах. А как же наследуются неаллельные гены, расположенные в гомологичной паре хромосом?

Генотипы родительских организмов при дигибридном скрещивании имеют следующий вид записи: **ААВВ** х **аавв** или **ААвв** х **ааВВ**. Если аллели генов **А** и **В** локализованы в разных хромосомах, то генотипы будут записываться таким образом:

$$\begin{array}{cc} \text{А} & \text{В} \\ \text{==} & \text{==} \end{array} \times \begin{array}{cc} \text{а} & \text{в} \\ \text{==} & \text{==} \end{array}; \quad \begin{array}{cc} \text{А} & \text{в} \\ \text{==} & \text{==} \end{array} \times \begin{array}{cc} \text{а} & \text{В} \\ \text{==} & \text{==} \end{array}$$
$$\begin{array}{cc} \text{А} & \text{В} \\ \text{А} & \text{В} \end{array} \quad \begin{array}{cc} \text{а} & \text{в} \\ \text{а} & \text{в} \end{array} \quad \begin{array}{cc} \text{А} & \text{в} \\ \text{А} & \text{в} \end{array} \quad \begin{array}{cc} \text{а} & \text{В} \\ \text{а} & \text{В} \end{array}$$

Гены вместе с их носителями – хромосомами, закономерно распределяются при образовании гамет в процессе мейоза. Распределение происходит согласно закону независимого комбинирования (распределяются свободно) и в **F₂** расщепление по фенотипу происходит в отношении **9:3:3:1**.

Если же две аллельные пары генов **Аа** и **Вв** локализованы в одной гомологичной хромосоме, тогда генотип будет записываться следующим образом:

$$\begin{array}{c} \text{АВ} \\ \text{==} \\ \text{ав} \end{array}$$

Допустим, что данные гены не могут меняться местами. Тогда при скрещивании двух особей, которые будут отличаться по двум парам признаков, в **F₁** получится гибрид со следующим генотипом:

$$\begin{array}{cc} \text{АВ} & \text{ав} \\ \text{==} & \text{==} \end{array} \times \begin{array}{cc} \text{АВ} & \text{ав} \\ \text{==} & \text{==} \end{array} \rightarrow \begin{array}{cc} \text{АВ} & \text{ав} \\ \text{АВ} & \text{ав} \end{array}$$

Дальнейшее, скрещивание гибридов, полученных в F_1 , между собой даст в F_2 следующее расщепление по генотипу:

$$\begin{array}{cc} \text{AB} & \text{AB} \\ \text{==} & \text{==} \\ \text{ав} & \text{ав} \end{array} \times \begin{array}{cc} \text{AB} & \text{AB} \\ \text{==} & \text{==} \\ \text{ав} & \text{ав} \end{array} \rightarrow 1 \text{ == : } 2 \text{ == : } 1 \text{ ==}$$

Если по обоим парам генов было полное доминирование, то расщепление по фенотипу будет **3:1**, а не **9:3:3:1**. Если же с гибридным растением, полученным в F_1 , провести анализирующее скрещивание, то в потомстве F_a получится расщепление в отношении:

$$\begin{array}{cc} \text{AB} & \text{ав} \\ \text{==} & \text{==} \\ \text{ав} & \text{ав} \end{array} \times \begin{array}{cc} \text{AB} & \text{ав} \\ \text{==} & \text{==} \\ \text{ав} & \text{ав} \end{array} \rightarrow 2 \text{ == : } 2 \text{ ==}$$

Рассмотрим эти закономерности на простейшем модельном примере и проанализируем. Допустим, что гены **A** и **B** расположены в одной хромосоме. Ген **A** контролирует красную окраску цветов, а его рецессивный аллель – **a** – белую.

Ген **B** контролирует типичную поверхность лепестков, а ген **b** – махровую. Скрещиваются дигетерозигота с рецессивной гомозиготой. Далее, в таблице 1.1 проведем сравнение записей и результатов расщепления при расположении негомологичных пар генов в одной паре гомологичных хромосом (вариант I) и в негомологичных хромосомах (вариант II).

В сравнении с обычным дигибридным скрещиванием (вариант 2) изменилось поведение генов в первом варианте. Вследствие этого произошли существенные изменения в структуре гамет в первом поколении. Так как гены **A** и **B** расположены в одной хромосоме, то при образовании спор и гамет они передаются от материнских клеток в дочерние вместе. Результатом является образование только двух генетических типов гамет (**AB** и **ав**) в равных долях.

Таблица 1.1

Сравнение записей и результатов расщепления при расположении негомологичных пар генов в одной паре гомологичных хромосом и в негомологичных хромосомах

Характеристики	Вариант I	Вариант II
Формулы скрещивания	$AB \quad av$ $== \quad x \quad ==$ $av \quad av$	$AaBb \times aabb$
Фенотипы родителей	Цветки Цветки красные (A) белые (a) типичны (B) махровые (b)	Цветки Цветки красные (A) белые (a) типичны (B) махровые (b)
Генетические типы гамет и их доля	$AB (0,5)$ $av (0,5)$	$AB (0,25)$ $Ab (0,25)$ $aB (0,25)$ $ab (0,25)$
Генотипы F ₁ и их доля	$AB \quad av$ $== (0,5) : ==$ $(0,5)$ $av \quad av$	$AaBb (0,25) : Aaav (0,25) :$ $aaBb (0,25) : aabb (0,25)$
Фенотипы F ₁	красные типичны белые махровые	крас. бел. крас. бел. типич. махров. типич. махров.
Схема расщепления	1:1	1:1: 1:1

При дигибридном скрещивании, когда неаллельные гены **A** и **B** расположены в двух негомологичных парах хромосом при спорогенезе они могут сочетаться друг с другом вместе с хромосомами в разных комбинациях. Вследствие этого, дигетерозигота образует 4 генетических типа гамет в равных пропорциях: **AB**, **Av**, **aB**, **av**.

Двойной рецессив в обоих случаях образует один генетический тип гамет: **ав**.

При равновероятной встрече гамет в первом варианте образуются зиготы двух генетических типов в равных долях. Они представлены дигетерозиготой и двойным рецессивом. То есть, в **F₁** половина растений и генотипически и по фенотипу повторяет материнский тип, а другая половина – отцовский. Расщепление **1:1** по генотипу и фенотипу. При обычном дигибридном скрещивании (вариант 2) гибриды **F₁** разделились поровну (**1:1:1:1**) по генотипу и фенотипу. При этом у части потомков **F₁** повторяются родительские признаки и по генотипу и по фенотипу, а у другой части – появились сочетания генов и признаков в новых комбинациях.

Совместное (сопряженное) наследование неаллельных генов, расположенное в паре гомологичных хромосом, называется *сцеплением*, все гены, находящиеся в одной хромосоме образуют *группу сцепления*. Поскольку они наследуются вместе, в формулах генетической структуры их записывают в виде группы букв над (**ABC**), или под горизонтальной чертой (**ABC**). Дробная запись с двумя чертами означает, что гены **A** и **B** сцеплены, в диплоидной гетерозиготной клетке они расположены в одной хромосоме, а их аллели **ав** – в другой, гомологичной хромосоме. Число групп сцепления у каждого организма равно числу хромосом в гаплоидном наборе. Например, у облепихи их 6, у сосны и дуба – 12, у липы – 41. Ниже приведена таблица, в которой указано число хромосом в соматических клетках некоторых видов древесных растений (табл. 1.2).

Таблица 1.2

Число хромосом в соматических клетках некоторых видов древесных растений

Вид	Число хромосом
Лиственные породы	
Акация желтая – <i>Caragana arborescens</i>	16
Береза повислая – <i>Betula pendula</i>	28
Береза пушистая – <i>Betula pubescens</i>	56
Бук – <i>Fagus sylvatica</i>	24

Продолжение таблицы 1.2

Вяз гладкий – <i>Ulmus laevis</i>	28
Дуб черешчатый – <i>Quercus robur</i>	24
Ива (разные виды) – <i>Salix</i>	38-44
Каштан съедобный (<i>Castanea sativa</i>)	24
Клен остролистный – <i>Acer platanoides</i>	26
Липа мелколистная – <i>Tilia cordata</i>	32
Ольха (серая, черная) – <i>Alnus (incana, glutinosa)</i>	28
Осина – <i>populus tremula</i>	38
Рябина обыкновенная – <i>Sorbus aucuparia</i>	34
Черемуха обыкновенная – <i>Radus racemosa</i>	32
Ясень обыкновенный – <i>Fraxinus excelsior</i>	46
Хвойные породы	
Дугласия, лжетсуга – <i>Pseudotsuga menziesii</i>	26
Ели (восточная, европейская, голубая, колючая, сербская, сибирская, ситхинская) – <i>Picea (orientalis, abies, glauka, pungens, mariana, obovata, sitchensis)</i>	24
Кедровый стланик – <i>Pinus pumila</i>	24
Криптомерия японская – <i>Cryptomeria japonica</i>	22
Кипарис вечнозеленый – <i>Cupressus sempervirens</i>	22
Лиственница (западная, даурская, европейская, сибирская, японская) – <i>Larix (occidentalis, dahurica, decidua, sibirica, leptolepis)</i>	24
Можжевельник обыкновенный – <i>Juniperus communis</i>	22
Пихта (бальзамическая, белая, сибирская) – <i>Abies (balsamea, alba, sibirica)</i>	24
Сосна (Банкса, веймутова, кедровая сибирская, обыкновенная, черная) – <i>Pinus (banksiana, strobus, sibirica, sylvestris, nigra)</i>	24
Секвойядендрон гигантский – <i>Sequoiadendron giganteum</i>	22
Секвойя вечнозеленая – <i>Sequoia sempervirens</i>	66
Тсуга канадская – <i>Tsuga canadensis</i>	24
Тис ягодный – <i>Taxus baccata</i>	24

Между генами существует сила сцепления, которая зависит от расстояния между ними: чем дальше друг от друга расположены гены, тем выше частота кроссинговера и, наоборот, – чем ближе друг к другу расположены гены, тем ниже частота кроссинговера. Существуют разновидности сцепленного наследования генов. *Полное сцепление* – это разновидность сцепленного наследования, при которой гены анализируемых признаков располагаются друг к другу настолько близко, что между ними кроссинговер становится невозможным. *Неполное сцепление* – это разновидность сцепленного наследования, при которой гены анализируемых признаков располагаются друг от друга на расстоянии, возможном для осуществления кроссинговера.

Кроме истинного сцепления, в природе существуют случаи, которые внешне сходны со сцеплением, но отличаются от него по своей природе. Такое явление называется *ложное, межхромосомное сцепление*, возникающее вследствие нарушения свободного комбинирования негомологичных хромосом в мейозе. Такие случаи встречались при скрещивании линий лабораторных мышей и дрожей. Такое сцепление между генами разных хромосом связывают с тенденцией последних к неслучайному расхождению в процессе мейоза. Также ложное межхромосомное сцепление наблюдается при межвидовых скрещиваниях в случае, когда родительская комбинация хромосом оказывается физиологически совместимой.

Таким образом, любое явление, которое ограничивает свободное и независимое распределение хромосом в процессе мейоза, будет создавать картину сцепления генов при наследовании. Однако ложное сцепление следует отличать от истинного сцепления генов, находящихся в одной хромосоме.

Изучив закономерности сцепленного наследования и перекреста хромосом, Т. Морган сформулировал ***основные положения хромосомной теории наследственности***:

1. Главными клеточными структурами, ответственными за передачу наследственной информации, являются *хромосомы*, которые несут в себе элементарные носители наследственной информации – *гены*.
2. В хромосомах гены расположены *линейно*. В пределах

одной хромосомы гены образуют одну группу сцепления. Число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом.

3. В мейозе между гомологичными хромосомами может происходить кроссинговер, благодаря которому осуществляется рекомбинация генов, что является основой биологического разнообразия видов и базой для естественного отбора организмов.
4. Частота кроссинговера прямо пропорциональна расстоянию между генами в группе сцепления и удаленности генов от центромеры.

1.2. Кроссинговер

Допустив, что в одной хромосоме могут размещаться более одного гена, возникает вопрос, а могут ли гены в гомологичной паре хромосом меняться местами, т.е. гены отцовской хромосомы перемещаться в материнскую хромосому и обратно. Если предположить, что такой процесс не происходит, тогда бы комбинация генов происходила только путем случайного расхождения гомологичных хромосом в процессе мейоза. Следовательно, обмен наследственной информацией между родительскими организмами ограничился бы лишь только менделевскими закономерностями наследования.

Изучением данного вопроса занимались Т. Морган и его школа. Они показали, что в гомологичной паре хромосом регулярно происходит обмен генами. Процесс обмена генами, или гомологичными участками гомологичных хромосом, был назван *кроссинговером*, или *перекрестом хромосом*. Благодаря кроссинговеру происходит рекомбинация генов, которая расширяет возможности комбинативной изменчивости в процессе эволюции.

Возвращаясь к вопросу о кроссинговере, попробуем решить вопрос – как соотносятся два биологических феномена – сцепление генов в хромосомах и обмен гомологичными участками у гомологичных хромосом в профазе I мейоза.

Рассмотрим на простых примерах. Допустим, что родительские растения гомозиготны и имеют следующие генетические формулы:

а) $\frac{ABCd}{ABCd}$; б) $\frac{авсd}{авсd}$; в) $\frac{ABcd}{ABcd}$; г) $\frac{AvCd}{AvCd}$

Если кроссинговера нет, родители образуют по одному генотипу гамет: **ABCd**, **авсd**, **ABcd**, **AvCd**. Кроссинговер возможен в трех точках хромосомы: на участках между генами **A** и **B** (**a** и **в**; **A** и **B**; **A** и **в**), или между генами **B** и **C** (**в** и **с**; **B** и **с**; **в** и **C**), или между генами **C** и **D** (**с** и **д**; **с** и **D**; **C** и **д**). Причем разрыв хромосомом возможен в любом одном месте, либо сразу в двух или трех местах. Если хромосомы обменялись участками с геном **A** (вариант **a**), генетическая структура хроматид после этого не изменяется. Аналогичная ситуация будет и во всех остальных случаях кроссинговера в любых из рассмотренных нами вариантов. Следовательно, у гомозиготных организмов в пределах группы сцепления кроссинговер не влечет за собой изменение генетической структуры гамет.

Теперь рассмотрим пример с гетерозиготами:

а) $\frac{AB}{av}$; б) $\frac{ABC}{авс}$

В варианте а) без кроссинговера образуются 2 типа гамет: **AB** и **ав** в равных соотношениях. Если произойдет кроссинговер в нескольких материнских клетках, участки хромосом с генами **A** и **a** или **B** и **в** поменяются местами. Тогда среди нормальных клеток со структурой **AB** и **ав** появятся клетки со структурой **Av** и **aB**, из которых образуются споры типа **Av** и **aB**.

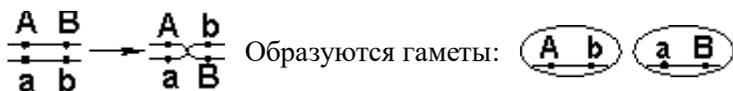
Численное сочетание гамет **AB**, **ав**, **aB**, **Av** не одинаковое, оно будет зависеть от соотношения кроссоверных и нормальных клеток в мейозе.

В варианте б) типичные (некроссоверные) клетки образуют гаметы типа **ABC** и **авс** в равных количествах. Кроссинговер может произойти в трех вариантах. Обмениваются участками с геном **A**, или с геном **C**, или с геном **B**. В первом случае образуются кроссоверные клетки типа **aBC**, во втором **ABc**, в третьем **AvC**. Из этих клеток получают споры следующих генотипов: **aBC**, **ABc**, **AvC**, **авC**, **AvC**, **aBc**.

Соотношение между разными типами спор также зависит от числа родительских клеток с соответствующими генотипами. Изменение вследствие кроссинговера генетической структуры гамет ведет к сдвигу расщепления в F_1 и по генотипу и по фенотипу.

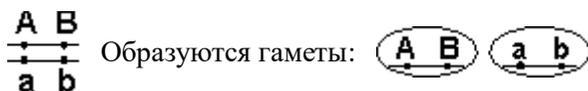
Расщепление в F_1 сдвигается на частоту кроссинговера. Если, например, между двумя неаллельными сцепленными генами произошел кроссинговер у 10% материнских клеток-спор, то доля каждого нормального фенотипа сократится, и на каждую кроссоверную особь в F_1 приходится 9 нормальных (т.е. 1 из 10 особей – кроссоверна в данном случае).

