

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

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

**ЛЕСНАЯ ГЕНЕТИКА.
ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ**

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

Казань, 2020 год

УДК 631.523.12
E541.1

Печатается по решению методического совета
Казанского ГАУ от 16 .01.20 протокол №3

Петрова Г.А., Мухаметшина А.Р., Пухачева Л.Ю., Гафиятов
Р.Х. Учебно-методическое пособие. - Казань: Казанский ГАУ, 2020.
– 92 с.

Р е ц е н з е н т ы:

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 Казанского ГАУ, Ятманова Н.М.

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 631.523.12

ISBN 978-5-905201-83-7

© Петрова Г.А., Мухаметшина А.Р., Пухачева Л.Ю., Гафия-
тов Р.Х.

© Казанский государственный аграрный университет 2020
г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
1. Закономерности наследования качественных признаков при аллельном взаимодействии генов	6
1.1. Закономерности наследования признаков при моногибридном скрещивании	6
1.2. Закономерности наследования признаков при дигибридном скрещивании	12
1.3. Закономерности наследования признаков при неполном доминировании	14
1.4. Наследование при полигибридном скрещивании	16
Контрольные вопросы	19
Задачи на закономерности наследования качественных признаков при аллельном взаимодействии генов	20
2. Закономерности наследования при неаллельном взаимодействии генов	42
2.1. Аллельное и неаллельное взаимодействие генов	42
2.2. Эпистаз	43
2.3. Полимерия	46
2.4. Комплементарное действие генов	49
2.5. Модифицирующее влияние генов	54
2.6. Плейотропия	56
Контрольные вопросы	57
Задачи на закономерности наследования при неаллельном взаимодействии генов	58
Вопросы для промежуточного контроля	74
Словарь генетических терминов	77
Литература	89

Введение

Лесная генетика (от греч. *genesis* – происхождение) является одним из направлений современной генетики – науки, которая изучает механизмы и закономерности наследственности и изменчивости организмов. Основные закономерности наследования признаков были сформулированы и доказаны Г. Менделем.

Современная лесная генетика изучает цитологические и молекулярные основы наследственности и изменчивости, закономерности наследования, генетические основы своеобразного формирования, механизмы эволюции, частную генетику древесных растений. Кроме этого, лесная генетика является теоретической основой лесной селекции.

Процесс передачи наследственных свойств от родителей к потомству называется *наследованием*. Разработаны различные методы, которые успешно используются для изучения закономерностей наследования. Одним из таких методов является гибридологический анализ, разработанный Г. Менделем. Данный метод заключается в проведении скрещиваний и установлении статистических закономерностей наследования признаков и свойств в потомстве. В отличие от своих предшественников, которые пытались одновременно следить за наследованием совокупности всех признаков у гибридного потомства, Мендель положил в основу генетического анализа принцип изучения наследования отдельных пар признаков.

Основной целью преподавания дисциплины «Лесная генетика» является общеобразовательная и профессиональная подготовка студентов направления подготовки 35.03.01 «Лесное дело», владеющих фундаментальными знаниями в области генетики. Для прочного усвоения знаний студенту очень важно научиться самостоятельно решать задачи по данному разделу курса. Решение таких задач вырабатывает генетическое мышление, создает целостное представление о закономерностях наследования признаков, сформулированных Г. Менделем, способствует усвоению генетической терминологии.

Раздел «Закономерности наследования признаков» преду-

смотрен учебным планом дисциплины. Задачами данного пособия являются, оказание помощи студентам в освоении данного раздела, в закреплении теоретических знаний, а также использовании этих знаний для формирования практических навыков решения задач. В целом содержание учебно-методического пособия соответствует утвержденной вузовской программе по дисциплине «Лесная генетика». Структура пособия выдержана в традиционном стиле. Оглавление содержит: введение, две главы, вопросы для промежуточного контроля, словарь генетических терминов, список литературы. В конце первой главы приведены задачи на аллельное взаимодействие генов (моно-, ди- и полигибридные скрещивания) и примеры выполнения задач данного типа. Во второй главе приведены задачи на неаллельное взаимодействие генов, где так же подробно разобраны примеры решения задач на неаллельное взаимодействие генов. Умение решать задачи поможет студентам закрепить, полученные теоретические знания по разделу «Закономерности наследования признаков».

Данное учебно-методическое пособие предназначено для бакалавров по направлению подготовки 35.03.01 – Лесное дело и рекомендовано к использованию при освоении дисциплины «Лесная генетика».

1. Закономерности наследования качественных признаков при аллельном взаимодействии генов

1.1. Закономерности наследования признаков при моногибридном скрещивании

Закономерности наследования признаков изучались Г. Менделем более ста лет назад при скрещивании различных сортов гороха. По результатам исследований им была опубликована работа «Опыты с растительными гибридами» (1865). Своим открытием Г. Мендель примерно на пол столетия опередил время. Поэтому его работы не были по достоинству оценены современниками и долгое время оставались почти неизвестными. Спустя некоторое время, результаты, полученные Г. Менделем, были подтверждены другими учеными. К. Коренс (Германия), Э. Чермак (Австрия) и Г. Де Фриз (Голландия) независимо друг от друга проводили опыты по гибридизации различных растений и получили те же результаты, что и Г. Мендель. В 1900 г. стало известно об этих результатах.

Менделем впервые была доказана дискретность (делимость) наследственного материала. Тогда же он и ввел понятие о наследственных факторах, которые были названы генами. Им было показано, что наследуются не сами признаки, а наследственные факторы (гены), которые контролируют эти признаки. У всех живых организмов наследственные факторы парные: одну аллель гибридный организм получает от матери, а вторую – от отца.

Позднее были введены понятия гомозиготности и гетерозиготности. *Гомозиготными* называют константные формы с генотипами **АА** и **аа**, не дающие в последующих поколениях расщепления. *Гетерозиготными* называют формы организмов с генотипом **Аа**, дающие в последующих поколениях расщепление.

Совокупность наследственных факторов (генов), которыми обладает организм, называется *генотипом*. Совокупность внешних и внутренних признаков организма, формирующихся при взаимодействии генотипа организма и факторов внешней среды, называется *фенотипом*. Особи с разными генотипами могут иметь одинаковый фенотип. Например, доминантный ген **А** контролирует развитие красной окраски цветков гороха, поэтому растения с геноти-

пами **AA** и **Aa**, будут иметь красную окраску цветков, так как доминантный ген подавляет действие рецессивного гена.

Более развитый и преобладающий у потомства признак, называется **доминантным** и обозначается заглавными буквами латинского алфавита (A, B, C, ...). Подавляемый признак называется **рецессивным** и обозначается соответствующими малыми буквами (a, b, c, ...).

На характер расщепления при скрещивании в значительной степени влияет взаимодействие между генами. Известны взаимодействия между *аллельными* и *неаллельными* генами. Между аллельными генами существует *полное* и *неполное* доминирование. При изучении данной темы следует уяснить установленные Менделем закономерности наследования признаков – единообразие гибридов первого поколения, закон чистоты гамет, независимое комбинирования признаков (неаллельных генов).

Различают следующие типы скрещиваний: *моногибридное*, *дигибридное*, *тригибридное*.

Условно принято, что при моногибридном скрещивании организмы различаются по одной паре аллельных генов, при дигибридном – по двум парам, при тригибридном – по трем и т.п.

В гибридологическом анализе необходимо чётко уяснить зависимость характера наследования признаков от цитологических закономерностей поведения хромосом при образовании гамет во время мейоза и при их слиянии в процессе оплодотворения.

Выявленные Менделем закономерности наследования, применимы для случаев, когда одна пара аллельных генов контролирует развитие одной пары признаков. При этом разные гены локализованы в негомологичных парах хромосом и могут в результате этого свободно комбинироваться между собой при образовании гамет и при их сочетании в процессе оплодотворения.

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

Природу наследственности не удавалось понять и разрешить до тех пор, пока ее связывали с вопросом сходства родителей и потомства. Г. Мендель решил данную проблему, положив в основу генетического анализа принцип изучения наследования отдельных пар признаков. Он изучал характер наследования признаков родителей, которые отличают их друг от друга.

Свои исследования Мендель проводил на горохе (*Pisum sativum*). Эта культура имеет многочисленные формы по различным признакам. Кроме этого, горох – самоопыляющаяся культура, с хорошей плодовитостью. В опытах Мендель применял разработанную им методику исследования. Для скрещиваний он подбирал родительские пары, которые отличались между собой внешним проявлением какого-либо одного признака. Для того чтобы проследить характер проявления интересующего признака в течение нескольких поколений, Мендель перед началом скрещивания проводил самоопыление родительских пар растений. Обязательным условием опыта было то, что интересующий признак при самоопылении должен был быть устойчивым. После соблюдения этого условия подобранные родительские пары скрещивались. Мендель проводил учет, полученных в потомстве гибридов с признаками каждой родительской формы. Далее гибриды F_1 самоопылялись, и в F_2 так же проводили учет растений с признаками исходных растений. Таким образом, скрещивания проводились до F_7 . Разработанная Менделем методика помогла выявить общие закономерности наследования признаков при внутривидовой гибридизации. Скрещивая растения гороха с гладкими и морщинистыми семенами (опыт I), желтыми и зелеными семенами (опыт II), лилово-пурпурными и белыми цветками (опыт III), выпуклыми и морщинистыми бобами (опыт IV) и т.д., Мендель обнаружил, что гибриды первого поколения оказались сходными с одним из родителей. В первом опыте в F_1 все гибриды были с гладкими круглыми семенами, во втором опыте – с желтыми семенами, в третьем – с лилово-красными цветками, в четвертом – с выпуклыми бобами.