Гаметы, в процессе образования которых произошел кроссинговер, а также образовавшиеся вследствие кроссинговера растения называются *кроссоверными*:



Как правило, доля кроссоверных гамет от общего количества гамет небольшая.

Если же в процессе образования гамет кроссинговер не произошел, то такие гаметы называются *некроссоверными*:



Явление кроссинговера было обнаружено не только в гаметах, но и в соматических клетках. В профазе митотического деления гомологичные хромосомы обычно не вступают в процесс конъюгации и находятся отдельно друг от друга. Уже в 1916 г. исследователями иногда наблюдалось явление синапсиса между гомологичными хромосомами в профазе митотического деления. В результате синапсиса происходило образование хиазм (фигур перекреста хромосом). Такое явление получило название *соматического*, или *митотического*, кроссинговера. Фенотипическое проявление такого кроссинговера связано с мозаичным изменением признаков в некоторых участках тела. Например, у самок дрозофилы

дикого типа, гетерозиготных по рецессивным мутациям *yellow* (желтое тело) и *singed* (опаленные щетинки), в результате соматического перекреста хромосом могут появиться пятна с рецессивными признаками. В зависимости от места возникновения соматического перекреста (между указанными генами или за их пределами), образуется либо пятно с обоими мутантными признаками, либо с одним из них (рис. 1.1).

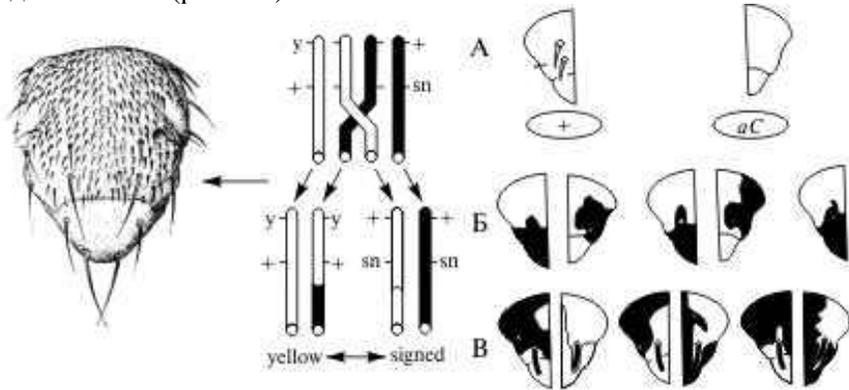


Рисунок 1.1 - Соматический перекрест у *Drosophila melanogaster*.

А: слева – половина груди нормальная (+), справа – мутантная без щетинок (aC); **Б и В** – мозаичные половинки груди, состоящие из участков ткани дикого типа (белая) и мутантной формы (черная)

В процессе кроссинговера обычно происходит обмен одинаковыми по размеру гомологичными участками хромосом, но иногда возможны несимметричные разрывы в хроматидах и обмен неравными участками, т.е. *неравный кроссинговер*. В результате обмена неравными участками оба аллеля гена могут оказаться в одной хромосоме (дупликация), а в другой гомологичной хромосоме в таком случае происходит его нехватка. Такое изменение было выявлено в X-хромосоме дрозофилы на участке, содержащем доминантную мутацию *Var* (V), отвечающую за развитие полосковидных глаз с уменьшенным числом фасеток (у гомозигот 70 вместо 700). В результате неравного кроссинговера дупликация данного гена приводит к дальнейшей редукции числа фасеток (до 25). Цитологиче-

ски неравный кроссинговер можно обнаружить по изменению рисунка гигантских хромосом.

Перекрест хромосом, является сложным физиологическим процессом, который испытывает на себе сильное воздействие внешних и внутренних факторов. Частота возникновения кроссинговера в значительной степени зависит от структуры хромосомы, в первую очередь, от наличия в ней крупных блоков гетерохроматина. Было выявлено, что кроссинговер у дрозофилы редко протекает рядом с центромерой и на концах хромосом. Это объясняется присутствием прицентромерного и теломерного гетерохроматина. Плотная спирализация гетерохроматических участков хромосомы приводит к уменьшению расстояния между генами и препятствует их обмену.

Кроме этого, на частоту кроссинговера оказывают влияние различные хромосомные перестройки и генные мутации. Если в хромосоме присутствуют несколько инверсий, то они могут стать «запирающими» перекреста. Например, у кукурузы были выявлены гены, которые нарушают конъюгацию и препятствуют кроссинговеру.

У большинства изученных животных и растений мейотический перекрест осуществляется у обоих полов. Однако, у некоторых видов животных, кроссинговер происходит только у гомогаметного пола, а у гетерогаметного пола отсутствует. Причем кроссинговер отсутствует не только в половых хромосомах, но и в аутозомах. Такую ситуацию можно наблюдать у самцов дрозофилы и самок шелкопряда с кариотипом XY. У многих видов млекопитающих, птиц, рыб и насекомых гетерогаметность пола не влияет на процесс кроссинговера.

Функциональное состояние организма также оказывает влияние на процесс кроссинговера. Установлено, что возраст организма влияет на частоту перекреста хромосом и на уровень аномалий в процессе мейоза. С возрастом активность ферментативных систем снижается, в том числе и систем, регулирующих процесс обмена участками хромосом.

Воздействуя на организм различными факторами внешней среды, можно повысить или понизить частоту перекреста хромо-

сом. Такими факторами являются: высокая и низкая температура, ионизирующие излучения, дегидратация, изменение концентрации ионов кальция, магния и других микроэлементов в среде, действие химических агентов и т.п. В частности, установлено, что у дрозофилы с повышением температуры частота кроссинговера возрастает.

Следует отметить, что процесс кроссинговера является очень важным процессом с точки зрения эволюции. Кроссинговер представляет собой механизм для осуществления генетической рекомбинации и создания новых благоприятных генотипов. Комбинативная изменчивость, также как и мутационная, представляет собой основу для создания новых форм. Она возникает при половом размножении организмов и обуславливается перекombинацией генетического материала в спорогенезе и при оплодотворении.

Источниками комбинативной изменчивости являются:

1) обмен идентичными участками между гомологичными хромосомами (кроссинговер);

2) свободное сочетание негомологичных хромосом в дочерних клетках при их независимом расхождении к полюсам делящейся исходной клетки;

3) сочетание генотипов разных гамет в одной зиготе.

Благодаря кроссинговеру возникают новые сочетания генов, находящихся в гомологичных хромосомах. Явление кроссинговера так же, как и сцепление, присуще для животных, растений и микроорганизмов.

1.3. Генетические карты хромосом

С учетом закономерностей сцепленного наследования и кроссинговера разработаны генетические карты по ряду видов животных и растений, где расстояние между генами в хромосоме выражается частотой кроссинговера между ними.

Генетическая карта хромосом представляет собой схему относительного положения генов, находящихся в одной группе сцепления. Для каждой пары гомологичных хромосом составляются отдельные генетические карты, в которых нумеруют каждую

группу сцепления. При составлении генетических карт обычно применяют определенную систему обозначения генов, которая принята для каждого организма. Принцип построения генетических карт одинаков для всех организмов. В них обязательно указывается группа сцепления, полное или сокращенное название генов, расстояние в морганидах от одного из концов хромосомы, принятого за нулевую точку, а также место расположения центromеры на хромосоме (рис. 1.2).

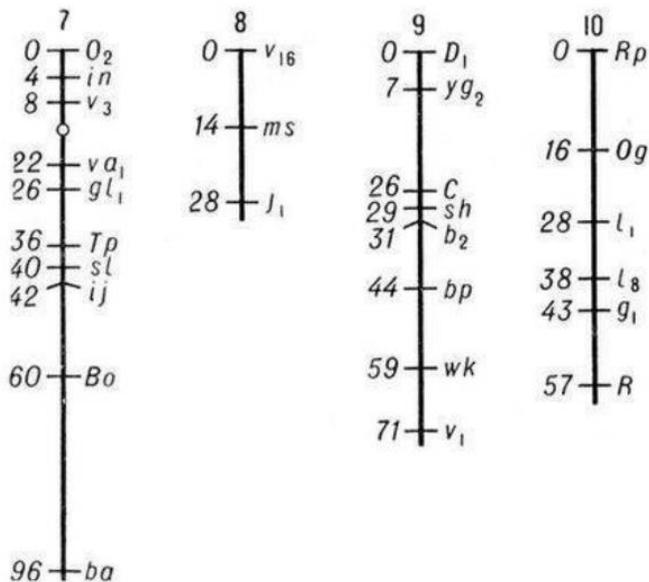


Рисунок 1.2 - Генетическая карта 7, 8, 9 и 10-й хромосом кукурузы
 (Цифры по длине хромосом обозначают расстояние от конца хромосомы в морганидах; буквы – сокращенные названия признаков, определяемых соответствующими генами)

Следует отметить, что связь между длиной хромосомы и числом локализованных в ней генов не абсолютна. Длина хромосомы не может служить показателем ее генетической активности. Хромосома может состоять из больших районов гетерохроматина, генетически неактивных. Вспомним также, что существуют В-

хромосомы у растений и животных, генетическое значение которых вообще не установлено. Но чаще всего связь между длиной хромосомы и ее генетической активностью существует. Так, например, самая короткая хромосома дрозофилы (IV) оказалась также и самой небольшой группой сцепления. Самые большие II и III группы сцепления соответствуют и самым крупным хромосомам.

Согласно хромосомной теории наследственности, гены в хромосомах располагаются в линейном порядке. Если бы можно было увидеть расположение генов, тогда человек смог бы понять почти все о генетическом потенциале вида. Взаимное расположение генов на хромосоме можно установить путем скрещивания так называемых *чистых линий*, у которых известные анализируемые признаки находятся в гомозиготном состоянии. При мейозе гомологичные хромосомы могут обрываться и обмениваться частями. Если произошел такой обрыв, значит, произошел кроссинговер. Частота кроссинговера обычно составляет – один или несколько на хромосому. Такое явление дает возможность составить карту расположения генов в хромосоме. Допустим, что при скрещивании растения, имеющего генотип **ABCD/abcd** с растением, имеющим генотип **abcd/abcd**, если обрыв произошел между двумя первыми генами, тогда часть особей потомства будет иметь генотип **Abcd/abcd** или **aBCD/abcd** и может быть идентифицирована. Расстояние между генами определяется частотой новых комбинаций.

У древесных растений пока не получено чистых линий, поэтому пока не предпринималось попыток сделать картирование хромосом.

1.4. Цитологические карты хромосом

Цитологические карты хромосом, схематическое изображение хромосом с указанием мест фактического размещения отдельных генов, полученное с помощью цитологических методов. Цитологические карты хромосом составляют для организмов, для которых обычно уже имеются генетические карты хромосом. Каждое место расположения гена (локус) на генетической карте организма, установленное на основе частоты перекреста участков хро-

мосом (кроссинговера), на цитологической карте хромосом привязано к определённом, реально существующему участку хромосомы, что служит одним из основных доказательств хромосомной теории наследственности (рис. 1.3).

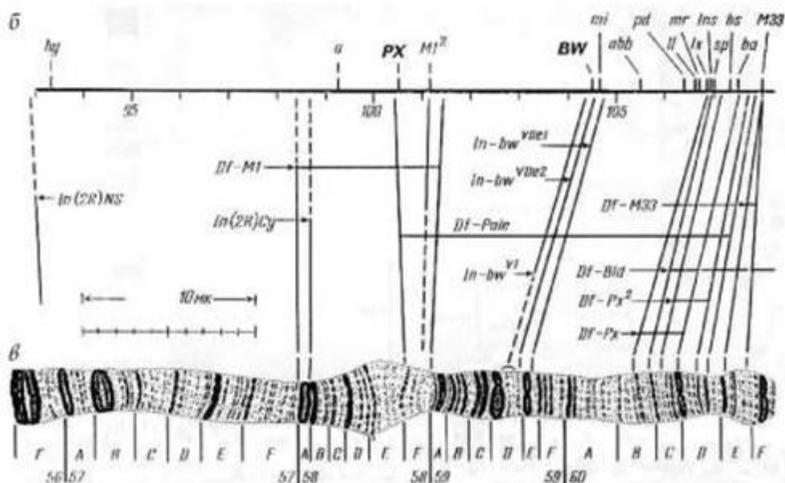


Рисунок 1.3 – Сопоставление карты сцепления (б) и цитологической карты (в) гигантской третьей хромосомы дрозофилы (на карте сцепления участка хромосомы видны отдельные гены *PX* – сплетение жилок на крыле, *BW* – коричневые глаза и т.д.)

Для построения цитологической карты хромосом используют данные анализа хромосомных перестроек (вставки, делеции и др.) и, сопоставляя изменения морфологических признаков хромосом при этих перестройках с изменениями генетических свойств организма, устанавливают место того или иного гена в хромосоме. Пользуясь методом хромосомных перестроек, американский генетик К. Бриджес составил в 1935 подробную цитологическую карту хромосом плодовой мушки дрозофилы, наиболее полно генетически изученного организма. Гигантские хромосомы насекомых отряда двукрылых оказались самыми удобными для построения ци-

цитологической карте хромосом, т.к. наряду с большими размерами обладают чёткой морфологической очерченностью: каждый участок этих хромосом имеет свой определённый и чёткий рисунок, обусловленный характерным чередованием по длине ярко окрашиваемых участков (дисков) и слабо окрашиваемых (междисков). Цитологическими методами легко определить отсутствие участка хромосомы или перенос его в др. место.

Сопоставление цитологических карт хромосом с генетическими показало, что физическое расстояние между генами в хромосомах не соответствует генетическому (видимо, частота кроссинговера неодинакова в разных участках хромосом), поэтому плотность распределения генов на цитологических и генетических картах хромосом различна. Так было установлено важное генетическое явление – неравномерность частот перекреста по длине хромосомы. Линейное расположение генов и их последовательность, установленные генетическими методами, подтверждаются цитологическими картами хромосом. Современные методы цитологии и генетики позволяют построить цитологические карты хромосом многих организмов, в том числе человека.

Контрольные вопросы

1. Назовите основные положения хромосомной наследственности, сформулированные Т. Морганом.
2. Дайте определение понятию «сцепление». Расскажите о наследовании признаков, сцепленных с полом.
3. Дайте определение понятию «группа сцепления».
4. Расскажите, какие существуют разновидности сцепления генов.
5. Расскажите о явлении ложного межхромосомного сцепления.
6. Что такое кроссинговер?
7. Какие гаметы называются кроссоверными?
8. Какие гаметы называются некрсоверными?
9. В чем суть неравного кроссинговера?
10. Что влияет на частоту кроссинговера?

11. Что представляют собой генетические карты хромосом?
12. Каков принцип составления генетических карт хромосом?
13. Что представляют собой цитологические карты хромосом?
14. Каков принцип составления цитологических карт хромосом?

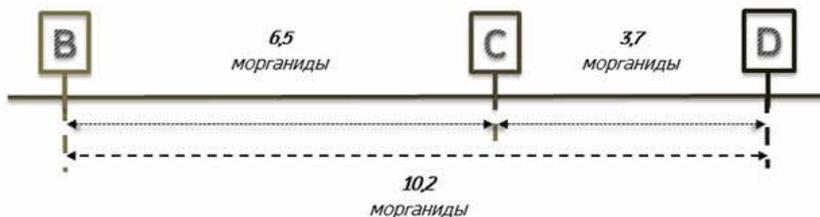
Задачи на сцепленное наследования генов и кроссинговер

Пример решения задачи:

На одной хромосоме расположены гены В, С и D. Между генами В и С кроссинговер происходит с частотой 6,5%, между генами С и D – с частотой 3,7%. Найдите, каким образом будут располагаться на хромосоме гены В, С, D, учитывая, что расстояние между генами В и D составляет 10,2 морганиды.

Решение: известно, что процент кроссинговера равен расстоянию между генами в морганидах, то есть 1% кроссинговера равен 1 морганиде.

Зная, что гены в хромосомах имеют линейное расположение и находятся в определенных местах хромосомы – локусах, распределим их на одной линии, согласно условию задачи. Мы знаем, что расстояние между генами В и D составляет 10,2 морганиды, между генами В и С составляет 6,5 морганиды, между генами С и D – 3,7 морганиды. Таким образом, чертим прямую линию и откладываем на ней расстояние между генами В, С и D, выраженное в морганидах. Расположение генов в хромосоме показано на схеме:



Задачи:

1. Скрещивание самок дрозофил, дигетерозиготных по генам А и В с самцами рецессивными по этим генам дало следующие расщепления по фенотипу:

$$1. AB : Ab : aB : ab = 25 \% : 25 \% : 25 \% : 25 \%$$

$$2. AB : Ab : aB : ab = 47 \% : 3 \% : 3 \% : 47 \%$$

В каком из вариантов наблюдается сцепленное наследование? В каком варианте происходит свободное комбинирование? Найдите расстояние между генами А и В в хромосоме в варианте сцепленного наследования признаков. Определите, каким будет расположение генов в хромосомах для всех случаев?

2. Расположенные в хромосоме гены А и С, находятся в одной группе сцепления. Расстояние между этими генами составляет 4,6 морганиды. Необходимо определить, какие типы гамет образуют особи с генотипом АаСс. В каком процентном соотношении образуются эти гаметы?

3. Скрестили гомозиготного самца дрозофилы, имеющего серое тело и длинные крылья с гомозиготной черной самкой, имеющей зачаточные крылья. В F₁ было получено гетерозиготное потомство с серым телом и длинными крыльями. Далее провели возвратное скрещивание гибридов F₁ с рецессивными гомозиготными родительскими особями. В F₂ получили потомство: серое тело, длинные крылья – 5 967, чёрное тело, зачаточные крылья – 946; чёрное тело, длинные крылья – 208, серое тело, зачаточные крылья – 187. Определите расстояние между генами, контролирующими данные признаки.

4. Высокий рост стебля томатов доминирует над карликовым ростом, а шаровидная форма плода – над грушевидной. Известно, что гены высоты стебля и формы плода сцеплены и находятся друг от друга в хромосоме на расстоянии 20 морганид. Скрещивали дигетерозиготное растение с карликовым растением, имеющим грушевидную форму плода. Какое потомство получится от этого скрещивания? Определите соотношение, полученных от этого скрещивания потомков?

5. Красная окраска плодов перца является доминантной по отношению к зеленой окраске, а высокий рост стебля перца доми-

нирует над карликовым ростом. Гены, контролирующие развитие окраски плодов перца и высоту его стебля, расположены в одной хромосоме. Расстояние между локусами генов составляет 40 морганид. Скрестили гетерозиготное по двум признакам растение перца с карликовым растением, имеющим зеленую окраску плода. Определите, каким будет полученное потомство от этого скрещивания и соотношение?

6. Скрестили самок воробьев с длинными крыльями и серой окраской тела с самцами, имеющими черную окраску тела и короткие крылья. В F_1 все полученные воробьи имели длинные крылья и серое тело. При дальнейшем скрещивании полученных гибридов F_1 с самцом родительской особи из первого скрещивания, получили 18 особей с длинными крыльями и серым телом, 1 особь с длинными крыльями и черным телом, 21 особь с короткими крыльями и черным телом и 2 особи с короткими крыльями и серым телом. Определите, по какому типу взаимодействия генов происходит наследование признаков в данной задаче? Какие законы применялись при решении задачи?

7. Скрещивание самки жужелицы, имеющей коричневое и широкое тело с самцом, имеющим узкое и зеленое тело, дало гибридов F_1 , имеющих коричневое узкое тело. Далее гибридную самку, полученную в F_1 , скрестили с самцом, имеющим зеленое и широкое тело. В потомстве от такого скрещивания получили: 53 особи с коричневым и узким телом, 288 особи с зеленым и узким телом, 47 особей с зеленым и широким телом и 302 особи с коричневой окраской и широким телом. Определите, по какому типу взаимодействия генов происходит наследование признаков в данной задаче? Какие законы генетики применимы здесь?

8. Гены А, В, и С расположены в одной хромосоме. Известно, что между генами АС происходит кроссинговер с частотой 12,7%. Количество рекомбинантов, образованных по генам ВС составляет 23,3%. Между генами А и В расстояние составляет 36 морганид. Постройте генетическую карту, правильно расположив данные гены в хромосоме.

9. Скрестили гомозиготную дрозофилу, имеющую желтый окрас тела, узкие крылья и без щетинок с гомозиготным самцом

дрозофилы, имеющим серый цвет тела, нормальные крылья и щетинки. Известно, что рецессивный ген желтой окраски тела и доминантный ген узких крыльев находятся во второй аутосоме, а рецессивный ген отсутствия щетинок – в третьей. Определите, какое следует ожидать потомство от скрещивания полученных гибридов между собой, если предположить, что кроссинговер между генами А и В отсутствует?

10. Организм имеет генотип ААВв. Определите расположение этих генов на хромосомах так, чтобы они могли наследоваться согласно закону Т. Моргана.

11. При проведении анализирующего скрещивания, от дигетерозиготы АаВв в потомстве были получены такие количественные результаты фенотипических классов: АВ – 902 особи, Ав – 102 особи, аВ – 99 особей и ав – 896 особей. Объясните полученные результаты расщепления.

12. Какие возможны варианты образования кроссоверных гамет у организма с генотипом АС//ас ВЕ//ве?

13. Какие гаметы могут образовываться у дигетерозиготы АаВв при несцепленном и сцепленном (с кроссинговером и без) наследовании.

14. В одной паре гомологичных хромосом расположены гены А и В и являются абсолютно сцепленными. Определите, какие типы гамет образуются у особей со следующими генотипами: ААВВ, АаВв, аавв?

15. У кукурузы рецессивный ген «укороченные междоузлия» (b) находится в одной хромосоме с рецессивным геном «зачаточная метелка» (v). При проведении анализирующего скрещивания с растением, имеющим нормальные междоузлия и нормальную метелку, всё потомство было похоже на одного из родителей. При скрещивании полученных гибридов между собой в потомстве оказалось 75% растений с нормальными междоузлиями и нормальными метелками, а 25% растений с укороченными междоузлиями и зачаточной метелкой. Определите генотипы родителей и потомства в двух скрещиваниях. Составьте схему решения задачи. Объясните полученные результаты. Какой закон наследственности проявляется во втором случае?

16. При скрещивании душистого горошка с яркой окраской цветов и усами с растением с бледной окраской цветков и без усов (гены сцеплены) в F_1 все растения были с яркими цветками и усами. При скрещивании между собой гибридов F_1 были получены растения: с яркими цветками и усами, бледными цветками и без усов. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей, потомства F_1 и F_2 . Какие законы наследственности проявляются в данных скрещиваниях? Объясните появление двух фенотипических групп особей в F_2 .

17. При скрещивании растений кукурузы с гладкими окрашенными зернами с растением, дающим морщинистые неокрашенные семена, в первом поколении все растения давали гладкие окрашенные зерна. При анализирующем скрещивании гибридов из F_1 в потомстве было четыре фенотипические группы: 1200 гладких окрашенных, 1215 морщинистых неокрашенных, 309 гладких неокрашенных, 315 морщинистых окрашенных. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей и потомства в двух скрещиваниях. Объясните формирование четырех фенотипических групп во втором скрещивании.

18. Дигетерозиготное растение гороха с гладкими семенами и усиками скрестили с растением с морщинистыми семенами без усиков. Известно, что оба доминантных гена (гладкие семена и наличие усиков) локализованы в одной хромосоме, кроссинговера не происходит. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей, фенотипы и генотипы потомства, соотношение особей с разными генотипами и фенотипами. Какой закон при этом проявляется?

19. Расстояние между генами АВ равно 24 морганиды. Какова доля генотипов ав//ав и аВ//аВ и во втором поколении от скрещивания организмов ААвв и ааВВ?

20. У человека гены А и В локализованы в аутосоме и расстояние между ними 8 морганид. Какая вероятность рождения ребенка с генотипом и фенотипом матери, если ее генотип $Ab//aB$, а генотип супруга $ab//ab$?

21. У бабочки-парусника ген, обуславливающий окраску тела, и ген, контролирующий наличие выступа на крыле, являются

доминантными и расположены на расстоянии 6 морганид. Какое потомство можно ожидать от скрещивания гетерозиготной по обоим признакам самки и неокрашенного самца без выступа на крыле?

22. У кроликов рецессивный ген белой пятнистости (голландские кролики) сцеплен с рецессивным геном, обуславливающим длинный волосной покров ангорского типа. Кроссинговер на этом участке составляет 14%. Гомозиготного длинношерстного пятнистого кролика скрестили с особью дикого типа. Какие фенотипы, и в каком соотношении должны иметь место в случае обратного скрещивания гибридов первого поколения с голландским длинношерстным кроликом?

23. Доминантные гены катаракты и эритроцитоза расположены в первой аутосоме. Определите вероятные фенотипы и генотипы детей от брака здоровой женщины и дигетерозиготного мужчины. Кроссинговер отсутствует.

24. Расстояние между генами составляет 5,8 М. Определите в %, какие типы гамет образует особь AC/ac?

25. Гены D и F расположены в одной группе сцепления. Между ними есть расстояние – 4,4 М. Определите % кроссоверных и некрссоверных гамет, которые образуются у особи с генотипом Df/df?

2. Наследование признаков сцепленных с полом

2.1. Хромосомный механизм определения пола

Большинство животных, обитающих на нашей планете, являются раздельнополыми. Пол можно рассматривать как совокупность признаков и структур организма, которые обеспечивают способ воспроизводства потомства и передачу наследственной информации от родителей к потомству.

Первичные половые признаки – морфофизиологические особенности организма, обеспечивающие образование гамет, их сближение и соединение при оплодотворении – наружные и внутренние органы размножения.

Вторичные половые признаки – совокупность внешних признаков и особенностей, обеспечивающих обнаружение и привлечение партнёра (их развитие контролируется гормонами).

Как известно, одна из основных особенностей хромосомного набора любой соматической клетки – парность входящих в него хромосом. Хромосомы из одной пары сходны друг с другом по форме и величине. В кариотипе каждого организма есть одинаковые у обоих полов хромосомы, названные *аутосомами*. Было установлено, что большинство животных и раздельнополых растений имеют в хромосомном наборе такие хромосомы, по которым отличаются женский и мужской пол – это *половые хромосомы*, которые получили название *X*- и *Y*-хромосом.

Развитие женского пола у человека определяется наличием в генотипе двух *X*-хромосом. В процессе образования гамет каждая яйцеклетка получает одну из *X*-хромосом. Развитие мужского пола определяется наличием в генотипе *X*- и *Y*-хромосом. В процессе образования гамет половина сперматозоидов получает *X*-хромосому, а другая половина – *Y*-хромосому. Если в процессе образования зиготы в нее попадают две *X*-хромосомы, то из нее будет формироваться женский организм. Если в зиготу попадают *X*- и *Y*-хромосома – развивается мужской организм.

Впервые половые хромосомы были обнаружены у клопа, все яйцеклетки которого имели 6 аутосом + *X*-хромосому, а сперматозоиды оказались двух видов: 6+*X* и 6+*O*. Тогда в соматических

У подавляющего большинства видов в зиготе и соматических клетках содержится по две половые хромосомы (две X-хромосомы или X- и Y-хромосома). Однако есть некоторые виды организмов, у которых присутствует лишь одна половая хромосома (X-хромосома).

В результате исследований ученые пришли к выводу, что у многих видов особи женского пола имеют парные хромосомы и в гаметогенезе в результате редукционного деления у них образуется только один сорт гамет X, а в гаметогенезе мужского пола образуется 2 сорта гамет: X и O, либо X и Y при равном числе аутосом.

Пол, дающий гаметы одного сорта – XX, был назван *гомогаметным*, пол, дающий 2 сорта гамет – XO и XY, - *гетерогаметным*. Следовательно, если самка определяется наличием в зиготе двух X-хромосом, а самец наличием лишь одной X-хромосомы и мужские гаметы X и O образуются в равном числе, то в потомстве окажется соотношение полов:

$$\begin{array}{ll} P: XX \times XO & \text{или} & P: XX \times XY \\ F_1: 1 XX : 1 XO & & F_1: 1 XX : 1 XY \end{array}$$

Из приведенной схемы можно увидеть, что равное отношение полов в поколениях ($1\text{♀} : 1\text{♂}$) обеспечивается благодаря тому, что один пол гомогаметный, а другой – гетерогаметный. Механизм, обеспечивающий равное отношение полов в потомстве, схож с анализирующим скрещиванием, при котором гибрид, гетерозиготный по одной аллельной паре генов, скрещивается с рецессивной гомозиготной формой: $Aa \times aa \rightarrow 1 Aa + 1 aa$. И в том и в другом случае одна родительская форма образует по данной паре признаков разные гаметы, а другая – одинаковые.

У растений половые хромосомы были обнаружены Алленом в 1917 г. при исследовании мха-печеночника – *Sphaenocarpus*. Все растения мха являются гаплоидными, а спорангий и его ножка – диплоидные. Аллен обнаружил, что мужские растения имеют 7 обычных хромосом и одну маленькую точечную Y-хромосому, а женские растения имеют, кроме 7 обычных хромосом, по одной большой X-хромосоме. Спорофит имеет набор $14A + XY$. Во время

мейоза образуется 7 пар аутосом и 1 пара ХУ-хромосом. Одна половина спор получает набор $7A + X$ – женская гамета, другая – $7A + Y$ – мужская гамета.

Также в 1923 г. были описаны половые хромосомы у дремы, щавеля, конопля, элодеи. В настоящее время гетероморфные пары хромосом для мужского пола обнаружены у конопля, хмеля, щавеля, ив, тополя, дремы белой, брионии, облепихи. Существуют также виды с гетерогаметным женским полом, например, некоторые виды земляники.

2.2. Балансовая теория определения пола

Американский генетик К. Бриджес в начале 20-х годов прошлого столетия, изучал явления первичного и вторичного нерасхождения признаков половых хромосом у плодовой мушки дрозофилы. В результате его исследований было установлено, что развитие пола определяется не только половыми хромосомами, но также и аутосомами. При этом он обнаружил изменения у первичных и вторичных половых признаков насекомого, которые зависели от количества половых хромосом и их отношения к числу аутосом в кариотипе. Таким образом, Бриджесом была выявлена, зависимость развития признаков пола у дрозофилы от соотношения Х-хромосом и аутосом.

У дрозофилы иногда возникают самки с триплоидным набором хромосом $3X + 3A$. Некоторые из них являются плодовицами. Однако у таких самок в процессе мейоза происходит нарушение нормального расхождения хромосом. При скрещивании таких самок с нормальными диплоидными самцами получилось 8 типов особей, имевших различное соотношение половых хромосом и аутосом. Наряду с нормальными самками и самцами в потомстве были получены особи с гипертрофированными признаками женского или мужского пола (сверхсамки и сверхсамцы) и особи, имевшие промежуточное наследование признаков пола (интерсексы). Для интерсексуальных особей были характерны переходные формы между самцами и самками, они имели резко выраженные мужские или женские признаки. Проанализировав полученные ре-

зультаты, К. Бриджес пришел к выводу, что развитие женского пола у дрозофилы зависит не от наличия двух X-хромосом, а мужской пол определяется не сочетанием X и Y-хромосом. Как выяснилось, развитие пола у дрозофилы определяется отношением числа X-хромосом к числу наборов аутосом, или так называемым *половым индексом* (X:A). Это положение легло в основу *балансовой теории определения пола*, сформулированной Бриджесом. Согласно этой теории, при отношении X:A, равном 1, развиваются нормальные *самки*, а при отношении равном 0,5 – развиваются нормальные *самцы*. Если значение полового индекса > 1 , тогда образуются *сверхсамки*, если $< 0,5$ – развиваются *сверхсамцы*. Когда же значение полового индекса находится в интервале между 1-0,5 – возникают *интерсексы*.

Исходя из этих данных, Бриджес сформулировал теорию пола. Ее суть состоит в том, что развитие половых признаков зависит от баланса генов, которые контролируют их развитие. По современным представлениям, гены, определяющие половые признаки, находятся в аутосомах, а гены, обуславливающие действие аутосомных генов пола, могут находиться в половых хромосомах или в аутосомах.