Введя понятия доминантности и рецессивности, Мендель сформулировал **правило единообразия гибридов первого поколения**. Для рассмотренных примеров это правило можно сформули-

ровать таким образом: *при моногибридном скрещивании все гибриды F_1 , оказываются с доминирующим признаком, а рецессивный признак находится в скрытом состоянии (первый закон Менделя).* Закон единообразия – первый закон Менделя – называют также **законом доминирования**.

Во многих скрещиваниях, проводимых Менделем, гибриды F_1 были сходны между собой и с доминантной родительской формой. Это связано с тем, что доминантный признак подавляет рецессивный.

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

Как видно из результатов опыта, Мендель нашел правильное объяснение наблюдаемым им фактам. Убедившись в правильности принятой гипотезы, он сформулировал **правило расщепления гибридов второго поколения**: *«гибриды по двум различающимся признакам образуют семена, из которых половина дает вновь гибридную форму, тогда как другая дает растения, которые остаются константными и в равных долях содержат доминирующий и рецессивный признаки» (второй закон Менделя).*

Из потомства от F_2 с признаком, который проявился в F_1 , 1/3 особей F_3 имели то же выражение признака и в F_4 , F_5 , то есть устойчиво сохраняли его, а 2/3 особей расщеплялись, образуя потомство аналогичное F_2 . Следовательно, растения F_1 , F_2 , F_3 и т.д. внешне одинаковые, могут содержать в себе потенциальные возможности развития и другого, альтернативно выраженного признака.

Получив одни и те же результаты в ряде экспериментов, Мендель убедился, что признаки родителей не исчезают, а находятся в скрытом состоянии. Таким образом, было установлено, что наследуются не сами признаки, а их потенциальные возможности – *гены*. Передача генов осуществляется через половые клетки (гаметы). В гибридных растениях наследственные факторы не смешиваются друг с другом и являются относительно независимыми по отношению друг к другу. *Явление несмешивания в гаметах гибридного организма наследственных факторов, определяющих альтернативно выраженные признаки*, Мендель назвал **правилом чистоты гамет**. В основе этого правила лежит цитологический механизм мейоза.

Выдвинутые Менделем гипотезы были подтверждены благодаря развитию цитологических методов исследований, которые помогли доказать существование генов и механизма их распределения по гаметам в процессе мейоза.

Р. Пеннетом было предложено записывать сочетание гамет при оплодотворении в виде ниже приведенной таблицы (табл. 1.1).

Таблица 1.1

**Сочетание гамет при оплодотворении
при моногибридном скрещивании**

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

Сверху по горизонтали было предложено расположить женские гаметы, а слева по вертикали – мужские. Сочетание женских и мужских гамет при оплодотворении дает зиготу, которую обозначают при написании двумя буквами. В литературных источниках такую запись называют *решеткой Пеннета*.

Все вышесказанное относится к анализу наследования признаков, когда гибриды F_1 скрещиваются между собой. Для проведения генетического анализа также может использоваться тип скре-

щивания, при котором гибрид скрещивается с одной из родительских форм, несущей данную пару аллелей в гомозиготном состоянии (доминантном или рецессивном). Такой тип скрещивания называется **возвратным скрещиванием**, или **беккроссом** (обозначается F_b). Схема скрещивания записывается следующим образом: $Aa \times AA$ или $AA \times aa$. Каждое из этих скрещиваний имеет неодинаковую ценность для генетического анализа.

Возвратное скрещивание гибрида $F_1 (Aa)$ с гомозиготной по доминантной аллели родительской формой (AA), даст однотипное по внешнему виду потомство. Все гаметы родительской формы будут иметь доминантную аллель A , а у гибридного организма образуются гаметы двух сортов – несущими аллели A и a . Случайное сочетание этих гамет при оплодотворении даст в потомстве расщепление по генотипу в отношении $2Aa : 2AA$, или $1:1$, а по фенотипу расщепления не произойдет.

Наибольший интерес для генетического анализа представляет скрещивание гибрида $F_1 (Aa)$ с гомозиготной рецессивной родительской формой (aa). Так как все гаметы этой формы содержат рецессивную аллель, то характер расщепления по фенотипу в потомстве будет соответствовать качеству гамет гибридного организма. В результате, расщепление по гену окраски цветков будет в соотношении $1Aa : 1aa$. В полученном потомстве от такого скрещивания $Aa \times aa$ по характеру расщепления можно проанализировать наследственную структуру гибрида по данному гену. Поэтому скрещивание гибридного организма с исходной гомозиготной по рецессивному гену родительской формой называли **анализирующим скрещиванием**. Совпадение полученных данных с теоретически ожидаемыми результатами в анализирующем скрещивании, является одним из прямых доказательств равного образования двух сортов гамет (A и a). Этим скрещиванием и воспользовался Мендель для подтверждения выдвинутых им гипотез. Этот метод позволяет проверить гетерозиготность организма по изучаемой паре генов из любого поколения F_1, F_2, F_3, F_4 и т.д.

1.2. Закономерности наследования признаков при дигибридном скрещивании

Изучая закономерности наследования признаков при моногибридном скрещивании, Мендель сформулировал два правила: единообразия гибридов в F_1 и расщепления гибридов в F_2 . Далее Мендель продолжил свои исследования, изучая закономерности наследования признаков при дигибридном скрещивании.

Дигибридным называется скрещивание двух организмов, гомозиготных по двум парам аллелей, контролирующих фенотипическое проявление двух признаков. При дигибридном скрещивании организмов сохраняются те же правило «чистоты» гамет и закон единообразия гибридов первого поколения, что и при моногибридном скрещивании.

Продолжив опыты по скрещиванию гороха, Мендель подобрал родительские формы, имеющие гладкие желтые (**AABB**) и зеленые морщинистые семена (**aabb**). В первом поколении от такого скрещивания, согласно первому закону Менделя, все гибриды имели гладкие желтые семена (**AaBb**).

В F_2 расщепление имело более сложный характер, чем при моногибридном скрещивании. Скрещивая между собой гибриды F_1 (**AaBb**), Мендель получил 4 фенотипических класса гибридных семян гороха F_2 в количественном соотношении: 9 желтых гладких: 3 желтых морщинистых: 3 зеленых гладких: 1 зеленое морщинистое. Однако если рассматривать каждую пару признаков в отдельности (9 жел. + 3 жел.: 3 зел. + 1 зел.; 9 гл. + 3 гл.: 3 морщ. + 1 морщ.), тогда расщепление в F_2 будет таким же, как и при моногибридном скрещивании (**3:1**). Полученные результаты позволяют сделать вывод о том, что наследование по каждой паре признаков происходит независимо друг от друга. Это объясняется случайным расхождением отцовских и материнских хромосом в анафазе I мейоза. Благодаря этому ген **A** с одинаковой вероятностью может оказаться в одной гамете с геном **B** или с геном **b**. Точно таким же образом происходит и с геном **a**. В результате гибриды дают четыре типа гамет: **AB**, **Ab**, **aB**, **ab**. Каждый тип гамет образуется равновероятным образом (табл. 1.2).

Таблица 1.2

Комбинация гамет при дигибридном скрещивании

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

Благодаря свободному сочетанию гамет при оплодотворении образуется четыре варианта фенотипов в соотношении 9:3:3:1 и 9 классов генотипов.

Полученное в F_1 потомство будет полностью единообразным, как по генотипу, так и по фенотипу. В F_2 расщепление по каждой паре признаков по фенотипу будет в соотношении 3:1. Полученные результаты свидетельствуют об универсальности законов наследования Менделя для случаев, когда гены, отвечающие за развитие признака, расположены в разных парах гомологичных хромосом и наследуются независимо друг от друга. Исследования показали, что отдельные пары признаков ведут себя при наследовании независимо. В этом заключается суть **третьего закона Менделя (закона независимого наследования признаков, или независимого комбинирования генов)**: при самоопылении гибридов первого поко-

ления во втором гибридном поколении возникают все сочетания признаков, возможные по правилам свободного комбинирования.