Половой хроматин. У нормальных особей женского пола в ядрах клеток, находящихся в стадии интерфазы, очень часто обнаруживают глыбку хроматина незначительных размеров. Эта глыбка располагается у ядерной оболочки или представлена в виде барабанной палочки, которая прикреплена к ядру с помощью тонкой нити. Впервые это явление обнаружили Барр и Бартрам. Они назвали это тельце *«сателлитом ядра»*.

Лайоном было установлено, что эта глыбка хроматина представляет собой одну из двух X-хромосом, находящуюся в гетеропикнотическом состоянии в период интерфазы. По выдвинутой Лайоном гипотезе, положительный гетеропиктоз свидетельствует о генотипической инактивации одной из X-хромосом кариотипа женского пола. Данное тельце встречается исключительно в ядрах клеток самок, поэтому оно является признаком отличия клеток самок от клеток самцов. Оно было названо *половым хроматином* или

тельцем Барра. Этот признак можно использовать при диагностике пола и изучении нарушений в системе половых хромосом.

2.3. Наследование признаков сцепленных с полом

В опытах по изучению наследования пола и признаков, сцепленных с полом, было установлено, что пол наследуется по такому же принципу, как и другие признаки. Соотношение особей по полу у человека, почти у всех видов животных и двудомных растений соответствует примерно отношению 1:1. Такая правильность в распределении потомства в бесконечном ряду поколений различных организмов говорит о наличии механизма, сходного с механизмом обычного факториального (генного) расщепления.

Было выявлено наличие в половых хромосомах генов, которые контролируют не только развитие признаков пола, но и отвечают за формирование неполовых признаков. Например, чувствительность к красному и зеленому цвету, свертываемость крови, цвет зубной эмали и так далее. Наследование признаков, гены которых находятся в половых хромосомах (X- и Y-хромосомах), называется *наследованием, сцепленным с полом*. Данный тип наследования был установлен и изучен Т. Морганом, в связи с наследованием генов, локализованных в половых хромосомах. Он изучал наследование окраски глаз у дрозофилы в связи с наследованием признаков пола.

Наследование признаков, сцепленных с полом, полностью соответствует распределению половых хромосом в мейозе и сочетанию их при оплодотворении. На основании этого, мы вправе сделать вывод, что гены, определяющие данные признаки, действительно находятся в половых хромосомах.

В лаборатории Т. Моргана проводили реципрокное скрещивание мушек дрозофил. Для этого ставили два скрещивания, характеризующиеся взаимно противоположным сочетанием анализируемого признака и пола у особей, которых брали для этого исследования. Например, если в первом скрещивании самка дрозофилы была с доминантным признаком, а самец с рецессивным признаком, то во втором скрещивании, наоборот, у самки был рецессивный

признак, а у самца – доминантный. Для реципрокного скрещивания Т. Морган и сотрудники лаборатории взяли для одного опыта красноглазых самок и белоглазых самцов, а для другого – белоглазых самок и красноглазых самцов.

У дрозофилы красный цвет глаз (W) является доминантным по отношению к белым глазам (w). Скрещивание красноглазых самок с белоглазыми самцами дало в F₁ полностью красноглазое потомство (самки и самцы). При скрещивании особей F₁ между собой в F₂ все самки оказались красноглазыми, а у самцов половина имела красные, а половина – белые глаза.

При скрещивании белоглазых самок с красноглазыми самцами в F₁ самки были красноглазыми, а самцы белоглазыми (наследование крест-накрест или крисс-кросс). В F₂ от скрещивания таких особей между собой половина самок и половина самцов имела белые, а половина – красные глаза.

Для объяснения этого необычного случая наследования Т. Морган предположил, что гены определяющие окраску глаз, находятся в X-хромосоме, а Y-хромосома этих генов не имеет.

I) P:	♀ X ^W X ^W	x	♂ X ^w Y
	красноглазые		белоглазые
	G: X ^W		X ^w , Y
	F ₁ : X ^W X ^w		X ^W Y
	♀ красноглазые		♂ красноглазые
	50%		50%
P:	♀ X ^W X ^w	x	♂ X ^w Y
	красноглазые		красноглазые
	G: X ^W , X ^w		X ^w , Y
	F ₂ : X ^W X ^W , X ^W X ^w		X ^w Y, X ^w Y
	♀ красноглазые	♂ красноглазые	♂ белоглазые
	50%	25%	25%
II) P:	♀ X ^w X ^w	x	♂ X ^W Y
	белоглазые		красноглазые
	G: X ^w		X ^W , Y
	F ₁ : X ^W X ^w		X ^w Y
	♀ красноглазые	♂ белоглазые	
	50%	50%	

P:	♀ X ^w X ^w	x	♂ X ^w Y	
	красноглазые		белоглазые	
G:	X ^w , X ^w		X ^w , Y	
F ₂ :	X ^w X ^w ,	X ^w X ^w	X ^w Y,	X ^w Y
♀	красноглаз.	♀	белоглаз.	♂
	25%	25%	25%	25%
			♂	белоглаз.

Можно сделать вывод: гены, отвечающие за развитие цвета глаз и гены, определяющие развитие признаков женского пола, локализованы в одной хромосоме и передаются по наследству сцеплено.

Тип скрещивания, когда гены матери наследует сын, а гены отца – дочь, называется *крисс-кросс* (крест-накрест). Такой тип скрещивания известен и у человека и объясняет некоторые заболевания, связанные с наследованием, сцепленным с полом. Наиболее изученными среди них являются дальтонизм, гемофилия, мышечная дистрофия Дюшена.

Рассмотрим случай наследования, сцепленного с полом, когда гетерогаметный пол является женским, например, у кур, шелкопряда, некоторых видов рыб. У них самки несут XY-, а самцы XX-хромосомы. Состояние, когда самцы несут две X-хромосомы, называется *гемизиготным*.

У кур по типу крисс-кросс наследуется целый ряд признаков, например, полосатое оперение плимутроков, аспидная окраска ног. Так, полосатое оперение обусловлено особым типом распределения по перу и контролируется доминантным геном, который локализован в X-хромосоме. Например, полосатую курицу скрестили с черным петухом. В потомстве от такого скрещивания получили черных курочек и полосатых петушков (крисс-кросс наследование):

P:	X ^B Y	x	X ^B X ^B	
F ₁ :	X ^B X ^B	x	X ^B Y	
	полосатый		черная	
	петух		курица	

Рассмотрим примеры наследования некоторых заболеваний человека, наследуемых сцепленно с полом.

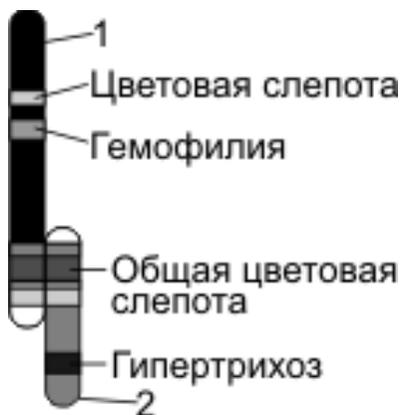


Рисунок 2.1 - Схема половых хромосом человека и сцепленных с ними генов: 1 – X-хромосома; 2 – Y-хромосома

Женщина одну X-хромосому получает от матери, другую X-хромосому – получает от отца. Мужчина также получает от матери X-хромосому, а Y-хромосома достается ему от отца. По размерам и расположению центromеры, X-хромосома является средней субметацентрической, а Y-хромосома представляет собой мелкую акроцентрическую хромосому. Кроме разных размеров и строения, X-хромосома и Y-хромосома имеют так же разные наборы генов. В зависимости от генного состава в половых хромосомах человека выделяют разные участки:

- 1) негомологичный участок X-хромосомы, который несет гены, имеющиеся только в X-хромосоме;
- 2) гомологичный участок X- и Y-хромосомы, содержащий гены, присутствующие и в X-хромосоме, и в Y-хромосоме;
- 3) негомологичный участок Y-хромосомы, несущий гены, имеющиеся только в Y-хромосоме.

В зависимости от локализации гена в хромосоме выделяют несколько типов наследования, которые представлены в таблице 2.2.

Таблица 2.2

Типы наследования в зависимости от локализации генов

Тип наследования	Локализация генов	Примеры
X-сцепленный рецессивный	Негомологичный участок X -хромосомы	Разные формы цветовой слепоты, гемофилия, некоторые формы мышечной дистрофии, отсутствие потовых желез и другие заболевания
X-сцепленный доминантный	Негомологичный участок X -хромосомы	Витамин D устойчивый рахит, коричневый цвет зубной эмали и другие заболевания
X-Y-сцепленный (частично сцепленный с полом)	Гомологичный участок X - и Y -хромосом	Общая цветовая слепота, синдром Альпорта,
Y-сцепленный	Негомологичный участок Y -хромосомы	Гипертрихоз края ушной раковины, перепончатость пальцев ног

2.4. Нерасхождение половых хромосом

Как отмечалось ранее, при скрещивании белоглазой самки дрозофилы с красноглазым самцом в F_1 все самки имеют красные глаза, а у всех самцов, получающих свою единственную X-хромосому от матери, глаза белые. Однако иногда в таком скрещивании проявляются единичные красноглазые самцы и белоглазые самки, так называемые исключительные мухи с частотой 0,1-

0,001%. Бриджес предположил, что появление таких «исключительных особей» объясняется тем, что у их матери во время мейоза обе X-хромосомы попали в одно яйцо, т.е. произошло *нерасхождение X-хромосом*. Каждое из таких яиц может быть оплодотворено либо спермием с X-хромосомой, либо Y-хромосомой. В результате может образоваться 4 типа зигот:

- 1) с тремя X-хромосомами – XXX;
- 2) с двумя материнскими X-хромосомами и Y-хромосомой XXY;
- 3) с одной отцовской X-хромосомой;
- 4) без X-хромосомы, но с Y-хромосомой.

Казалось бы, такие исключения могли вызвать сомнения в правильности теории наследования, сцепленного с полом. На самом деле это исключение является одним из прямых ее доказательств. Обычно в результате редукционного деления из двух гомологичных хромосом в яйцеклетке остается лишь одна. Но в случае нарушения расхождения хромосом в редукционном делении в направительное тельце иногда отходят обе X-хромосомы. Тогда в яйцеклетке не оказывается половых хромосом, а только аутосомы. Если в направительное тельце не отходит ни одна из X-хромосом, а обе остаются в яйцеклетке, тогда она будет иметь набор $A + 2X$. При оплодотворении таких необычных яйцеклеток сперматозоидом (с X- или Y-хромосомами) могут появиться белоглазые самки и красноглазые самцы (рис. 2.2).

Описанное явление было названо *первичным нерасхождением хромосом*. Когда произвели цитологическое исследование наборов хромосом в соматических клетках исключительных мух, то оказалось, что у них действительно имел место избыток или недостаток X-хромосом. Данное исключение оказалось в полном соответствии с теорией, объясняющей наследование, сцепленное с полом. Надо заметить, что самки дрозофилы с тремя X-хромосомами обычно гибнут, самцы с одной Y-хромосомой также нежизнеспособны и гибнут, а самцы с одной X-хромосомой, хотя внешне и нормальны, но оказываются бесплодными (стерильными), Самки же с двумя X-хромосомами и одной Y-хромосомой вполне нормальны.

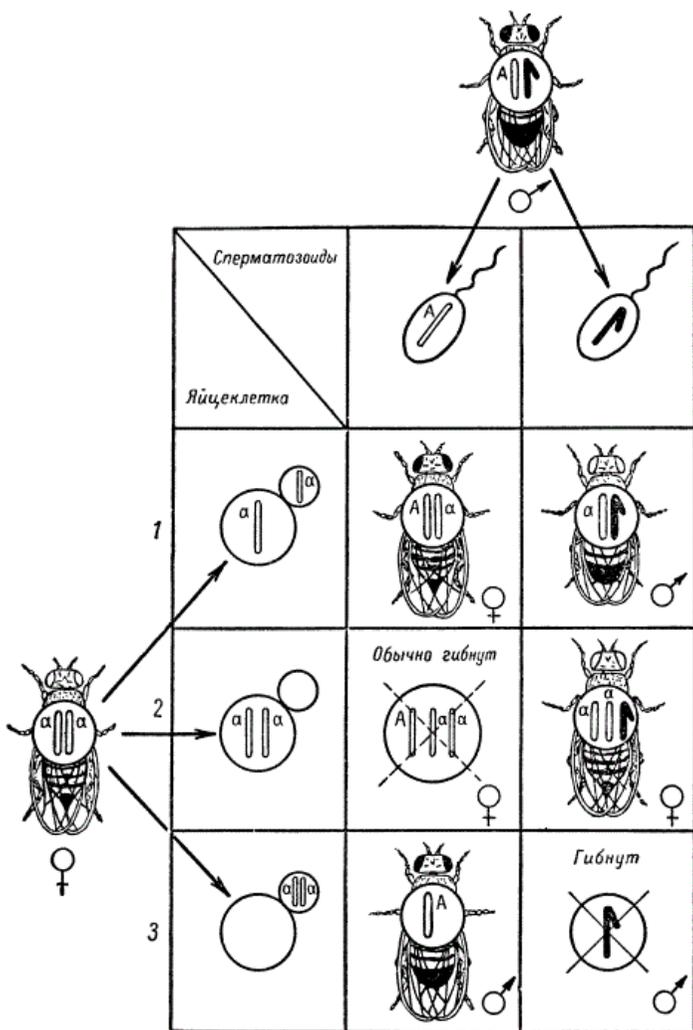


Рисунок 2.2 – Наследование признаков, сцепленных с полом (окраска глаз) у мухи-дрозофилы в случае первичного нерасхождения X-хромосом: А – фактор красной окраски глаз, а – белой; 1 – нормальное расхождение X-хромосом, 2 - обе X-хромосомы остались в яйцеклетке, 3 – обе X-хромосомы отошли в полярное тельце

Это показывает, что у дрозофилы Y-хромосома не содержит генов, определяющих пол. При скрещивании XXУ самок с нормальными красноглазыми самцами (XY) Бриджес обнаружил среди потомства 4% белоглазых самок и 4% красноглазых самцов. Остальная часть потомства состояла из красноглазых самок и белоглазых самцов. Появление подобных исключительных особей автор объяснил вторичным нерасхождением X-хромосом в мейозе, потому что самки, взятые в скрещивании (XXУ), возникли вследствие первичного нерасхождения хромосом. Вторичное нерасхождение хромосом у таких самок в мейозе наблюдается в 100 раз чаще, чем первичное.

Явление нерасхождения хромосом удалось наблюдать не только в оогенезе, но и в сперматогенезе дрозофилы. В настоящее время оно известно для многих животных, растений и для человека.

Подтверждением того, что наследование, сцепленное с полом, действительно имеет место, служит и другое исключение, также обнаруженное впервые в опытах с дрозофилой. Как указывалось, нерасхождение X-хромосом в мейозе встречается редко. Но был выявлен случай, когда наследование признака, сцепленного с полом, нарушалось систематически из поколения в поколение. При скрещивании самки дрозофилы, имевшей желтое тело (мутация yellow), с самцом, имевшим серую окраску тела, в потомстве все самцы оказались с отцовским признаком, а самки – с материнским. Хотя при обычных скрещиваниях желтотелых самок с самцами, имеющими серое тело, в случаях нормального расхождения X-хромосом осуществляется наследование по типу крест-накрест: дочери оказываются с серым телом как у отца, а сыновья – с желтым телом как у матери.

Путем цитологических исследований было обнаружено, что в этом случае две половые хромосомы самки, несущие гены желтой окраски тела, соединены в своей проксимальной части и имеют одну общую центромеру, и поэтому обе X-хромосомы с одной центромерой ведут себя, как одна хромосома. Эти две сцепленные хромосомы при редукционном делении постоянно отходят вместе или в направительное тельце или остаются в яйцеклетке. Такая самка, кроме сцепленных X-хромосом, имеет еще дополнительно и

Y-хромосому, которую она получила от отца. Поэтому у такой самки со сцепленными X-хромосомами образуются яйцеклетки двух сортов: с двумя сцепленными X-хромосомами и с одной Y-хромосомой.

На рисунке 2.3 приведена схема этого особого случая наследования сцепленного с полом признака. Такая линия мух со сцепленными X-хромосомами названа «двойная желтая» (или double-yellow) и обозначается в генотипе уу. Этой линией пользуются в специальных скрещиваниях для обнаружения видимых наследственных изменений в половой хромосоме самца. Сцепление X-хромосом, подобное только что описанному для вида плодовых мушек *Drosophila melanogaster* было обнаружено в 1934 г. К.В. Косиковым также у другого вида мушек дрозофил – *Drosophila simulans*.

У ряда других организмов, в том числе у человека, также известно нерасхождение половых хромосом. Из 4-х типов потомков, получающихся при нерасхождении X-хромосом у женщин, особи, не имеющие ни одной X-хромосомы, погибают в течение эмбрионального развития. Зиготы XXX развиваются у женщин, у которых чаще обычного встречаются умственные дефекты и бесплодие. Из зигот XXУ развиваются неполноценные мужчины – синдром Клайнфельтера – бесплодие, умственная отсталость, евнухоидное телосложение. Потомки с одной X-хромосомой чаще погибают в эмбриональном развитии, редкие выжившие – женщины с синдромом Шерешевского-Тернера. Они низкого роста, инфантильны, бесплодны. У человека Y-хромосомы содержат гены, определяющие развитие организма мужского пола. При отсутствии Y-хромосомы развитие идёт по женскому типу. Нерасхождение половых хромосом у человека происходит чаще, чем у дрозофилы; в среднем на каждые 600 родившихся мальчиков приходится один с синдромом Клайнфельтера.

y^+ — фактор серой окраски тела, y — желтой.

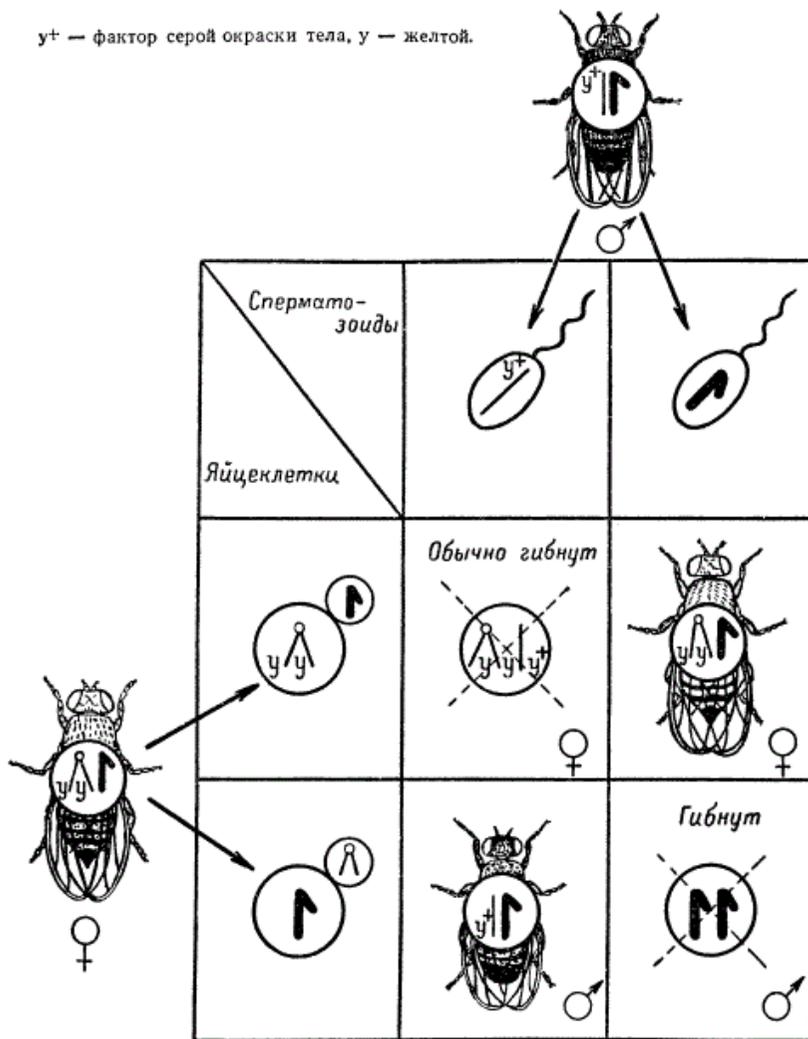


Рисунок 2.3 – Наследование признаков, сцепленных с полом (окраска тела), у мухи-дрозофилы в случае сцепления X-хромосом (double-yellow)

Контрольные вопросы

1. Что такое аутосомы?
2. Какие хромосомы называются половыми?
3. Расскажите об основных типах хромосомного определения пола.
4. Какой пол называется гомогаметным?
5. Какой пол называется гетерогаметным?
6. В чем суть балансовой теории определения пола? Кто является автором данной теории?
7. Какое наследование называется сцепленным с полом?
8. Расскажите об исследованиях Т. Моргана в связи с наследованием признаков сцепленных с полом.
9. Какое скрещивание называют крисс-кросс?
10. Какие участки в зависимости от генного состава выделяют в половых хромосомах человека?
11. Какие типы наследования можно выделить в зависимости от локализации гена в хромосоме?

Задачи на наследование признаков сцепленных с полом

Пример решения задачи:

Рецессивная аллель гена a у кур наследуется сцеплено с полом. Если в зиготе нет доминантной аллели гена A , то цыплята не выживают и погибают еще до вылупления из яйца. У кур женский пол является гетерогаметным. Гетерозиготного по данному гену петуха скрестили с нормальными курами. В потомстве от этого скрещивания из яиц вылупились 72 живых цыпленка. Каковы генотипы родителей и потомков? Определите, какое количество цыплят могло погибнуть до вылупления из яйца? Какой тип скрещивания в данной задаче?

Решение:

X^A – жизнеспособные цыплята

X^a – летальность в эмбриогенезе

$P - \text{♀ } X^A Y, \text{ ♂ } X^A X^a$

$F = 72$ цыпленка

белых курочек. Каковы были генотипы родителей и потомков, полученных в F_1 и F_2 ?

3. У овец ген P отвечает за развитие комолости, а ген P' – за развитие рогатости. Какая аллель является доминантной в этой паре, зависит от пола особи. У овец комолость доминирует над рогатостью, а у баранов, наоборот, рогатость доминирует над комолостью. Какое потомство следует ожидать в F_1 от скрещивания рогатой овцы с комолым бараном?

4. У родителей, имеющих нормальное зрение, родилось две дочери с нормальным зрением и сын – дальтоник. Определите, каковы генотипы родителей.

5. Гемофилия – заболевание, которое связано с несвертываемостью крови. Ген гемофилии является рецессивным и локализован в X -хромосоме. Отец девушки болен гемофилией, а её мать не страдает этим недугом и происходит из семьи, где не было носителей гена этого заболевания. Какие дети могут родиться у девушки, если она выйдет замуж за здорового юношу? Что можно сказать об их будущих внуках обоих полов (при условии, что сыновья и дочери не будут вступать в браки с носителями гена гемофилии)?

6. У женщины и мужчины, фенотипически имевших нормальное цветовое зрение (не страдали дальтонизмом), родилось несколько детей с нормальным зрением и один мальчик-дальтоник. Как объяснить такое потомство? Определите, какими будут генотипы родителей и возможные генотипы детей?

7. Серебристая курица породы виандот была скрещена с золотистым (коричневым) петухом, принадлежащим породе леггорн. Найдите, каким будет численное соотношение, полученных от данного скрещивания гибридов, по генотипу и фенотипу (по признаку пола и признаку окраски). Известно, что ген серебристой окраски является доминантным и находится в X -хромосоме, а ген золотистой окраски – рецессивный. У курицы гетерогаметный пол – XY , у петуха гомогаметный пол – XX .

8. У дрозофилы гены окраски глаз расположены в X -хромосоме. Доминантный аллель W контролирует развитие красной окраски глаз, его рецессивный аллель w – развитие белой окраски. При скрещивании гомозиготной самки с красными глаза-

ми и белоглазого самца в F_1 было получено 46 мух. После скрещивания потомства F_1 между собой в потомстве F_2 получили 190 особей. Определите, сколько самок было получено в F_1 ? Найдите, какое количество самцов в F_1 имело красную окраску глаз? Сколько самок F_1 имело красные глаза? Сколько самцов в F_2 имело белые глаза?

9. Известно, что «трехшерстные» кошки – всегда самки. Такая особенность окраса шерсти, связанная с полом особи обусловлена тем, что гены контролирующие развитие черного и рыжего цвета шерсти являются аллельными и локализованы в X-хромосоме. Ни один из этих генов не является доминантным, а при сочетании их в генотипе, образуются «трехшерстные» особи. Определите вероятность рождения в потомстве «трехшерстных» котят, если скрестить «трехшерстную» кошку с черным котом? Определите, какое получится потомство от скрещивания рыжей кошки с черным котом?

10. Отсутствие потовых желез у человека является рецессивным признаком, сцепленным с полом. Глухота (отсутствие слуха) – рецессивный признак, обусловленный аутосомным геном. У нормальных по данным признакам родителей родился мальчик, имеющий обе аномалии. Какими будут возможные генотипы родителей? Какова вероятность рождения ребенка с таким же генотипом как первый?

11. У бабочек самцы являются гомогаметным полом, а самки – гетерогаметным. Известно, что признак наличия пятен на крыльях бабочек сцеплен с X-хромосомой. Скрестили дигетерозиготного длинноусого самца однотонной окраски с гетерозиготной длинноусой самкой однотонной окраски. Найдите, какой получится процент короткоусых однотонно окрашенных самок от этого скрещивания?

12. У кур гетерогаметным полом является женский пол. В некоторых случаях возможно определение пола только что вылупившихся цыплят. Известно, что гены золотистого (коричневого) и серебристого (белого) оперения локализованы в X-хромосоме. Ген серебристого оперения является доминантным по отношению к золотистому оперению. Найдите, при каких генотипах родительских

особей, возможно определение пола только что вылупившихся цыплят.

13. Голубые глаза являются рецессивным признаком. Возможно ли от брака голубоглазой женщины, имеющей I группу крови и кареглазого мужчины, имеющего IV группу крови, мать которого была голубоглазой, рождение ребёнка с голубыми глазами, имеющего I группу крови? Поясните свой ответ. Какими будут генотипы родителей и их детей?

14. Существует несколько форм стойкого рахита у человека. Одна из таких форм является доминантной и наследуется сцеплено с полом, другая форма наследуется по рецессивно-аутосомному типу. Определите вероятность рождения больных детей, если известно, что мать является гетерозиготной по двум формам рахита, а отец и все его родственники здоровы.

15. У здоровых родителей, не подверженных частым инфекционным заболеваниям, родилось 3 девочки-погодки. Известно, что бабушка по материнской линии и дедушка по отцовской линии имеют очень хрупкое здоровье, так как они страдают болезнью Брутона (врождённый недостаток гамма-глобулинов, который обуславливает склонность к определённым инфекционным заболеваниям). Можно ли предположить, что эти девочки и все возможные дочери в этой семье, в дальнейшем так же не будут подвержены к бактериальным инфекционным заболеваниям, как их родители? Ген, обуславливающий развитие состояния дефицита гамма-глобулинов, является рецессивным и расположен X-хромосоме. Составьте таблицу и «историю рода».

16. Известно, что миопатия Дюшенна, сопровождающаяся дистрофией мышц, наследуется как рецессивный признак (а), сцепленный с X-хромосомой. Родители здоровы, но отец матери был болен этим заболеванием. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей, ожидаемого потомства, пол и вероятность появления потомков, у которых будет отсутствовать ген, вызывающий развитие миопатии.

17. Ген окраски кошек сцеплен с X-хромосомой. Черная окраска определяется геном Xs, рыжая - геном X, гетерозиготы имеют черепаховую окраску. От черепаховой кошки и рыжего кота

родились два рыжих котенка. Составьте схему решения задачи. Определите генотипы родителей и потомства, характер наследования признаков.

18. У матери, не являющейся носителем гена гемофилии, и больного гемофилией отца родились две дочери и два сына. Определите генотипы родителей, генотипы и фенотипы детей, если ген гемофилии является рецессивным и сцеплен с X-хромосомой.

19. Классическая гемофилия наследуется как рецессивный признак. Ген гемофилии располагается в X-хромосоме. У-хромосома не содержит гена, контролирующего свертываемость крови. Девушка, отец которой страдает гемофилией, а мать здорова и происходит из благополучной по гемофилии семьи, выходит замуж за здорового мужчину. Определите вероятные фенотипы детей от этого брака.

20. Атрофия зрительного нерва наследуется как рецессивный признак (а), сцепленный с X-хромосомой. В семье родители здоровы, но мать жены имела этот дефект. Составьте схему решения задачи, определите генотипы родителей, возможного потомства, пол и вероятность рождения больных детей.

21. В семье, где оба родителя здоровы, родился сын-гемофилик. Определите генотипы родителей, составьте схему решения задачи, определите вероятность рождения больной дочери. Гемофилия наследуется как рецессивный признак (h), сцепленный с X-хромосомой.

22. У кошек признаки черной и рыжей окраски сцеплены с полом и находятся в X-хромосоме, причем черный цвет – доминантный, рыжий – рецессивный, а гетерозиготы имеют черепаховую окраску. Скрестили рыжую кошку с черным котом. Определите (в %) возможное количество черепаховых кошек в потомстве от общего количества самок.

23. Белоглазая самка *Drosophila* скрещена с красноглазым самцом. Какова будет окраска глаз у потомства от возвратного скрещивания самки F_1 с ее отцом? От возвратного скрещивания самца F_1 с его матерью?

24. Гомозиготная красноглазая самка *Drosophila* скрещена с белоглазым самцом. Какова будет окраска глаз у потомства от воз-

вратного скрещивания самки F_1 с ее отцом? От возвратного скрещивания самца F_1 с его матерью.

25. У кур встречается сцепленный с полом летальный ген (X^a), вызывающий гибель эмбрионов, гетерозиготы по этому гену жизнеспособны. При скрещивании гетерозиготного по этому признаку самца с самкой появилось потомство (у птиц гетерогаметен женский пол). Составьте схему скрещивания, определите генотипы родителей, потомства и соотношения по полу выживших цыплят.

26. Потемнение зубов – доминантный признак, сцепленный с X-хромосомой. У родителей, имеющих темные зубы, родилась дочь с темными зубами и сын с белыми. Какова вероятность рождения детей с белыми зубами в этой семье?

27. У дрозофилы рецессивный ген a , обуславливающий укороченное тело, локализован в X-хромосоме. Доминантный ген A обуславливает нормальные размеры тела. Гетерозиготная самка, имеющая нормальные размеры тела, скрещена с самцом, также имеющим нормальные размеры тела. Получили 64 мухи. Сколько типов гамет может образовать самка? Сколько типов гамет может образовать самец? Сколько самок, полученных при этом скрещивании, имеют нормальные размеры тела? Сколько из них являются гомозиготными? Сколько самцов имеет укороченное тело?

28. У двудомного цветкового растения меландриума наследование пола происходит по такому же типу, как и у дрозофилы. Рецессивный ген, детерминирующий развитие узких листьев, локализован в X-хромосоме. Гомозиготное широколистное растение было опылено пыльцой узколистного. Получили 40 растений F_1 . Сколько из них было женских? У скольких мужских растений были широкие листья? У скольких женских растений были широкие листья? От скрещивания между собой растений F_2 получили 1280 гибридов F_2 . Сколько из них имели широкие листья? Сколько мужских растений были узколистными?

29. У двудомного цветкового растения меландриума наследование пола происходит по такому же типу, как и у дрозофилы. Рецессивный ген, обуславливающий развитие узких листьев, локализован в X-хромосоме. Доминируют широкие листья. Гетерозиготное широколистное растение скрестили с узколистным и полу-

чили 320 гибридов. Сколько растений в потомстве имели широкие листья? Сколько женских растений имели широкие листья? Сколько мужских растений имели узкие листья? Гетерозиготное растение опылили пыльцой широколистного растения и получили 40 гибридов. Сколько из них имели узкие листья? Сколько мужских растений имели широкие листья?