Правильность сделанных выводов о независимом комбинировании генов при дигибридном скрещивании была подтверждена путем проведения анализирующего скрещивания, в результате которого Мендель скрещивал гибридные растения, полученные в F_2 (**AaBb**) с отцовским родителем (**aabb**). В результате проведенного скрещивания получилось 4 типа форм: **AaBb** (желтые гладкие), **Aabb** (желтые морщинистые), **aaBb** (зеленые гладкие) и **aabb** (зеленые морщинистые). Во всех полученных группах было одинаковое количество особей. Во всех из четырех скрещиваний потомству от родительского сорта передавались одинаковые гаметы (**ab**), поэтому равное число особей во всех четырех группах анализирующего скрещивания является результатом того, что гибриды F_1 (**AaBb**) образовали яйцеклетки **AB**, **Ab**, **aB** и **ab** в равных количествах. Такое возможно только на основе независимого комбинирования генов. Независимое комбинирование генов и расщепление в F_2 в отношении **9:3:3:1** были установлены для большого числа организмов, включая и лесные деревья.

1.3. Закономерности наследования признаков при неполном доминировании

При дигибридном скрещивании в F_2 расщепление в соотношении **9:3:3:1**, будет наблюдаться только при полном доминировании по двум парам аллельных генов. При неполном доминировании, или доминировании по одному признаку, гетерозиготные особи фенотипически будут отличаться от гомозиготных особей. В этом случае число фенотипических классов в F_2 увеличится. Можно рассмотреть данное явление на примере скрещивания двух форм растений львиного зева. Скрещивались родительские пары, имеющие красные нормальные и белые пилорические цветки. Результаты скрещивания приведены на рисунке 1.1.

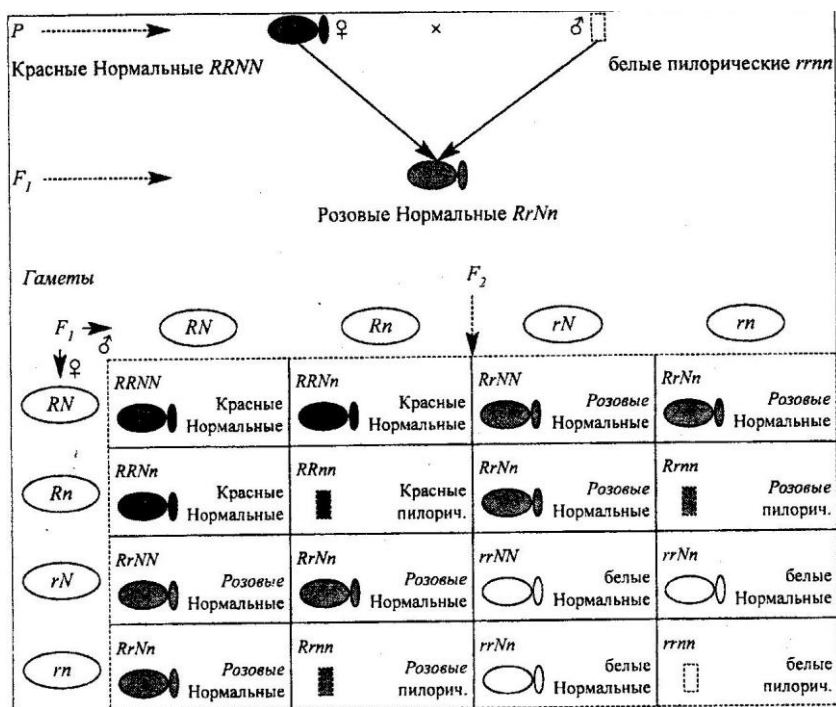


Рисунок 1.1 – Комбинация гамет при неполном доминировании

У львиного зева окраска цветков наследуется по закономерностям неполного доминирования. Нормальная форма цветка доминирует. Полученные в F_1 гибриды будут иметь цветки нормальной формы и промежуточной окраски. Окраска цветков будет розовой. В F_2 будет наблюдаться расщепление в соотношении 3 красных нормальных : 6 розовых нормальных : 2 розовых пилорических : 1 красный пилорический : 3 белых нормальных : 1 белый пилорический, т.е. $(3:1) \times (1:2:1) = 3:1:6:2:3:1$.

Распределение генов при образовании гамет в случае неполного доминирования остается независимым. Таким образом, число и соотношение по генотипу будет как при полном доминировании, т.е. $4:2:2:2:1:1:1:1$.

1.4. Наследование при полигибридном скрещивании

Полигибридным называется скрещивание двух организмов, различающихся по трем и более парам альтернативных признаков. Данный тип скрещивания происходит согласно тем же закономерностям наследования признаков, что и при дигибридном скрещивании, однако расщепление будет более сложным.

Скрещивание гороха, имеющего гладкие желтые семена и красные цветки, с горохом, имеющим морщинистые зеленые семена и белые цветки, дает в F_1 гибриды похожие на материнские растения – с гладкими желтыми семенами и красными цветками (в соответствии с правилом единообразия гибридов F_1). В F_2 наблюдается сложное расщепление. Если обозначить гены, определяющие форму семян, **A-a**, цвет семян – **B-b**, окраску цветков – **C-c**. Тогда генотип материнского растения будет **AABBCC**, а отцовского – **aabbcc**, генотип гибридов F_1 – **AaBbCc**. Эти гибридные растения образуют восемь типов гамет: **ABC**, **ABc**, **AbC**, **Abc**, **aBC**, **aBc**, **abC**, **abc**. При случайном сочетании этих гамет при самоопылении в F_2 получится 64 комбинации зигот (рис. 1.2).

Все растения, полученные в F_2 , по фенотипу можно разделить на 8 групп: **27 (A-B-C) : 9 (A-B-c) : 9 (A-b-C) : 9 (a-B-C) : 3 (A-b-c) : 3 (a-B-c) : 3 (a-b-C) : 1 (a-b-c)**. Такое расщепление является результатом независимого распределения генов при тригибридном скрещивании (*третий закон Менделя*).

В семи из восьми группах, кроме группы **a-b-c**, особи внешне одинаковые, но могут отличаться по генотипу. При самоопылении такие особи будут давать разное потомство. Схема полигибридного скрещивания представлена на рисунке 1.2.

P **AABBCCDD** × **aabbccdd**

*F*₁ **AaBbCcDd**

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

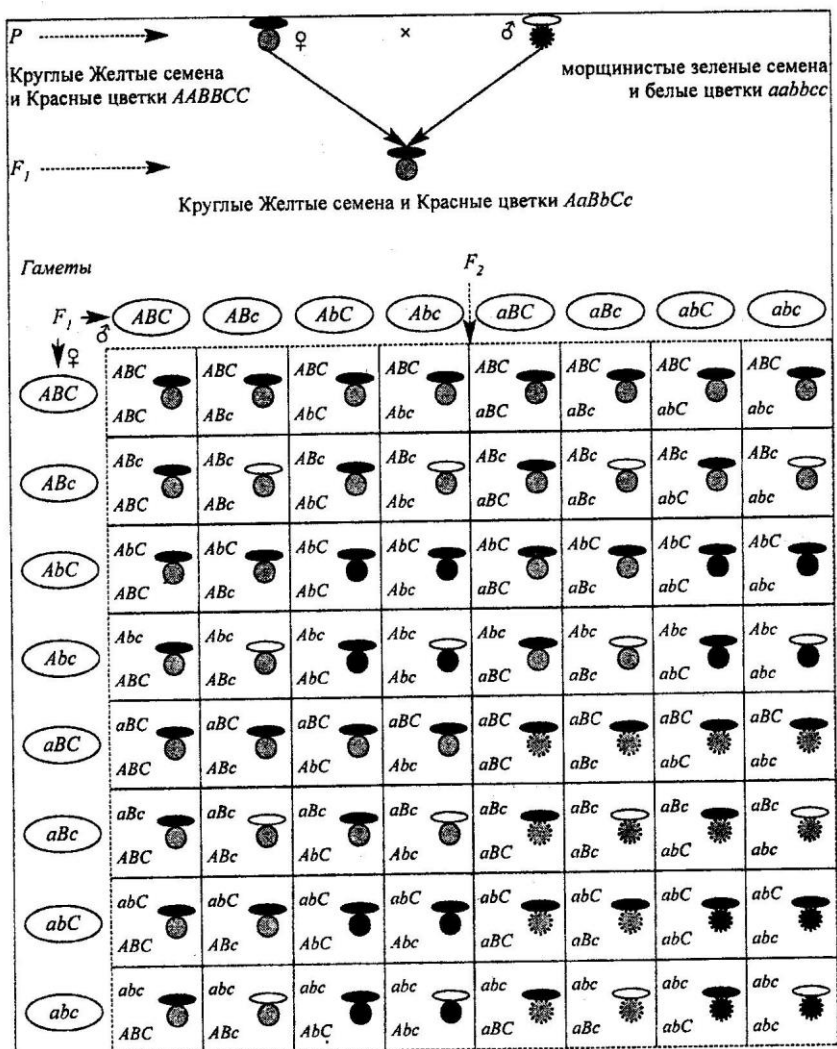


Рисунок 1.2 - Комбинация гамет при тригибридном скрещивании

В таблице 1.3 приведены данные для определения числа возможных комбинаций гамет и количества классов по фенотипу и генотипу.