30. У небольшой рыбки (*Aplocheilus*) пол наследуется по тому же типу, что и у дрозофилы. Пара аллелей A и a , обуславливающих окраску тела, локализована в обеих половых хромосомах, как X , так и Y . Красный цвет является доминантным, а белый – рецессивным. От спаривания белой самки с красным гомозиготным самцом получили в F_1 18 потомков, а в F_2 – 44, из них 24 самки. Сколько рыбок F_1 имели красную окраску тела? Сколько разных генотипов было в F_2 ? Сколько рыбок F_2 имели красную окраску тела? Сколько рыбок-самок F_2 имели красную окраску тела? Сколько рыбок F_2 имели белую окраску?

31. Отсутствие потовых желез у людей передается по наследству как рецессивный признак, сцепленный с X -хромосомой. Наличие потовых желез – доминантный признак. Гетерозиготная здоровая женщина вышла замуж за здорового мужчину. От этого брака родилось восемь детей, из них четыре мальчика. Сколько детей не имело потовых желез? Сколько мальчиков не имело потовых желез? Сколько девочек от этого брака будут гетерозиготными? От брака гетерозиготной дочери с юношей, у которого отсутствовали потовые железы, родилось четверо детей, в том числе два мальчика. Сколько из мальчиков могли иметь нормальные потовые железы? Сколько девочек могли иметь нормальные потовые железы?

3. Явления нехромосомной наследственности

3.1. Цитоплазматическое наследование

К внеядерной наследственности относятся *цитоплазматическая и вирусная*. Известно, что из структур цитоплазмы наследственностью обладают пластиды, митохондрии и гиалоплазма. Свидетельством цитоплазматической наследственности являются факты, когда скрещиваются два растения в прямом – ♀А х ♂В и обратном направлениях ♂В х ♀А. Потомство в обоих случаях похоже на материнское растение.

Пластидная наследственность. Примером такого типа наследования является явление пестролистности у некоторых видов растений. Например, у растений ночной красавицы пестролистность наблюдается только у растений женского пола. Признак пестролистности связан с мутациями, возникающими в ДНК в хлоропластах. Данная мутация приводит к обесцвечиванию хлоропластов.

Существование пластидной наследственности было доказано путем анализа характера наследования пестролистности у травянистых растений. Суть опыта в следующем. Среди растений ночной красавицы есть особи, у которых листья имеют нормальную зеленую окраску, другие – пятнистые, а третьи – совсем лишены хлорофилла (белые). Отбирали пестичные цветки на ветвях с нормальными зелеными листьями и опыляли одни пыльцой цветков, взятых с веток с зелеными листьями, другие с веток с пестрыми, а третьи с веток с белыми листьями.

В потомстве от таких скрещиваний получены растения с зелеными листьями.

Во второй серии скрещиваний женские цветки были взяты с пестролистных веток, опылители оставлены те же. В потомстве получены зеленолистные, пестролистные, белолистные растения.

В третьей серии скрещиваний цветки с альбиносной ветви опыляли пыльцой с зеленолистных, пестролистных и белолистных веток. Все потомство оказалось альбиносным. Полученные результаты легко объясняются, если допустить, что цвет пластид у гибридных растений определяется цветом пластид, попавших в яйцеклетку. У

зеленолистных материнских растений пластиды в яйцеклетках все были зелеными. Так как в спермиях цитоплазмы нет, то пластиды у всех гибридов, привнесенные цитоплазмой яйцеклетки были зелеными.

Аналогичная ситуация оказалась в случае, когда в качестве материнских компонентов были взяты цветки с белыми веток.

В женских цветках на пестролистных ветках при мейотическом делении археспоральных клеток и последующем митозе вследствие случайного расхождения по дочерним клеткам цитоплазмы в одни из них попали хлоропласты не способные к образованию хлорофилла (белые), в другие – зеленые, в третьи – и белые, и зеленые пластиды. В соответствии с этим, в гибридном потомстве получены растения зеленые, белые и пестролистные. Ни в одной из серий скрещиваний опылитель не оказал влияния на окраску листьев гибридных растений.

Экспериментальные данные, собранные по наследованию пестролистности у других растений показали, что гены, отвечающие за окраску пластид, расположены не в хромосомах, а в цитоплазме. Такие гены называются *цитоплазматическими*. В отличие от хромосомного наследования, цитоплазматическое наследование осуществляется по материнской линии, так как яйцеклетка богата цитоплазмой, а сперматозоид нет. Пластиды в дочерних клетках не создаются заново, а образуются путем деления себе подобных. Нормальные зеленые пластиды производят зеленые хлоропласты, а мутантные с полной или частично лишенной окраской производят зеленые пластиды с измененной окраской. Пластидное наследование является одним из явлений нехромосомного наследования.

Пестролистные формы деревьев и кустарников широко используются в декоративных целях.

Пестролистность поддерживается путем вегетативного размножения. При вегетативном размножении пестролистных форм растений, когда пестролистность обусловлена пластидной наследственностью, следует ожидать, что у размноженных особей могут быть листья всех 3-х типов в зависимости от того, какие пластиды окажутся в точках роста размножаемого органа.

Митохондриальная наследственность. Митохондрии представляют собой тельца различной формы в диаметре 0,2-1 мкм и до 7-20 мкм длиной. Состоят митохондрии на 65-70% из белков, на 25-30% из липидов, содержат РНК и ДНК, выполняют функции обеспечения клеток энергией, способны делиться.

Митохондриальные гены кодируют 2 группы признаков, которые связаны с работой дыхательной системы и с устойчивостью к антибиотикам.

В митохондриях дрожжевых клеток были обнаружены гены дыхательных ферментов, которые находятся в плаزمиде. У бактерий выделяют 3 типа плазмид:

- 1) плазмиды, которые содержат половой фактор **F**;
- 2) плазмиды, которые содержат фактор **R**;
- 3) плазмиды, которые содержат фактор **col** – колициногенный.

Бактерии с фактором **F** являются мужскими. При конъюгации фактор **F** переходит в женскую особь, которая после этого становится мужской. Фактор **R** также передается при конъюгации и обеспечивает устойчивость к антибиотикам. Фактор **col** присутствует в плазмиде, ДНК которых кодирует белки-колицины, убивающие бактерии, у которых отсутствуют такие плазмиды.

Доказательства наследования через митохондрии получены на дрожжевых грибах. В 1949 г. были обнаружены карликовые колонии этих грибов, представляющие собой мутационные линии с нарушенной функцией митохондрий.

При скрещивании мутантов между собой зиготы и аскоспоры не образовывались. Если же скрещивались нормальные дрожжи с мутантами, то потомство было полностью нормальным. Вывод подтвержден в культуре изолированных клеток дрожжей. Мутанты разводились в изолированной культуре. Если в среду добавляли очищенную фракцию митохондрий из нормального штамма, в культуре развивались нормальные колонии.

Нередким явлением среди древесной флоры является карликовость. Существует предположение, что она связана с деятельностью митохондрий.

Цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС) – разновидность внеядерной наследственности. Она характеризуется наличием в ДНК митохондрий и пластид цитоплазматического гена (плазмогена), который угнетает формирование хромосом при образовании пыльцы. В результате этого образуется нежизнеспособная (стерильная) пыльца, не образующая спермиев. ЦМС играет большую роль в селекции и семеноводстве для исключения самоопыления и последующего получения гетерозисных гибридов.

Цитоплазматическая мужская стерильность изучена у многих сельскохозяйственных растений (кукуруза, пшеница, лук, подсолнечник и т.д.). Суть ее заключается в том, что в цитоплазме у растений есть факторы, которые обуславливают стерильность по мужской линии.

Мужская стерильность бывает при отсутствии пыльцы или неспособности ее к оплодотворению и *проявляется в трех основных формах:*

- 1) недоразвитие тычинок (у некоторых видов табака);
- 2) образование нежизнеспособной пыльцы (чаще всего встречается у кукурузы);
- 3) нерастрескивание пыльников, вследствие чего образовавшаяся в пыльниках нормальная пыльца не может попасть на рыльца (это очень редкое явление, наблюдается иногда у некоторых сортов томата).

Мужская стерильность может быть обусловлена генами стерильности ядра, взаимодействием ядерных генов и плазмогенов. Различают ядерную и цитоплазматическую мужскую стерильность. Гены стерильности *rfrf* рецессивны по отношению к доминантным генам фертильности *RfRf*. При скрещивании стерильных форм с фертильными в F_1 все потомки стерильны, в F_2 наблюдается расщепление по моногенному типу – 3:1.

Цитоплазматическая мужская стерильность детерминируется плазмогенами $ЦИТ^S$ и проявляется только тогда, когда в генотипе содержатся рецессивные ядерные гены *rfrf*. Генотип стерильного аналога – это потомство растения, обладающего ЦМС, но имеющего все признаки отцовского сорта – опылителя кроме стерильной пыльцы ($ЦИТ^S$ *rfrf*). Стерильные аналоги создаются в

течение 5-8 поколений. В каждом поколении растение, обладающее ЦМС, опыляют пыльцой сорта, для которого создается стерильный аналог, т.е. проводятся насыщающие скрещивания, до тех пор, пока цитоплазма сорта не заменится полностью на стерильную основу.

Такие стерильные аналоги используют для получения гибридных семян в селекции на гетерозис, т.к. это позволяет исключить затраты на удаление мужских элементов цветка при получении гибридных семян.

Плазмогены, обуславливающие фертильную пыльцу обозначают как ЦИТ^N. Растения, имеющие фертильную пыльцу, несут ядерные доминантные гены Rf. Ядерный ген Rf не может изменить плазмогены ЦИТ^S в ЦИТ^N, но ослабляет их действие и образуется частично фертильная пыльца.

Доказали цитоплазматический характер мужской стерильности путем насыщающих скрещиваний. В качестве материнского берется растение с ЦМС и скрещивается с нормальным растением. Полученные гибриды первого поколения (F₁) будут иметь цитоплазму матери, а ядерное вещество 50%/50% материнское и отцовское (это связано с тем, что спермий не имеет цитоплазмы, а яйцеклетка имеет).

Гибриды снова скрещивали с нормальными растениями. Получили F₂, у которых цитоплазма на 100% материнская, а ядро на 25% материнское, на 75% отцовское.

Скрещивание продолжали до тех пор, пока у гибридов ядро на 100% не будет отцовским. Цитоплазма же остается материнской. У таких гибридов ЦМС сохраняется. Следовательно, она обусловлена цитоплазмой.

На некоторых объектах было показано, что расщепление признаков по менделевским законам опаздывает на одно поколение. В цитоплазме яйцеклетки присутствуют негенетические факторы (например, ферменты, белки-репрессоры), которые оказывают влияние на экспрессию ядерных генов. Возникает *«материнский эффект»*, когда происходит влияние генотипа матери на развитие потомства, передаваемое через цитоплазму яйцеклетки. Например, признак право- и левозавитковости раковин у улиток. Было выяс-

нено, что направление витков зависит от ориентации веретена деления в первых двух дроблениях оплодотворенного яйца, а сама ориентация веретена определяется влиянием генотипа матери на цитоплазму.

Дальнейшие исследования показали, что на проявление ЦМС влияют и ядерные гены. Так, у пшеницы ЦМС контролируется цитоплазмой и двумя парами ядерных генов (доминантный ген препятствует образованию ЦМС).

Сложное взаимодействие между ядерными и цитоплазматическими структурами обнаружил Михаэлис в опытах с кипреем. В течение 15 поколений он проводил насыщающее скрещивание кипрея желтого с кипреем мохнатым. У гибридов ядро было от кипрея мохнатого, а цитоплазма от желтого. Признаки анатомического строения, окраски цветков, вязкости цитоплазмы, устойчивости к ядам, реакция на свет и температуру контролировались у гибридов цитоплазмой кипрея желтого. В ряде вариантов такого влияния совсем не было, в третьем случае оно было незначительным. Автор сделал вывод, что наследственные структуры ядра и цитоплазмы взаимодействуют как единая генетическая система.

Для того чтобы та или иная структура могла выполнить роль материального носителя наследственности и обеспечить количественные закономерности наследования, она должна обладать тремя основными свойствами: выполнять жизненно важные функции в метаболизме клетки (синтез белка), обладать способностью к воспроизведению, точно распределяться в дочерние клетки при делении.

Этим трем условиям полностью удовлетворяют структуры ядра – хромосомы. Есть ли в цитоплазме структуры, обладающие тремя перечисленными свойствами?

Известно, что центриоли, пластиды и митохондрии обладают способностью к саморепродукции, то есть удовлетворяют и второму условию. Однако ни один из органоидов цитоплазмы, исключая центриоли, не распределяется при делении клеток столь точно, как хромосомы. Именно в этом состоит главное отличие ядерных структур (хромосом) от цитоплазматических.

Однако ядро отличается от цитоплазмы двумя

существенными моментами:

1). Ядро содержит ограниченное и характерное для каждого вида число хромосом; в цитоплазме много однозначных органоидов, число их, как правило, непостоянно.

2). Ядро в большинстве случаев не способно исправить и заместить возникшие дефекты хромосом, они воспроизводятся при делении клетки; поврежденные и неспособные к размножению органоиды цитоплазмы могут быть замещены путем размножения одноименных неповрежденных структур.

3.2. Генетическая система клетки

Система генетического аппарата клетки включает в себя *генотип ядра и плазмотип (плазмон) цитоплазмы* (рис. 3.1).

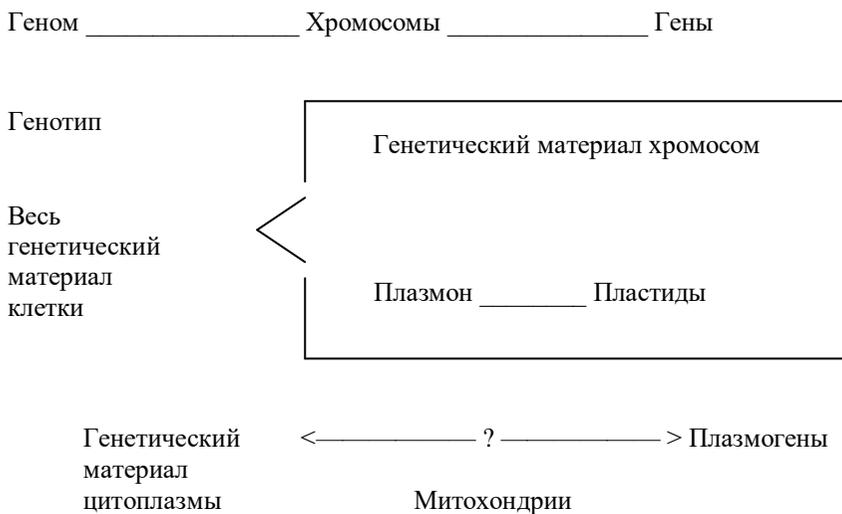


Рисунок 3.1 - Схема генетического аппарата клетки (М.Е. Лобашев)

Генетический аппарат клетки является дискретным. В гено типе ядра он представлен хромосомами и генами, которые входят в состав хромосом. В плазмотипе цитоплазмы генетический аппарат представлен плазмогенами, являющиеся фрагментами пластидной и митохондриальной ДНК.

Наследственные факторы, локализованные в цитоплазме и ее органоидах, назвали *плазмотипом*, или плазмоном. М.Е. Лобашев (1967) предложил расширить понятие генотипа и включить в него как систему хромосомных генов (геном), так и цитоплазматических (плазмон). Любая единица цитоплазматической наследственности, соответствующая единице хромосомной наследственности (гену), называется *плазмогеном*.

У прокариот цитоплазматическая наследственность связана с *ДНК плазмид*.

Таким образом, материальная и функциональная преемственность между поколениями обеспечивается всеми самовоспроизводящимися структурами клетки: ядерными и цитоплазматическими. Цитоплазматическое наследование, как и хромосомное, дискретно.

3.3. Наследование через инфекцию

Через цитоплазму клетки могут передаваться различные субмикроскопические частицы и симбионты клетки, которые обладают свойством воспроизводиться в клетке и поэтому способны имитировать цитоплазматическую наследственность. Наследование, которое осуществляется через такие частицы, имеет большое значение в передаче будущему поколению некоторых свойств материнского организма.

Есть линии мышей с наследственной предрасположенностью к развитию рака различных органов, например, к раку молочной железы. Предрасположенность самок мышей к раку молочной железы идет, преимущественно, по материнской линии при выкармливании потомства. Было выявлено, что через молоко мышей передается некая инфекция, вызывающая у потомков повышенную склонность к раку молочной железы. Если к мышам-кормилицам из

раковых линий поместить мышат из здоровой линии, то они приобретают предрасположенность к развитию рака молочной железы. Если же мышат из раковой линии полностью выкармливают здоровые матери-кормилицы, то они остаются здоровыми.

Следовательно, можно сделать вывод, что развитие раковой опухоли у здоровой линии мышей вызывается инфекцией, которая передается через материнское молоко. Этот инфекционный агент был назван «фактором молока». Было установлено, что этот фактор имеет вирусную природу.

Есть линии мышей, у которых склонность к заболеванию сильно выражена. У таких линий самцы так же, как и самки являются переносчиками данной болезни. Они могут заражать здоровых самок при скрещивании через сперматозоиды.

Еще одним примером подобного наследования является передача от родителей к потомству чувствительности к углекислому газу у дрозофилы.

Французскими исследователями Ф. Леритье и Ж. Тесье были обнаружены линии дрозофилы, которые имели чувствительность к углекислому газу. Мухи из чувствительных линий погибают даже при небольших концентрациях двуокиси углерода. Если скрестить самок из чувствительных линий с самцами из нормальной линии, потомство будет чувствительным к газу. Из поколения в поколение самки будут передавать это свойство своему потомству. При реципрокном скрещивании этого явления не наблюдается, хотя и здесь часть потомства оказывается с несколько повышенной чувствительностью к углекислому газу.

Полученные данные навели авторов на мысль, что чувствительность дрозофилы к углекислому газу наследуется через цитоплазму яйцеклеток. Для подтверждения своей гипотезы, они провели дальнейшее исследование. Для этого они, сохраняя цитоплазму яйцеклеток чувствительной линии, заменили все ее хромосомы на хромосомы, взятые от мух из нормальной линии путем скрещивания самок из чувствительной линии с самцами, хромосомы которых маркированы определенными генами и несут инверсии, препятствующие прохождению кроссинговера. Оказалось, что мухи с замененными хромосомами, принадлежащие к нечувствительной ли-

нии, сохраняли чувствительность к углекислому газу и передавали ее потомству. Следовательно, был сделан вывод, что фактор, определяющий чувствительность к углекислому газу, находится не в хромосомах, а возможно – в цитоплазме.

Полученные авторами результаты были проверены также методом инъекции гемолимфы от мух из чувствительной линии в тело нормальных самок. В результате введения инъекции гемолимфы, нормальные самки дали потомство, чувствительное к углекислому газу. Мухам из чувствительной линии, производилась передача яичников от мух из нормальных линий, которые в дальнейшем тоже дали чувствительное потомство. При скрещивании нормальных самок с самцами из чувствительной линии появилось небольшое число чувствительных к газу дрозофил. Самки, полученные от этого скрещивания, передавали это свойство потомству, причем оно иногда усиливалось в последующих поколениях.

Все проведенные исследования привели к заключению, о том, что чувствительность к углекислому газу передается саморепродуцирующимися частицами, находящимися в цитоплазме яйцеклетки, которые были названы *сигма-факторами*. Предполагается, что этот фактор является вирусом.

Т. Соннеборном с сотрудниками и другими авторами была проведена серия работ по изучению особых частиц, находящихся в цитоплазме у инфузории *Paramecium aurelia*. Известны генетически однородные линии этого вида инфузории, выделяющие в среду специфическое вещество парамецин. Сами продуценты парамецина не страдают от этого вещества, но оно губительны для парамеций из других линий. Поэтому, инфузории, которые выделяют вещество парамецин, были названы «убийцами». Было выявлено содержание в цитоплазме таких инфузорий особых частиц, в состав которых входит ДНК. Эти частицы были названы *каппа-частицами*. Именно при наличии каппа-частиц в цитоплазме инфузория может продуцировать «убивающее» вещество – парамецин. В норме эти частицы не содержатся у чувствительных к парамецину инфузорий.

Контроль за сохранение κ -частиц в цитоплазме и выделение парамецина инфузорией осуществляется доминантным геном **К**, его рецессивная аллель **к** не способствует сохранению κ -частиц.

Размножение инфузорий со свойствами «убийц» происходит за счет прямого деления инфузории-«убийцы», которые постоянно дают однотипные клоны. При создании соответствующих благоприятных условий удастся провести скрещивание, то есть вызвать конъюгацию двух клеток – происходящей из «убийц» и чувствительной к парамидину.

На рисунке 3.2 представлена схема наследования генов **K** и **k** и распределения χ -частиц при этом. Для конъюгации взяли гомозиготные формы (**KK** и **kk**), эксконъюганты – гетерозиготные (**Kk**).

При последующей автогамии эксконъюгантов будет происходить расщепление по генотипу «убийц» (**KK**) к чувствительным (**kk**) инфузориям в соотношении 1:1, распределение χ -частиц при этом будет проходить по-другому – в зависимости от длительности конъюгации родительских клеток. Если конъюгация между родительскими клетками прошла быстро и при этом происходил обмен лишь микронуклеусами, а цитоплазмой эксконъюганты не успели обменяться, в этом случае χ -частицы не попадут в цитоплазму чувствительного партнера и останутся в исходной материнской клетке.

Если же процесс конъюгации проходил длительное время, тогда происходящий от чувствительной клетки эксконъюгант получит ген **K** (станет по генотипу **Kk**) и цитоплазму с χ -частицами. При последующем делении эта парамеция **Kk** даст клоны «убийц» с χ -частицами, которые будут размножаться и сохраняться в цитоплазме инфузории при наличии гена **K**. При попадании χ -частиц в цитоплазму чувствительной клетки, имеющей генотип **kk** они не будут размножаться и постепенно исчезнут.

На сегодняшний день выделено несколько линий парамедий-«убийц». Одни из них содержат χ -частицы и действуют путем выделения в культуральную среду «летального агента». Некоторые линии парамедий убивают партнера путем непосредственного контакта во время конъюгации. Такой тип «убийц» содержит μ -частицы. Есть также линии, содержащие лямбда-, ню-, сигма-частицы, которые отличаются друг от друга формой, размером и другими особенностями. Предполагают, что все эти частицы являются разными симбионтами клетки.

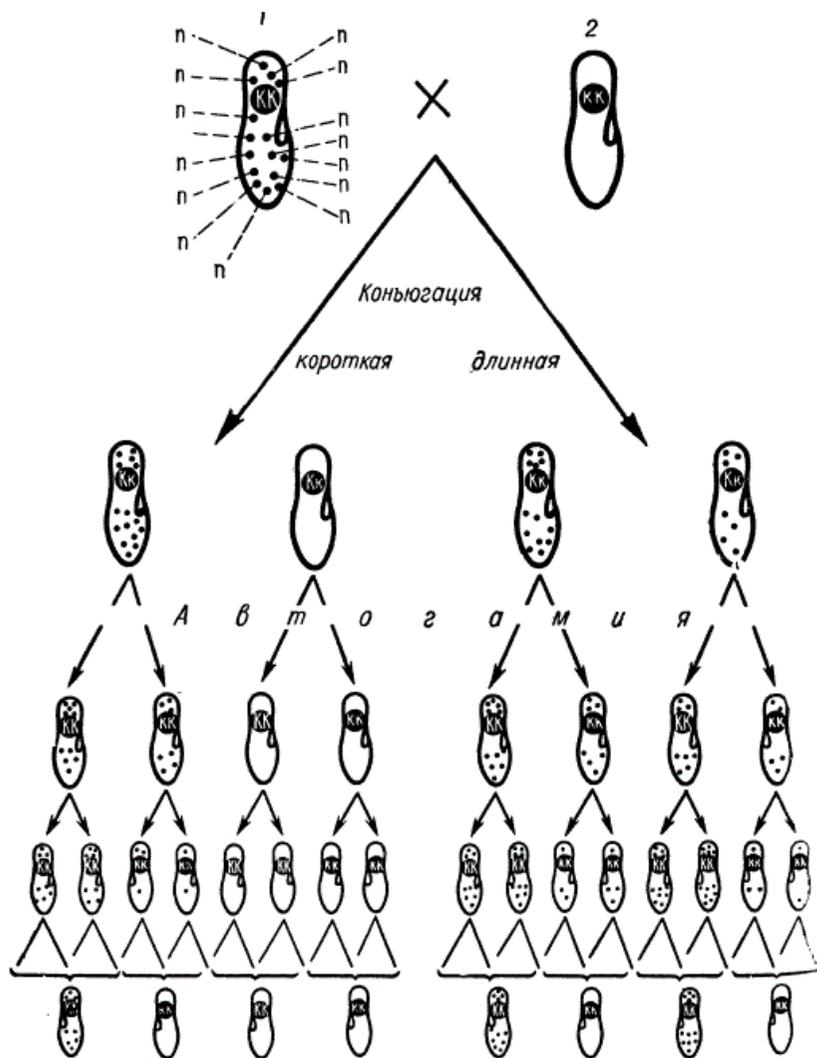


Рисунок 3.2 – Схема наследования гена Кк и каппа-частиц у *Paramecium aurelia* (каппа-частицы изображены черными точками)

Точно установленными данными по поводу наличия подобных факторов у древесных растений мы пока не располагаем, но предположить наличие такого явления можно. Для этого есть следующие основания.

Широкой популярностью пользуется узорная древесина капов, образующаяся в стволах карельской березы. По исследованиям Любавской, узорчатость древесины березы карельской при семенном размножении наследуется по правилу неполного доминирования с расщеплением семенного потомства на узорчатые и безузорчатые формы. Проведение наблюдений и скрещиваний березы карельской с березой бородавчатой показало, что узорчатость древесины контролируется ядерным геном, хотя появление капов – результат вирусной инфекции.

Исследованиями Сакса и Бандера получены данные иного характера. В частности, им удалось получить образование капов у 75% сеянцев березы повислой, после выдерживания семян перед посевом в бродившем соку березы карельской (в течение 7-10 дней). Авторы считают, что появление капов являются результатом воздействия вирусной инфекции.

Кроме того, у многих деревьев карельской березы капы не образуются в течение первых 10-15 и даже 20 лет. Это не совместимо с ядерным контролем признака. Кроме того, встречаются сосны и ели с капами. В 1978 году было найдено дерево сосны, на стволе которой до высоты 4-5 м было множество капов, далее на таком же протяжении капов не было, после чего на стволе опять было обилие капов. И это не единичный случай.

Этот феномен легко объяснить с позиции инфекционного капообразования. Следует, однако, отметить, что в принципе допустимо объяснение с позиций дифференцированной активности генов. Как обстоит дело фактически – вопрос открытый.

Все описанные выше случаи говорят о том, что в цитоплазме иногда присутствуют различные включения – частицы, которые способны к самовоспроизведению и служат передатчиками некоторых свойств по материнской линии. Но надо отметить, что эти частицы, по существу, не являются неотъемлемыми элементами жи-

вой клетки. К таким случаям следует отнести передачу через цитоплазму какого-либо инфекционного агента – вирусов или бактерий.

Контрольные вопросы

1. Какие структуры цитоплазмы обладают наследственностью?
2. Что такое пластидная наследственность? Приведите пример.
3. Каким образом можно поддерживать пестролистность у растений?
4. Какие гены называются цитоплазматическими?
5. Расскажите о митохондриальной наследственности. Приведите примеры.
6. В чем заключается суть цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) у растений?
7. Назовите основные формы проявления мужской стерильности у растений.
8. Каким образом доказали цитоплазматический характер мужской стерильности у растений?
9. В чем заключается «материнский эффект» при наследовании?
10. Что такое плазмотип и плазмоген?
11. Опишите схему генетического аппарата клетки.
12. Расскажите о наследовании через инфекции. Приведите примеры и доказательства.

Задачи на цитоплазматическую мужскую стерильность (ЦМС)

1. У кукурузы фертильная пыльца образуется на основе нормальной цитоплазмы (ЦИТ^N), а наследственная стерильность пыльцы обусловлена наличием стерильной цитоплазмы (ЦИТ^S). Доминантный, ген Rf восстанавливает фертильность, и стерильная цитоплазма проявляет свое действие только в сочетании с рецессивными аллелями этого гена (rf rf).

Определить соотношение фертильных и стерильных растений в следующих скрещиваниях:

- а) ЦИТ^S rfrf x ЦИТ^SRfRf;
- б) ЦИТ^SRfRf x ЦИТ^SRfRf;
- в) ЦИТ^SRfrf x ЦИТ^NRfrf;
- г) ЦИТ^SRfrf x ЦИТ^NRfrf.

2. При скрещивании растения со стерильной пыльцой с растением, у которого нормальная пыльца, получено потомство, состоящее на $\frac{1}{2}$ из фертильных и на $\frac{1}{2}$ из стерильных растений. Определить генетическую систему отцовского родителя.

3. При скрещивании растения со стерильной пыльцой с растением, имеющим стерильную цитоплазму, получено потомство, целиком состоящее из фертильных растений. Определить генетическую систему отцовского родителя.

4. Какие генетические системы отцовской линии будут полностью восстанавливать фертильность стерильной по пыльце линии (ЦИТ^Srfrf)?

5. Какая генетическая система фертильной отцовской линии будет закреплять стерильность линии ЦИТ^Srfrf?

6. У пшеницы развитие признака стерильности цитоплазмы находится под контролем двух пар генов. Взаимодействие двух доминантных генов Rf_1 и Rf_2 восстанавливает фертильность, и ЦИТ^S проявиться не может. Растения с одним доминантным геном (Rf_1 или Rf_2) в гетерозиготном или гомозиготном состоянии – полустерильны.

Определить характер расщепления по фертильности – стерильности при самоопылении указанных ниже растений:

- а) ЦИТ^S Rf_1 rf_1 rf_2 rf_2 ;
- б) ЦИТ^S Rf_1 Rf_1 rf_2 rf_2 ;
- в) ЦИТ^S Rf_1 rf_1 Rf_2 rf_2 ;
- г) ЦИТ^S Rf_1 Rf_1 Rf_2 rf_2 .

Тестовые задания

№ п/п	Вопрос	Варианты ответа
1	Как называются константные формы, не дающие расщепления в последующих поколениях?	<ol style="list-style-type: none"> 1. стерильные 2. гомологичные 3. гетерозиготные 4. гомозиготные
2	Какие формы называются гетерозиготными?	<ol style="list-style-type: none"> 1. формы, не дающие расщепление 2. формы, дающие расщепление 3. формы, у которых преобладает доминантный признак 4. формы, у которых преобладает рецессивный признак
3	Что означает термин «доминантный»?	<ol style="list-style-type: none"> 1. подавляющий 2. подавляемый 3. отступающий 4. контролирующий
4	Что означает термин «рецессивный»?	<ol style="list-style-type: none"> 1. подавляемый 2. подавляющий 3. проявляющийся 4. контролирующий
5	Как называются парные гены?	<ol style="list-style-type: none"> 1. гомозиготные 2. гетерозиготные 3. аллели 4. гомологичные
6	Лocus – это:	<ol style="list-style-type: none"> 1. место расположения хромосом в ядре 2. место расположения генов на хромосоме 3. группа хромосом 4. группа генов

7	Кто сформулировал основные положения хромосомной теории наследственности?	1. Г. Мендель 2. Г. Де-Фриз 3. У. Бетсон 4. Т. Морган
8	Развитие признаков пола связано с:	1. аутосомами 2. половыми хромосомами 3. кариотипом; 4. генами
9	Гомогаметный пол – это пол, дающий:	1. 1 сорт гамет 2. 3 сорта гамет 3. 2 сорта гамет 4. 4 сорта гамет
10	Гетерогаметный пол – это пол, дающий	1. 3 сорта гамет 2. 4 сорта гамет 3. 2 сорта гамет 4. 1 сорт гамет
11	Сколько типов хромосомного определения пола существует?	1. 14 2. 2 3. 3 4. 4
12	Чему равно соотношение особей по полу у человека, большинства животных и двудомных растений?	1. 1:1 2. 1:2 3. 2:1 4. 3:1
13	Что легло в основу балансовой теории определения пола?	1. развитие признаков пола зависит от половых хромосом 2. развитие признаков пола зависит от аутосом 3. пол определяется отношением числа X-хромосом к числу наборов аутосом (X:A) 4. развитие признаков пола зависит от