Таблица 1.3

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

Скрещивание	Число пар различающихся признаков родителей	Число образуемых гамет	Число возможных комбинаций гамет	Число классов		Числовые отношения классов в фенотипу
				по фенотипу	по генотипу	
Моногибридное	1	$2^1=2$	$4^1=4$	$2^1=2$	$3^1=3$	3:1
Дигибридное	2	$2^2=4$	$4^2=16$	$2^2=4$	$3^2=9$	9:3:3:1
Тригибридное	3	$2^3=8$	$4^3=64$	$2^3=8$	$3^3=27$	81:27:27:7:27:27:9:9:9:9:9:9:3:3:3:1
Тетрагибридное	4	$2^4=16$	$4^4=256$	$2^4=16$	$3^4=81$	27:9:9:9:9:9:9:9:9:9:3:3:3:3:3:1
Полигибридное	n	2^n	4^n	2^n	3^n	$(3:1)^n$

В качестве иллюстрации приведем таблицу по числу типов гамет и их сочетаний у особей гетерозиготных по разному числу признаков, от 1 до 23 (табл. 1.4).

Таблица 1.4**Число гамет и их комбинаций в потомстве особей,
гетерозиготных по разному числу аллелей**

Степень гетерозиготности	Число генов	
	гамет (2^n)	комбинаций гамет (4^n)
1 (моногибрид)	2	4
2 (дигибрид)	4	16
3 (тригибрид)	8	64
4 (тетрагибрид)	16	256
5 (пентагибрид)	32	1 024
6 (секстагибрид)	64	4 096
7 (септагибрид)	128	16 384
8 (октагибрид)	256	65 536
9 (нонагибрид)	512	262 144
10 (декагибрид)	1 024	1 048 576
20 (полигибрид)	1 048 576	1 099 511 627 776
23 (полигибрид)	2^{23}	4^{23} , или более 32×10^{12}

Приведенное в таблице вычисление показывает лишь незначительную долю изменчивости, которая в действительности возможна при сочетании гамет, так как:

1. в каждой паре хромосом может быть более одного гена;
2. гены взаимодействуют, но это нами не учитывается;
3. мы не учитываем инверсий, делеций и прочих изменений, которые происходят в мейозе;
4. мы не учитываем мутаций и так далее.

Контрольные вопросы

1. Какой метод применил Г. Мендель при изучении наследственности? Какие признаки родителей он выбрал для изучения наследственности?

2. Дайте характеристику гибридного потомства гороха, полученного Г. Менделем в F_1 ?
3. Дайте определение понятиям доминантности и рецессивности.
4. Какие формы называются гомозиготными, а какие гетерозиготными?
5. Какое скрещивание называется моногибридным? Какие результаты получены Г. Менделем при самоопылении гибридов F_1 ?
6. В чем суть первого и второго законов Г. Менделя?
7. В чем суть явления чистоты гамет?
8. Какое скрещивание называется дигибридным? Какие результаты получены Г. Менделем при дигибридном скрещивании в F_2 ?
9. В чем суть третьего закона Г. Менделя?
10. Какое скрещивание называется полигибридным?
11. Какие генотипы при тригибридных скрещиваниях будут у родителей? Какие гаметы при этом будут образовываться?
12. Какие количества и соотношения фенотипов и генотипов будут при тригибридных скрещиваниях?

Задачи на закономерности наследования качественных признаков при аллельном взаимодействии генов

Моногибридные скрещивания

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

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

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

Пример 1.

Пирамидальная форма дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) встречается редко. При скрещивании деревьев с раскидистой и пирамидальной кроной в F_1 все деревья имели раскидистую крону. Определите генотипы родительских особей и их потомства. Какое расщепление по генотипу и фенотипу следует ожидать в F_2 от скрещивания между собой полученных в F_1 гибридов?

Так как пирамидальная форма кроны у дуба встречается редко, то это говорит о том, что данный признак является рецессивным и контролируется геном *a*. Раскидистая форма кроны, соответственно, является доминантным признаком и контролируется геном *A*. Если родительские особи были гомозиготными и давали по одному типу гамет, то в F_1 возможно получение единообразного потомства.

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

Полученное в F_1 потомство образует по два типа гамет, соответственно, с генами *A* и *a*. Для наглядности пользуются решеткой Пеннета, где сверху по горизонтали пишут женские гаметы, а слева по вертикали – мужские, на пересечении строк и столбцов – получаемые генотипы в F_2 (табл. 1.5).

Таблица 1.5

Скрещивание гетерозигот (Aa), полученных в F_1

♂ ♀		Гаметы	
		A	a
Гаметы	A	AA <i>раскидистый</i>	Aa <i>раскидистый</i>
	a	Aa <i>раскидистый</i>	aa <i>пирамидальный</i>

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

Пример 2.

Скрещивание растений ночной красавицы, имеющей красные цветки с белоцветковыми растениями дало в F_2 $1/4$ часть растений с красными цветками, $1/2$ – с розовыми и $1/4$ – с белыми. Каковы генотипы родителей и потомков?

Запишем условие задачи:

P: ?? х ??

красн. бел.

F_1 : ??

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

красн. розов. бел.

Расщепление $1:2:1$ в F_2 по фенотипу соответствует расщеплению по генотипу при моногибридном скрещивании в случае неполного доминирования между аллельными генами. При неполном доминировании гомозиготы имеют красную окраску цветков (доминирующая) или белую (рецессивная), гетерозигота имеет промежуточное проявление признака – розовую окраску цветков. Записывается схема скрещивания:

P: AA х aa

красн. бел.

F_1 : Aa

F_2 : $1/4$ AA : $1/2$ Aa : $1/4$ aa

красн. розов. бел.

Таким образом генотипы родителей будут AA и aa, а у гибридов F_1 – Aa.

Задачи на моногибридные скрещивания

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

1). При скрещивании белокорой особи с чернокорой в F_1 получены все белокорые деревья. Напишите генотипы родителей.

2). Полученные гибриды скрестили между собой. Что можно сказать о потомках, полученных в F_2 ? Напишите расщепление по генотипу и фенотипу.

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

2. Иммуность к шютте доминирует над поражаемостью. Скрещивается поражаемое шютте растение с гомозиготным иммунным растением. Каковы генотипы и фенотипы полученного в F_1 и F_2 потомства? Какое потомство следует ожидать от возвратного и анализирующего скрещиваний?

3. Ген, обуславливающий нормальный рост, доминирует над геном карликовости. Определите, какого роста будут потомки F_1 , полученные от скрещивания гомозиготного высокого растения с карликовым? Какое потомство следует ожидать от скрещивания гибридов F_1 ? Какой результат дает возвратное скрещивание F_1 с родительской формой нормального и карликового роста?

4. Зеленая окраска хвои R доминирует над голубой r . Укажите генотипы, фенотипы F_1 и их соотношения в результате проводимых скрещиваний: $RR \times Rr$, $RR \times rr$, $Rr \times Rr$, $Rr \times rr$, $RR \times RR$, $rr \times rr$.

5. У ели (*Picea abies* (L.) Karst.) устойчивость к корневой губке (*Fomitopsis annosa*) доминирует над восприимчивостью. Каким будет характер расщепления у гибридов ели в F_2 при скрещивании растений, одно из которых является гомозиготным по устойчивости к губке, а другое – восприимчивым к данному заболеванию.

6. Скрещивание двух нормальных по росту растений дало в F_1 около $3/4$ нормальных потомков и $1/4$ – карликовых. Каковы генотипы родителей и потомков? Какая часть гибридов F_1 будет стабильно наследовать нормальный рост?

7. При скрещивании растений с нормальными листьями с растениями, имеющими гофрированные листья, во втором гибридном поколении обнаружено 594 растения с нормальными и 198 – с гофрированными листьями. Как можно объяснить этот факт? Какие генотипы имели родительские растения и растения F_1 и F_2 ? Что ожидается получить в результате анализирующего скрещивания?

8. У сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) имеются особи с темной (f. *melanosperma* Litv.) и светлой окраской семян (f.

Leucosperma Litv.). Предположим, что признак темной окраски семян доминантный (А), а светлой окраски – рецессивный (а). При опылении растений с черными семенами пыльцой растений с белыми семенами в потомстве получили $\frac{1}{2}$ часть растений с черными семенами и $\frac{1}{2}$ – с белыми. Определите генотип материнского растения? Какой будет окраска семян у гибридов, полученных в результате приведенных ниже скрещиваний?

Р: ♀ Аа х ♂ Аа

Р : ♀ АА х ♂ Аа

Р : ♀ аа х ♂ АА

9. Скрещивание двух растений с зеленой хвоей в F_1 дало 4584 растения с зеленой хвоей и 1501 – с голубой. Определите генотипы родителей и потомков. Какой результат можно ожидать от анализирующего скрещивания обоих родительских растений?

10. Скрещивание между собой растений красноплодной земляники в потомстве всегда дает растения с красными ягодами, а скрещивание белоплодной земляники – растения с белыми ягодами. При скрещивании красноплодной и белоплодной земляники в потомстве получаются растения с розовыми ягодами. Какое потомство возникнет при скрещивании между собой двух растений земляники с розовыми ягодами?

11. При скрещивании растений с широкими и узкими листьями получено потомство, имеющее листья промежуточной ширины. Как наследуется форма листа? Какое расщепление можно ожидать от самоопыления и от возвратных скрещиваний особей F_1 ?

12. У примул (*Primula* L.) красный цвет (К) доминирует над желтым цветом (к). Скрещивание гомозиготных красноцветковых растений с гетерозиготными красноцветковыми, дало в потомстве растения только с красными цветками.

1.) Напишите генотипы родителей и потомства.

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

3.) Напишите генотипы родителей и потомства.

13. Скрещивание растений ржи с красными ушками на листьях с растениями, имеющими белые ушки, дало в F_1 растения с красными ушками. В F_2 произошло расщепление: 138 растений с

красными и 52 – с белыми ушками. Объясните полученное в F_2 расщепление. Каковы генотипы исходных родительских растений?

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

15. Селекционером были получены семена томатов в количестве 1000 штук. Выращенные из этих семян 242 растения, оказались карликовыми, остальные растения были нормальной высоты. Определите фенотипы и генотипы родительских растений, с которых собраны семена. Каков характер наследования высоты растений?

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

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

17. При скрещивании коричневой норки с серой норкой получено полностью коричневое потомство норок. В F_2 получено 47 коричневых и 15 серых норок. Определите, какой признак будет доминантным? Определите, какое количество гомозигот будет среди 47 коричневых и 15 серых норок? Как это можно определить?

18. При скрещивании плосковетвистой и щетковидной елей образуется ель с гребенчатым типом ветвлений? В популяции их соотношение соответствует соотношению при неполном доминировании 1:1:2. Предположим, что щетковидный тип ветвления кон-

тролируется доминантными генами. Напишите генотипы всех типов ветвления. Какое потомство образуется при следующих скрещиваниях:

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

19. Кожица плодов у томатов может быть гладкой или опушенной. Один из сортов имеет гладкие плоды, а другой – опушенные. При скрещивании этих двух сортов, в F_1 получились растения с гладкими плодами, в F_2 было расщепление: 174 растения с опушенными и 520 с гладкими плодами. Как наследуется опушенность? Что будет в обоих F_2 ?

20. Нормальных растений кукурузы больше, чем карликовых. Карликовое растение скрестили с исходным нормальным растением. В F_1 все гибридные растения оказались нормальными. В F_2 произошло расщепление: 67 нормальных и 19 карликовых растений. Как наследуется карликовость? Какой результат ожидается получить от самоопыления карликовых растений?

21. Комолость (безрогость) у крупного рогатого скота доминирует над рогатостью. Скрестили комолого быка с тремя коровами, имеющими разные генотипы. От скрещивания с рогатой коровой (1) получен рогатый теленок, от скрещивания с другой рогатой коровой (2) получен комолый теленок и от скрещивания с комолой коровой (3) получен рогатый теленок. Каковы наиболее вероятные генотипы всех родительских особей? Какое следует ожидать потомство в дальнейшем от каждого из скрещиваний?

22. При скрещивании пегих кроликов со сплошь окрашенными кроликами в потомстве были получены только пегие крольчата. В F_2 было получено 23 пегих крольчонка и 8 крольчат со сплошной окраской шерсти. Определите доминантный признак? Сколько крольчат из 23 пегих будут гомозиготными?

23. Дурман, имеющий пурпурные цветы, дал при самоопылении 10 потомков с пурпурными и 3 с белыми цветками. Какие выводы можно сделать о наследовании окраски цветов у растений

этого вида? Какая часть потомства F_2 не даст расщепления при самоопылении?

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

25. У моркови желтая окраска корнеплода доминирует над красной. Гомозиготное растение с красным корнеплодом скрестили с гомозиготным растением, имеющим желтый корнеплод. Получили 10 растений F_1 . Растения F_1 переопылили между собой и получили 100 растений F_2 . Сколько растений F_1 могут быть гетерозиготными? Сколько различных типов гамет могут образовать растения F_1 ? Сколько различных генотипов может быть в F_2 ? Сколько доминантных гомозиготных растений будет в F_2 ? Сколько растений F_2 будет иметь красную окраску корнеплода?

26. У пшеницы красная окраска колоса является доминантной по отношению к белой. Гомозиготное красноколосое растение было опылено пылью белоколосого растения. От самоопыления растений F_1 было получено 96 растений F_2 . Сколько различных типов гамет могут образовать растения F_1 ? Сколько различных фенотипов может образоваться в F_2 ? Сколько растений F_2 могут быть белоколосыми? Сколько растений F_2 могут быть гетерозиготными? Сколько гомозиготных красноколосых растений может образоваться в F_2 ?

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

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

29. От скрещивания земляники с красными и белыми ягодами в F_1 было получено 12 растений. Все они имели ягоды розового цвета. В F_2 было получено 336 растений с розовыми ягодами, и 336 растений с красными и белыми ягодами. Сколько типов гамет может образовать растение с розовыми ягодами? Сколько разных генотипов может быть в F_2 ? Сколько растений F_2 могут иметь красную окраску ягод? Сколько растений F_2 с красными ягодами могли дать нерасщепляющееся потомство? Сколько растений F_2 с белыми ягодами могли дать нерасщепляющееся потомство?

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

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

Дигибридные скрещивания

Пример 3.

Белокорая береза повислая имеет плакучую форму кроны, а чернокорая – раскидистую, то есть особи отличаются по двум парам признаков – окраске коры (белая и черная) и форме кроны (плакучая и раскидистая). При скрещивании их между собой гибриды имеют белую кору и плакучую форму кроны, то есть проявляется закон единообразия гибридов F_1 (первый закон Менделя). Так как белая окраска кроны доминирует над черной, то аллель белого цвета обозначим буквой А, черного – а. Плакучая форма кроны доминантная, поэтому ее аллель обозначим – В, раскидистая крона – рецессивный признак, обозначим – в. Запишем схему скрещивания:

Генотипы родителей Р:	♀ AABV	х	♂ aавв
Фенотипы родителей:	белокорая		чернокорая
	плакучая		раскидистая

Гаметы G: AB ав
 Генотип потомства F₁: AaBb
 Фенотип потомства F₁: белокорая плакучая

Результаты дальнейшего скрещивания гибридов F₁ и полученное расщепление в F₂ приведены в таблице 1.6.

Таблица 1.6

**Комбинация гамет и характер расщепления в F₂
 при дигибридном скрещивании**

Женские гаметы ♀ Мужские гаметы ♂	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB белокорая плакучая	AABb белокорая плакучая	AaBB белокорая плакучая	AaBb белокорая плакучая
Ab	AABb белокорая плакучая	AAbb белокорая раскидистая	AaBb белокорая плакучая	Aabb белокорая раскидистая
aB	AaBB белокорая плакучая	AaBb белокорая плакучая	aaBB чернокорая плакучая	aaBb чернокорая плакучая
ab	AaBb белокорая плакучая	Aabb белокорая раскидистая	aaBb чернокорая плакучая	Aabb чернокорая раскидистая

Теперь можно написать генотипы исходных родителей. Особь белокорая с плакучей формой кроны имеет генотип AABB, с черной корой и раскидистыми ветвями – aabb. Эти генотипы дадут по одному типу гамет соответственно с генами AB и ab, по одному

гену от каждой аллельной пары.

На основе этих гамет будет получен такой генотип гибрида – АаВв. Этот гибрид гетерозиготен по двум парам аллелей. Неаллельные гены находятся в негомологичных хромосомах: А и а в одной гомологичной паре, В и в – в другой паре хромосом. Две негомологичные хромосомы при образовании гамет в мейозе расходятся независимо друг от друга, образуя четыре гаметы, в которых с равной вероятностью осуществляются возможные комбинации разных генов. Например, аллель А будет комбинироваться с равной вероятностью и с В, и с в. Поэтому гибрид АаВв равновероятно может иметь следующие четыре типа гамет как у яйцеклеток, так и у спермиев – АВ, Ав, аВ, ав. При скрещивании удобно пользоваться решеткой Пеннета, где в левой вертикальной колонке вписывают мужские типы гамет, в верхней горизонтальной строке – женские типы гамет. В клетках таблицы, находящихся на пересечении строк и столбцов, записывают по типам гамет соответствующие генотипы и фенотипы F_2 .

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

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

3 белокорых : 1 чернокорая,

3 плакучих: 1 раскидистая,

то получится дигибридное расщепление по фенотипу – 9 белокорых плакучих, 3 чернокорых плакучих, 3 белокорых раскидистых, 1 чернокорое раскидистое.

Следовательно, в F_2 дигибридного скрещивания отдельные пары признаков ведут себя независимо, давая комбинации во всевозможных сочетаниях. Это так называемое независимое наследование признаков – третий закон Менделя.

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

По генотипу расщепление по обоим парам аллелей в данном скрещивании носит следующий характер: $1AABB : 2AaBB : 2AABb : 4AaBb : 1Aaabb : 2Aaabb : 1aaBB : 2aaBb : 1aabb$.

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

Задачи на дигибридные скрещивания

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

2. Было проведено скрещивание сосны, имеющей плоский апофиз шишек (А) и черные семена (В) с сосной, имеющей крючковатый апофиз (а) и белые семена (в). Какими будут генотипические и фенотипические классы у полученного в F_2 потомства.

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

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

Определите генотипы родителей и их потомков. Какую часть от всего потомства составят гомозиготные растения с опу-

шенными плодами и белой мякотью? Опушенность и белая мякоть плодов – доминантные признаки.

5. При скрещивании осины (*Populus tremula* L.) с тополем белым (*Populus alba* L.) был получен гибрид, встречающийся в природных популяциях – тополь серый или сереющий (*Populus canescens* Sm.). Осина имеет колонновидный ствол с зеленовато-серой корой, а тополь белый – сбежистый ствол со светлой корой.

Обозначив колоновидный ствол и белый цвет коры как доминантную гомозиготу ААВВ, напишите генотипы родителей и потомков. Опишите фенотип тополя серого по указанным выше признакам. С помощью решетки Пеннета напишите генотипы гибридов, полученные при опылении тополя серого между собой. Какое расщепление по фенотипу при этом происходит?

6. Скрестили растение, имеющее конусовидные шишки и серые семена с растением, имеющим шаровидные шишки и коричневые семена. В потомстве F₁ все растения оказались с яйцевидными шишками и коричневыми семенами. Объясните результаты опыта. Какое потомство ожидается от самоопыления гибридов первого поколения?

7. Скрещивание нормальных по росту и устойчивых к шютте растений с карликовыми поражаемыми дало в F₁ 497 нормальных устойчивых, 494 нормальных поражаемых, 498 карликовых устойчивых и 492 карликовых поражаемых растений.

Определите генотипы родителей и потомков. Какое потомство получится от самоопыления нормального устойчивого родительского растения? Нормальный рост и устойчивость к шютте доминируют над карликовостью и поражаемостью.

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

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

9. У овса нормальный рост – доминантный, а гигантизм – рецессивный, также раннеспелость является доминантным признаком, а позднеспелость – рецессивным. Данные признаки наследуются независимо. Скрещивали раннеспелое растение, имеющее

нормальный рост с позднеспелым растением гигантом. Исходные растения имели гомозиготный генотип. В каком поколении и с какой вероятностью появятся гомозиготные раннеспелые гиганты?

10. Конусовидная форма шишки К неполно доминирует над шаровидной – к, гетерозигота (Кк) имеет яйцевидную форму шишки; коричневая окраска семян G полно доминирует над серой g. Укажите генотипы, фенотипы и их соотношения в результате следующих скрещиваний: KKGG x kkgg, KkGG x Kkgg, KkGg x KKGG, KkGg x KKgg, KkGg x KkGg, KkGg x kkgg.

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

Определите генотипы родителей и потомков. Сколько растений с конусовидными шишками и голубой хвоей получилось в F₂?

12. Было проведено скрещивание особей тутового шелкопряда, различающихся по двум признакам: одна из особей дает одноцветных гусениц, плетущих желтые коконы, а другая – полосатых гусениц, плетущих белые коконы. В F₁ все потомство гусениц было полосатыми и плели желтые коконы. В F₂ произошло расщепление: 6385 полосатых гусениц, плетущих желтые коконы, 2147 – полосатых с белыми коконами, 2099 – одноцветных с желтыми коконами и 691 – одноцветных с белыми коконами. Определите генотипы исходных форм и потомства, полученного в F₁ и F₂.

13. Можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis* L.) – двудомное растение. Плакучая форма (f. *pendula* Carr.) встречается редко, также редко встречается золотистая форма окраски хвои (f. *aurea* Nichols.). При скрещивании растения, имеющего плакучую форму кроны и зеленую хвою, с обычной формой кроны и золотистой хвоей в потомстве F₁ все гибриды имеют обычную форму кроны и зеленую хвою. Какое расщепление по генотипу и фенотипу получится, если гибриды скрестить между собой?

14. Определить фенотип семян гороха в потомстве следующую

щих скрещиваний: а) AABV х aавв; б) AAвв х aaBV; в) AaBV х AaBV; г) aaBV х Aавв; д) AaBV х aавв.

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

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

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

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

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

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

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

22. У человека имеется два вида слепоты. Каждая из них определяется своим рецессивным геном, который наследуется независимо. В семье оба родителя гомозиготные слепые, но слепота каждого из них детерминирована разным геном. Сколько детей из трех родившихся могут быть зрячими? Сколько зрячих детей может родиться в другой семье (всего детей восемь), если отец зрячий, но мать его была слепой по двум генам слепоты, а жена – тоже слепая по одному гену и гетерозиготна по другому? Сколько детей в этой семье могут быть слепыми по одному гену? В семье отец и мать зрячие, но известно, что бабушка страдала слепотой, обусловленной одним геном, а дедушка был слепым по двум генам. Другие члены этой семьи имели нормальное зрение, и в их семьях слепых не было. Сколько детей из восьми родившихся могут быть зрячими? Сколько слепых детей могут иметь оба гена слепоты в гомо- или гетерозиготном состоянии?

23. Глаукома – тяжелое наследственное заболевание, обуславливающее слепоту у людей в пожилом возрасте. Она проявляется в двух формах. Первая форма детерминирована доминантным геном, вторая – рецессивным. Обе формы наследуются независимо. Мать страдает глаукомой и имеет оба гена в гетерозиготном состоянии, отец также страдает глаукомой, но она детерминирована только вторым рецессивным геном. В семье родилось восемь детей. Сколько типов гамет может образовать мать? Сколько типов гамет может образовать отец? Сколько разных генотипов могут иметь дети, родившиеся от этого брака? Сколько детей могут быть здоровыми? Сколько детей могут иметь глаукому, обусловленную двумя генами?

24. У ячменя двурядный тип колоса доминирует над многорядным, а устойчивость к головне над неустойчивостью. Оба признака наследуются независимо. Гетерозиготное растение с двурядным колосом и устойчивое к головне было опылено пылью рас-

тений с многорядным колосом и неустойчивого к головне. В F_a было выращено 24 растения. Сколько разных типов гамет может образовать материнское растение? Сколько разных типов гамет может образовать отцовское растение? Сколько разных фенотипов могут иметь растения F_a ? Сколько растений F_a могут дать нерасщепляющееся потомство по обоим признакам? Сколько растений F_a могут иметь двурядный колос?

25. У ячменя яровой тип развития доминирует над озимым, а остистый колос над безостым. Оба признака наследуются независимо. Гетерозиготное по обоим признакам растение было скрещено с гетерозиготным по типу развития растением, имеющим безостый колос. В F_b получено 16 растений. Сколько разных типов гамет может образовать материнское растение? Сколько разных типов гамет можем образовать отцовское растение? Сколько разных фенотипов может быть у растений F_b ? Сколько растений F_b могут иметь яровой тип развития и остистый колос? Сколько растений F_b могут иметь озимый тип развития и остистый колос?

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

Полигибридные скрещивания

При решении задач на полигибридное скрещивание пользуются следующими формулами:

2^n – количество типов гамет;

2^n – количество фенотипических классов при полном доминировании;

3^n – количество генотипических классов.

где n – количество гетерозиготных локусов в генотипе.

Пример 4.

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

Пример 5.

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

Генотипы гамет удобно расписывать, пользуясь следующей схемой, представленной в таблице 1.7.

Таблица 1.7

**Генетические типы гамет растения с генотипом
AaBbCcddEE**

Гено-тип родителя	AaBbCcddEE							
Схема расщепления	A				a			
	B		b		B		b	
	c		c		c		c	
	D		D		D		D	
	E	e	E	e	E	e	E	e
Генотипы гамет	ABcDE	ABcDe	AbcDE	AbcDe	aBcDE	aBcDe	abcDE	abcDe

Задачи на полигибридные скрещивания

1. Растение имеет генотип:

а). AA Bb CC Dd Ee

б). aa BB Cc Dd Ee

в). Aa bb Cc Dd EE

г). CC Dd Ee ff Gg

д). Dd Ee Ff Jjkk

е). dd Ee FF Gg Kk

ж). dd ee Ff Gg KK

з). Ee Ff Gg

и). KK Ll Mm Nn

к). Kk Ll Mm Nn

Определите количество генотипов гамет, генотипических классов и фенотипических классов при полном и неполном доми-

нировании между аллельными генами, образующихся при самоопылении этого растения. Напишите генотипы гамет.

2. Скрещиваются особи $AaBBccDd \times aabbccdd$. Какую часть в потомстве составят особи со следующим генотипом: $AaBBccdd$, $AaBbccDd$, $aaBbccDd$, $aabbccdd$?

3. Скрещиваются особи с генотипами $AaBbCc \times AabbCc$. Определите, какую часть в потомстве составят особи с генотипами: $AABbCC$, $AaBbCc$, $aabbCc$?

4. Скрестили томат, гомозиготный по признакам высокого стебля, красной окраски плодов с гладкой кожурой с карликовым, имеющим желтые опушенные плоды.

Определите генотип и фенотип гибридов, полученных от этого скрещивания. Определите, какая часть F_2 будет иметь красные гладкие плоды и высокий стебель? Определите, какая часть потомков F_2 будет гомозиготной по всем трем признакам?*

5. У огородника имеется два сорта томатов: один с красными многогнездными плодами и карликовым ростом, другой с желтыми многогнездными плодами и высоким ростом. Он планирует вывести сорт с красными многогнездными плодами и высоким ростом, для чего предполагает скрестить имеющиеся у него сорта томата.

Какая часть потомства, полученного в F_2 , будет иметь желаемый фенотип? Какая часть из них будет гомозиготной по трем признакам? Как определить, гомозиготные растения по интересующим нас признакам?*

6. Гетерозиготная особь с генотипом $AaBbCcDd$ скрещена с особью, имеющей гомозиготный рецессивный генотип. Определите число классов по генотипу в потомстве. Определите, какая часть потомства будет иметь все четыре доминантных гена и все четыре рецессивных гена?

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

7. Известно, что гладкая форма семян гороха А является доминантной по отношению к морщинистой форме, желтая окраска семян В доминантна по отношению к зеленой окраске, а красная окраска цветков С доминирует над белой с. Какими будут генотипы и фенотипы потомства в следующих скрещиваниях:

- а) $AaBbCc \times aabbcc$;
- б) $AaBbCC \times aaBbcc$,
- в) $AABbCc \times AaBbCC$;
- г) $AabbCC \times aaBbcc$;
- д) $aabbcc \times AabbCc$.

8. У гороха желтая окраска семян А доминирует над зеленой а, гладкая форма В – над морщинистой в и красная окраска цветков С – над белой с. Определить тип гамет, фенотип растений, имеющих следующие генотипы: а) $AABbCC$; б) $AaBBCC$; в) $AABbCc$; г) $aabbCC$; д) $AaBbCc$.

9. У гороха желтая окраска семян А доминирует над зеленой а, гладкая форма В – над морщинистой в и красная окраска цветков С – над белой с. Определить фенотип потомства следующих скрещиваний: а) $AABbCC \times aabbcc$; б) $AaBbCc \times AaBbCc$; в) $AaBbcc \times AABbCC$; г) $AaBbCC \times AABbCc$.

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

11. У овса гигантский рост, позднеспелость, восприимчивость к ржавчине являются рецессивными по отношению к нормальному росту, раннеспелости и устойчивости к ржавчине. Все признаки наследуются независимо. От скрещивания гигантского, позднеспелого, восприимчивого к ржавчине сорта овса с сортом нормального роста, раннеспелым, устойчивым к ржавчине получили 123 растения F_1 . От скрещивания растений F_1 с родительской формой, имеющей все признаки в доминантном состоянии, получили 472 растения. Сколько типов гамет может образовать растение F_1 ? Сколько разных генотипов могут иметь растения F_2 ? Сколько разных фенотипов могут иметь растения F_2 ? Сколько растений F_2 могут иметь все три гена в гомозиготном состоянии? Сколько растений F_2 могут иметь такой же генотип, как и растения F_1 ?

12. У сортов гороха пурпурная окраска цветков доминирует над белой, высокий рост стебля над низким, а пергаментный слой в створках боба над беспергаментным. Признаки наследуются независимо. Гетерозиготные растения с пурпурными цветками, высоким стеблем и бобами с пергаментным слоем были опылены пылью гомозиготных растений, имеющих такие же признаки, как и растения материнского сорта. В F_2 получено 72 растения. Сколько типов гамет могут образовать отцовские растения? Сколько разных фенотипов могут иметь растения F_2 ? Сколько разных генотипов могут иметь растения F_2 ? Сколько растений F_2 могут быть гомозиготными по трем генам и иметь пурпурные цветки, высокий стебель и пергаментные бобы? Сколько растений могут быть гетерозиготными по трем генам?

13. У овса раскидистая форма метелки доминирует над сжатой, раннеспелость над позднеспелостью, а устойчивость к ржавчине над неустойчивостью. Признаки наследуются независимо. Гетерозиготное по трем признакам растение было опылено пылью растения, у которого все три признака находились в гомозиготном доминантном состоянии. В F_2 получили 32 растения. Сколько типов гамет может образовать материнское растение? Сколько типов гамет может образовать отцовское растение? Сколько разных фенотипов могут иметь растения F_2 ? Сколько разных генотипов могут иметь растения F_2 ? Сколько растений F_2 могут иметь раскидистую метелку, обладать раннеспелостью, устойчивостью к ржавчине и в то же время быть гомозиготными?

14. У подсолнечника панцирность семян доминирует над беспанцирностью, полосатая окраска семян над однотонной, желтая окраска пыльцы над белой. Признаки наследуются независимо. Гетерозиготное по трем признакам растение было опылено пылью растения, у которого семена беспанцирные однотонные, пыльца белая. В F_2 получено 128 растений. Сколько разных типов гамет может образовать материнское растение? Сколько разных типов гамет может образовать отцовское растение? Сколько разных фенотипов могут иметь растения F_2 ? Сколько растений F_2 могут иметь такой же генотип, как и отцовское растение? Сколько растений F_2 могут иметь все три признака доминантными и давать

нерасщепляющееся потомство по этим признакам?

15. У подсолнечника панцирность семян доминирует над беспанцирностью, полосатая окраска семян над однотонной, желтая окраска пыльцы над белой. Признаки наследуются независимо. Растение, имеющее панцирные полосатые семена в гетерозиготном состоянии, а желтую окраску пыльцы в гомозиготном состоянии, было опылено пыльцой растения, имеющего все три признака в доминантном гомозиготном состоянии. В F_2 получено 72 семян. Сколько разных типов гамет может образовать материнское растение? Сколько разных типов гамет может образовать отцовское растение? Сколько разных генотипов могут иметь растения F_2 ? Сколько растений F_2 могут иметь панцирные полосатые семена и желтую пыльцу? Сколько разных фенотипов могут иметь растения F_2 ?

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

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

2. Закономерности наследования при неаллельном взаимодействии генов

2.1. Аллельное и неаллельное взаимодействие генов

Формирование фенотипа организма происходит под влиянием большого количества генов, а также в результате их взаимодействия. Известны два вида взаимодействия генов: *аллельное* и *неаллельное*. *Аллель*, или аллеломорф, – это один ген из пары (у диплоидной особи) или из серии генов (у популяции или полиплоидной особи), находящийся в сходном локусе гомологичных хромосом и контролирующий развитие альтернативных (противоположных) признаков. *Аллелем* называют также форму состояния гена.

Аллельное взаимодействие может приводить к явлению неполного доминирования, как, например, при скрещивании красноцветковых и белоцветковых растений львиного зева. Взаимодействие генов основано на биохимической природе, а именно на взаимодействии синтезируемых под контролем генов блок-ферментов.

Таким образом, аллельное взаимодействие генов ведет к его проявлению в трех формах или типах: доминирования, рецессивности и неполного доминирования.

Неаллельное взаимодействие генов – это взаимодействие генов, которые локализованы в разных негомологичных хромосомах или в одной хромосоме и контролирующими развитие одного и того же признака. Независимое комбинирование двух взаимодействующих генов приводит к своеобразным изменениям дигибридного расщепления – $9 A_B_ : 3 A_bb : 3 aaB_ : 1 aabb$. Для двух взаимодействующих генов известны следующие расщепления – $9:3:3:1$; $9:6:1$; $9:3:4$; $9:7$; $12:3:1$; $13:3$; $15:1$, характерные для разных типов неаллельного взаимодействия генов.

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

2.2. Эпистаз

Эпистазом называют доминирование между неаллельными генами. Взаимодействие генов по типу эпистаза по своему характеру сходно с явлением аллельного доминирования. Отличие заключается в том, что при аллельном доминировании доминантная аллель подавляет рецессивную аллель той же самой аллельной пары. При эпистазе же аллель одного гена подавляет проявление аллеля из другой пары, то есть происходит подавление неаллельного гена. Доминирование между аллельными генами можно выразить формулой $A > a$, а явление эпистаза выражается формулой $A > B$.

Гены, подавляющие действие генов из другой аллельной пары, называются *эпистатическими*, а подавляемые гены – *гипостатическими*.

При взаимодействии генов по типу эпистаза нарушения закономерностей, выявленных Г. Менделем, не происходит, в связи с тем, что аллели взаимодействующих генов распределяются согласно закону независимого комбинирования признаков. Однако при эпистазе будут наблюдаться отклонения от расщепления фенотипического выражения признаков, в отличие от расщепления, происходящем при дигенном наследовании. В настоящее время эпистаз разделяют на два типа: *доминантный* и *рецессивный*.

Доминантный эпистаз ($A > B$ или $B > A$) – это тип взаимодействия, при котором происходит подавление доминантным аллелем одного гена действия аллельной пары другого гена.

Явление доминантного эпистаза можно рассмотреть на примере наследования окраски плодов у тыквы. У тыквы известны 3 типа окраски плодов: белая, желтая и зеленая.

При скрещивании растений тыквы с белыми и желтыми плодами, а также белыми и зелеными плодами доминирует белая окраска плодов, и в потомстве все гибриды будут иметь белую окраску плодов.

При скрещивании растений тыквы, имеющей желтые и зеленые плоды, доминирует желтая окраска плодов и у гибридов, полученных в F_2 , на три растения с желтыми плодами приходится одно зеленоплодное растение (**3:1**). Следовательно, можно сделать

вывод, что белая окраска плодов доминирует над желтой и зеленой, а желтая доминантна над зеленой окраской: белая >> желтая > зеленая. Однако, при скрещивании белоплодной и зеленоплодной тыкв расщепление в потомстве, полученном в F_2 , идет не по схеме моногибридного скрещивания (3:1), а дает своеобразное отношение: 12 белых: 3 желтых: 1 зеленый.

Более подробно рассмотрим схему расщепления и как будет происходить расщепление в F_2 с помощью решетки Пеннета (рис. 2.1).

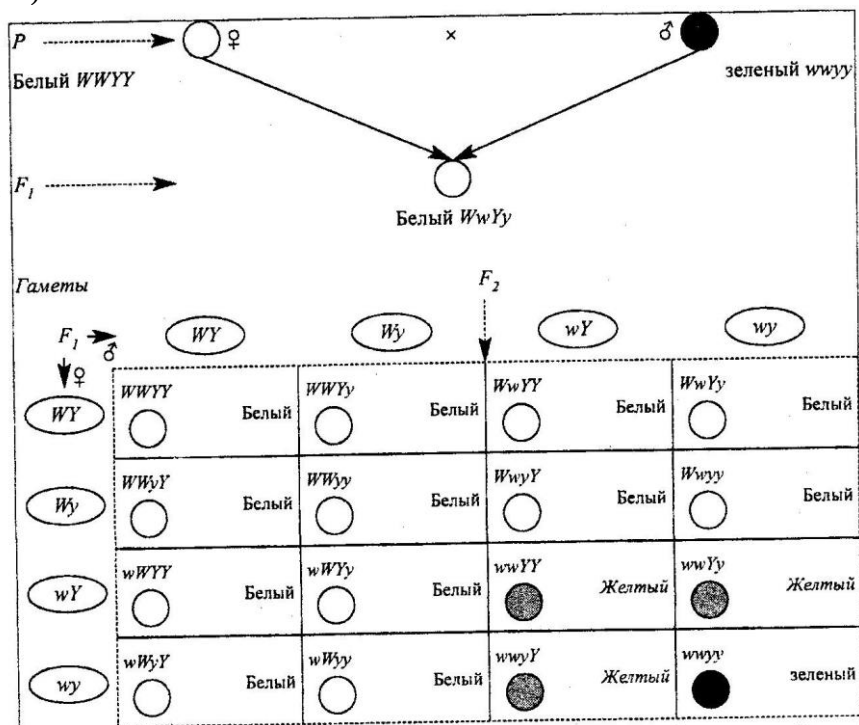


Рисунок 2.1 – Сочетание гамет при эпистазе и проявление окраски плодов тыквы

Полученные от этого скрещивания результаты можно объяснить тем, что окраска плодов тыквы контролируется двумя пара-

ми генов. Так, у тыквы доминантный ген **W** подавляет действие гена **Y**, определяющего желтую окраску плодов, и гена **y**, контролирующего зеленую окраску плодов, поэтому все растения, имеющие в генотипе хотя бы один ген **W**, будут иметь белые плоды. У растений, гомозиготных по гену **w**, плоды будут или желтые с геном **Y** (генотипы **ww-Y**), или зеленые с генами **yy** (генотип **wwyy**).

Таким образом, полученное у гибридов в F_2 расщепление по фенотипу **12:3:1**, можно представить как видоизмененное отношение, получаемое при обычного дигибридном скрещивании **9:3:3:1**, при котором генотипы **9W_Y** и **3W_y** имеют одинаковое фенотипическое выражение признака и в сумме дают $\frac{3}{4}$ всех особей с белой окраской плодов. Гипостатичный ген желтой окраски **Y** (**Y < W**) может проявляться только у той части потомства (**wwY_**), у которой в генотипе отсутствует эпистатичный ген **W**.

Рецессивный эпистаз – это такой тип взаимодействия, при котором рецессивный аллель одного гена в гомозиготном состоянии подавляет действие доминантного или рецессивного аллеля другого гена: **aa>B**; **aa>bb** или **bb>A**; **bb>aa**.

Явление рецессивного эпистаза можно рассмотреть на примере наследования окраски шерсти у собак породы лабрадор. У собак данной породы пигментация шерсти контролируется геном **B**, который в доминантном состоянии дает черную масть, а в рецессивном (**b**) – коричневую. Есть также ген **E**, который в доминантном состоянии не влияет на проявление окраски, но в рецессивном гомозиготном состоянии (**ee**) подавляет синтез черного и коричневого пигмента. Такие собаки имеют белый окрас. Ниже приведем схему скрещивания собак с черным и белым окрасом шерсти и посмотрим каким будет расщепление у потомства, полученного в F_2 :

P: BBEE × bbee
 черные белые
 F₁: BbEe
 черные
 F₂: 9 B_E_ : 3 bbE_ : 3 B_ee : 1 bbee
 черные коричневые белые белые
 9 черные : 3 коричневые : 4 белые

Как мы видим, при эпистазе, возникающие признаки являются результатом взаимодействия двух неаллельных пар генов, то есть в потомстве проявляются признаки, свойственные различным формам.

2.3. Полимерия

Неаллельные гены, действующие однозначно на развитие одного и того же признака называются *полимерными*, или *количественными*, а явление взаимодействия полимерных генов называют *полимерией*.

Явление полимерии впервые было описано шведским ученым Нильсоном-Эле в 1909 году при изучении серой окраски пленок овса и красной окраски зерен у некоторых видов пшеницы. Полимерные гены, как правило, обозначаются одной буквой с индексом A_1A_2 ; a_1a_2 и т.д. Генотип, состоящий из двух пар доминантных, полимерных генов, обозначают $A_1A_1A_2A_2$, двойную гетерозиготу – $A_1A_1a_2a_2$, а рецессивную форму – $a_1a_1a_2a_2$.

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

Кумулятивной (суммирующей) полимерией называется такое взаимодействие полимерных генов, при котором степень проявления признака зависит от числа доминантных аллелей, содержащихся в генотипе особи. При кумулятивной полимерии у гибридов F_2 наблюдается непрерывный ряд изменчивости признака, т.е. интенсивность проявления данного признака зависит от числа генов обуславливающих данный признак.

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

Рассмотрим явление полимерии на примере наследования окраски зерен у пшеницы. У пшеницы есть два основных типа

окраски зерен: краснозерные, у которых в оболочке зерновых присутствует красный пигмент, и белозерные, в оболочке которых отсутствует пигмент.

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

Красная окраска зерен контролируется доминантными генами, а белая – рецессивными. Интенсивность окраски определяется количеством доминантных генов в генотипе, чем больше доминантных генов, тем темнее окраска. Следовательно, действие доминантных генов как бы суммируется – *кумулятивная* полимерия, или *аддитивная*. Кроме аддитивного действия при полимерии могут наблюдаться случаи, когда действие одного доминантного гена на фенотип равнозначно действию двух или более доминантных генов в генотипе – *некумулятивная* полимерия. Характерной особенностью полимерного гена при большом количестве растений является слабое фенотипическое отличие F_2 от F_1 , промежуточное проявление признака у F_1 и F_2 между признаками родителей, плавная, непрерывная изменчивость признака в F_2 .

Скрещивание некоторых сортов пшеницы дает в F_2 расщепление в отношении 63:1, а не 15:1. Очевидно, что в этих случаях окраска зерен контролируется уже не двумя, а тремя парами полимерных генов. Генотипы таких исходных родительских особей можно обозначить: $A_1A_1A_2A_2A_3A_3$