		факторов среды
14	Наследование признаков, гены которых находятся в половых хромосомах, называется:	<ol style="list-style-type: none"> 1. полимерией 2. наследованием, сцепленным с полом 3. модифицирующим влиянием генов 4. сцеплением генов
15	Кто впервые установил и изучил наследование, сцепленное с полом?	<ol style="list-style-type: none"> 1. Г. Мендель 2. Ф. Крик 3. Т. Морган 4. К. Бриджес
16	Крисс-кросс – это:	<ol style="list-style-type: none"> 1. тип скрещивания, когда гены матери наследует дочь, а гены отца – сын 2. тип скрещивания, когда гены матери наследует сын, а гены отца – дочь 3. тип скрещивания, когда гены матери наследуют и сын и дочь 4. тип скрещивания, когда гены отца наследуют и сын и дочь
17	Какое следует ожидать потомство от скрещивания красноглазых самок с белоглазыми самцами: $X^{W+}X^{W+} \times X^{w}Y$?	<ol style="list-style-type: none"> 1. самки будут красноглазые, а самцы – белоглазые 2. самки будут белоглазые, а самцы – красноглазые 3. самки и самцы будут белоглазыми 4. самки и самцы будут красноглазыми
18	Какое следует ожидать потомство	1. самки будут

	от скрещивания белоглазых самок с красноглазыми самцами: $X^wX^w \times X^{w+}Y$?	красноглазые, а самцы – белоглазые 2. самки будут белоглазые, а самцы – красноглазые 3. самки и самцы будут белоглазыми 4. самки и самцы будут красноглазыми
19	Как называется отношение числа X-хромосом к числу наборов аутосом у дрозофилы?	1. генетический индекс 2. хромосомный индекс 3. аутосомный индекс 4. половой индекс
20	Развитие каких особей дрозофилы происходит согласно балансовой теории определения пола при отношении X:A равном 1?	1. самцы 2. сверхсамцы 3. самки 4. сверхсамки
21	Развитие каких особей дрозофилы происходит согласно балансовой теории определения пола при отношении X:A равном 0,5?	1. самцы 2. сверхсамцы 3. самки 4. сверхсамки
22	Развитие каких особей дрозофилы происходит согласно балансовой теории определения пола при значении полового индекса > 1 ?	1. самцы 2. сверхсамцы 3. самки 4. сверхсамки
23	Развитие каких особей дрозофилы происходит согласно балансовой теории определения пола при значении полового индекса $< 0,5$?	1. самцы 2. сверхсамцы 3. самки 4. сверхсамки
24	Развитие каких особей дрозофилы происходит согласно балансовой теории определения пола при значении полового индекса в интервале 1-0,5?	1. самцы 2. сверхсамцы 3. самки 4. интерсексы
25	Как называется глыбка хроматина в ядрах клеток самок дрозофилы,	1. «хромосомная палочка»

	расположенная у ядерной оболочки или представленная в виде барабанной палочки, которая прикреплена к ядру с помощью тонкой нити?	<ol style="list-style-type: none"> 2. «генная палочка» 3. «сателлитом ядра» 4. «барабанная палочка»
26	Как называется состояние, когда самцы несут две X-хромосомы?	<ol style="list-style-type: none"> 1. гемизиготным 2. гомозиготным 3. гетерозиготным 4. полигенным
27	Сцепление – это:	<ol style="list-style-type: none"> 1. совместное (сопряженное) наследование неаллельных генов, расположенных в паре гомологичных хромосом 2. все гены в одной хромосоме 3. наследование неаллельных генов, расположенных в негомологичной паре хромосом 4. гены всего хромосомного набора.
28	Сколько типов гамет может образовать дигетерозигота AB — ? ab	<ol style="list-style-type: none"> 1. 4 2. 3 3. 2 4. 1
29	Какое следует ожидать расщепление по генотипу и фенотипу от скрещивания: AB ab $\text{— } \times \text{— ?}$ ab ab	<ol style="list-style-type: none"> 1. 1:1:1:1 2. 1:1:1 3. 1:2:1 4. 1:1

30	Все гены в одной хромосоме образуют:	<ol style="list-style-type: none"> 1. генотип организма 2. фенотип организма 3. группу сцепления 4. хромосомный набор
31	Как называется разновидность сцепленного наследования, при которой гены анализируемых признаков располагаются друг к другу настолько близко, что между ними кроссинговер становится невозможным?	<ol style="list-style-type: none"> 1. сцепление 2. полное сцепление 3. неполное сцепление 4. ложное сцепление
32	Как называется разновидность сцепленного наследования, при которой гены анализируемых признаков располагаются друг от друга на расстоянии, возможном для осуществления кроссинговера?	<ol style="list-style-type: none"> 1. сцепление 2. полное сцепление 3. неполное сцепление 4. ложное сцепление
33	Как называются случаи, которые внешне сходны со сцеплением, но отличаются от него по своей природе и возникающие вследствие нарушения свободного комбинирования негомологичных хромосом в мейозе?	<ol style="list-style-type: none"> 1. ложное, межхромосомное сцепление 2. полное сцепление 3. неполное сцепление 4. сцепление
34	Главными клеточными структурами, ответственными за передачу наследственной информации, являются:	<ol style="list-style-type: none"> 1. ядро 2. хромосомы 3. рибосомы 4. гиалоплазма
35	Как называются элементарные носители наследственной информации?	<ol style="list-style-type: none"> 1. хромосомы 2. локусы 3. цитоплазма 4. гены
36	Как располагаются гены в хромосомах?	<ol style="list-style-type: none"> 1. на концах хромосом 2. хаотично 3. линейно 4. по кругу

37	Чему равно число групп сцепления?	<ol style="list-style-type: none"> 1. гаплоидному числу хромосом 2. диплоидному числу хромосом 3. их всегда 3 4. их всегда 10
38	Какова частота кроссинговера?	<ol style="list-style-type: none"> 1. частота кроссинговера спонтанная 2. частота кроссинговера обратно пропорциональна расстоянию между генами в группе сцепления 3. частота кроссинговера обратно пропорциональна расстоянию между генами в группе сцепления и удаленности генов от центromеры 4. частота кроссинговера прямо пропорциональна расстоянию между генами в группе сцепления и удаленности генов от центromеры
39	Как называются гаметы, в процессе образования которых произошел кроссинговер?	<ol style="list-style-type: none"> 1. кроссоверными 2. типичными 3. нетипичными 4. гаплоидными
40	Как называются гаметы, в процессе образования которых кроссинговер не произошел?	<ol style="list-style-type: none"> 1. кроссоверными 2. некроссоверными 3. типичными

		4. нетипичными
41	Как называются случаи несимметричного разрыва в хроматидах и обмен неравными участками?	1. ложный кроссинговер 2. типичный кроссинговер 3. нетипичный кроссинговер 4. неравный кроссинговер
42	Что представляет собой генетическая карта хромосом?	1. набор хромосом 2. гены из разных групп сцепления 3. схему относительного положения генов, находящихся в одной группе сцепления 4. все гены организма
43	Что обязательно указывается при построении генетических карт?	1. хромосомные перестройки 2. хромосомные перестройки и группа сцепления 3. морфологические признаки хромосом 4. группа сцепления, полное или сокращенное название генов, расстояние в морганидах от одного из концов хромосомы, принятого за нулевую точку, а также место расположения центромеры на хромосоме
44	Что представляют собой цитологические карты хромосом?	1. схему относительного положения генов,

		<p>находящихся в одной группе сцепления</p> <p>2. схематическое изображение хромосом с указанием мест фактического размещения отдельных генов, полученное с помощью цитологических методов</p> <p>3. набор хромосом</p> <p>4. все хромосомы организма</p>
45	Что используют для построения цитологической карты хромосом?	<p>1. данные анализа хромосомных перестроек (вставки, делеции и др.) и, сопоставляя изменения морфологических признаков хромосом при этих перестройках с изменениями генетических свойств организма, устанавливают место того или иного гена в хромосоме</p> <p>2. данные анализа генных нарушений</p> <p>3. схему относительного положения генов</p> <p>4. данные по генетическим свойствам организмов</p>
46	Из структур цитоплазмы наследственностью обладают:	<p>1. пластиды</p> <p>2. пластиды,</p>

		митохондрии, гиалоплазма 3. пластиды, гиалоплазма 4. митохондрии
47	Пестролистность у растений – это результат:	1. цитоплазматической наследственности 2. митохондриальной наследственности 3. пластидной наследственности 4. пластидной и митохондриальной наследственности
48	Где расположены гены, отвечающие за окраску пластид?	1. в хромосомах 2. в ядре 3. в митохондриях 4. в цитоплазме
49	Какими пластидами определяется пестролистность у растений?	1. белыми 2. белыми и зелеными 3. зелеными 4. каратиноидами
50	Каким образом передаются пластиды гибридным растениям?	1. яйцеклеткой 2. спермиями 3. яйцеклеткой и спермиями 4. митохондриями
51	Перечислите формы проявления мужской стерильности у некоторых растений	1. недоразвитие тычинок, образование нежизнеспособной пыльцы, нарастрескивание пыльников 2. нарастрескивание пыльников, недоразвитие тычинок

		<ul style="list-style-type: none"> 3. нерастрескивание пыльников, образование нежизнеспособной пыльцы 4. недоразвитие тычинок, образование нежизнеспособной пыльцы
52	Каким образом передается по наследству мужская стерильность?	<ul style="list-style-type: none"> 1. при участии спермиев 2. через митохондрии 3. через цитоплазму 4. через рибосомы
53	Как называются наследственные факторы, локализованные в цитоплазме и ее органоидах?	<ul style="list-style-type: none"> 1. плазмотип 2. генотип 3. фенотип 4. плазмон
54	К внеядерной наследственности относятся:	<ul style="list-style-type: none"> 1. хромосомная 2. цитоплазматическая и вирусная 3. хромосомная и рибосомальная 4. вирусная и рибосомальная
55	Что включает в себя система генетического аппарата клетки?	<ul style="list-style-type: none"> 1. хромосомы ядра 2. генотип ядра и плазмотип (плазмон) цитоплазмы 3. плазмотип 4. плазмон

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-аминопуин) – 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.

Аутосома – любая неполовая хромосома, одинаковые у мужской и женской особи.

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).

Гемизиготность – состояние организма, при котором какой-то ген представлен в одной хромосоме.

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 определенным 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.

Генетическая карта – схема расположения структурных генов и регуляторных элементов в хромосоме.

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).

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.

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 получают 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° .

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.

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.

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.

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 (x) – 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.

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

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. // в популяции может быть сбалансированным, если определенные гетерозиготы более жизнеспособны, чем соответствующие гомозиготы.

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

Полиплоидия – 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 м-РНК.

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.

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

Теломеры – концевые участки хромосом, отдаленные от центромеры.

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 негомологичной 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 – внутривромосомная (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.

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.*

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.

Литература

1. Генетика: Учеб. пособие для вузов. / А.А. Жученко, Ю.Л. Гужов, В.А. Пухальский и др.: Под. ред. А.А. Жученко. – М.: КолосС, 2006. – 480 с.
2. Глазер В.М. Задачи по современной генетике. Учебное пособие / В.М. Глазер, А.И. Ким, Н.Н. Орлова, И.Г. Удина, Ю.П. Алтухов. – М.: «КДУ», 2005 – 222 с. 15.
3. Глазко В.И. Словарь терминов / В.И. Глазко, Г.В. Глазко. – М.: Академкнига; Медкнига, 2008. – Т. 1. – 671 с.; Т.2. – 579 с.
4. Грязева В.И. Лесная генетика: методические указания / В.И. Грязева. - Пенза: ПГАУ, 2017. - 91 с. - Текст: электронный // Лань: электронно-библиотечная система. - URL: <https://e.lanbook.com/book/131225>
5. Ефремова В.В. Генетика: учебник для сельскохозяйственных вузов / В.В. Ефремова, Ю.Т. Аистова. – Ростов-на-Дону: Феникс, 2010. – С. 139. – 248 с.
6. Жимулёв И.Ф. Общая и молекулярная генетика [Электронный ресурс]: учебное пособие для вузов / И.Ф. Жимулёв. – Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2017. – 480 с. – 978-5-379-02003-3. – Режим доступа: <http://www.iprbookshop.ru/65279.html>
7. Захаров-Гезехус И.А. Цитоплазматическая наследственность / И.А. Захаров-Гезехус // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2014. – Т. 18, №1. – С. 93-102.
8. Иванова С.В. Практикум по генетике / С.В Иванова, Л.И. Долгодворова, И.В. Потоцкая, И.А. Фесенко, Л.С. Большакова// Уч. Пособие. – М.: ФГОУ ВПО РГАУ – МСХА им. К.А. Тимирязева, 2007.- 204 с.
9. Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции / Инге-Вечтомов С.Г. – СПб.: Изд-во Н-Л, 2010. – 718 с.
10. Кильчевский А.В. Генетические основы селекции растений. Частная генетика растений. Том 2 [Электронный ресурс]: монография. / А.В. Кильчевский, Л.В. Хотылева, В.А. Лещенц, С.И. Юренкова, Н.А. Картель, М.Н. Шаптуренко. –

Минск: Белорусская наука, 2013. - 579 с. - Режим доступа: <http://www.iprbookshop.ru/12296.html>

11. Клаг У. Основы генетики / У. Клаг, М. Каммингс. – М.: Техносфера, 2007. – 895 с.
12. Коряков Д.Е. Хромосомы. Структура и функции / Д.Е. Коряков, Жимулев И.Ф. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. - С. 12. - 258 с.
13. Кошеляев В.В. Генетика: учеб. Пос. для спец. 250201 – Лесное хозяйство / В.В. Кошеляев, В.И. Грязева. – Пенза: РИО ПГСХА, 2009. – 23с.
14. Лутова Л.А. Генетика развития растений: Учеб. для вузов. / Л.А Лутова, Ежова Т.А., Додуева И.Е., Осипова М.А.: Под ред. С.Г. Инге-Вечтомова. – СПб.: Н-Л, 2010. – 432 с.
15. Льюин Б. Гены: учебник / пер. с англ.; под ред. Д. В. Ребрикова. - Москва: Бином. Лаборатория знаний, 2012. - 896 с.
16. Мазунин И.О. Митохондриальный геном и митохондриальные заболевания человека / И.О. Мазунин, Н.В. Володько, Е.Б. Стариковская, Р.И. Сукерник // Молекулярная биология. – 2010. – Т. 44, № 5. – С. 755-772.
17. Никольский В.И. Генетика: учеб. пособие для студентов высш. пед. учеб. заведений. - Москва: изд. центр «Академия», 2010. – 248 с.
18. Островская Р.М. Генетика: учебное пособие / Р.М. Островская, В.И. Чемерилова. – Иркутск: Изд-во ИГУ, 2012. – 247 с.
19. Петухов В.Л. Генетика / В.Л. Петухов. О.С. Короткевич, С.Ж. Стамбеков. – Новосибирск. 2007. – 628 с.
20. Пухальский В.А. Введение в генетику (краткий конспект лекций) / В.А. Пухальский: Учебное пособие для студентов вузов / Международная ассоциация «Агрообразование». – М.: КолосС, 2007. – 223 с.
21. Пухальский В.А. Введение в генетику: учеб. Пособие / В.А. Пухальский. – М.: НИЦ ИНФРА-М, 2014. – 224 с. – Режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=419161>.

22. Царев А.П. Генетика лесных древесных растений / А.П. Царев, С.П. Погиба, Н.В. Лаур. – Учебник для ВУЗов. – М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2010. – 386 с.
23. Цильке Р.А. Прикладная генетика: курс лекций /Р.А. Цильке. Новосиб. гос. аграр. ун-т. – Новосибирск, 2006. –390 с.
24. Цитология и цитогенетика растений / В.А Пухальский, В.Н. Юрцев, А.А. Соловьев. – М.: МСХА, 2004. – 179 с.
25. Чемерилова В.И. Генетика микроорганизмов: генетический анализ регуляции экспрессии генов [Электрон. ресурс]: учеб. пособие / В.И. Чемерилова. – Иркутск: Изд-во ИГУ, 2013. – Режим доступа: ЭЧЗ «Библиотех».
26. Ченцов Ю.С. Введение в клеточную биологию: учеб. для студентов, обучающихся по направл. 510600 "Биология" и биологическим спец. / Ю.С. Ченцов. - 4-е изд., перераб. и доп., стер. изд. - М.: Альянс, 2015. - 494 с.

ISBN 978-5-905201-82-0

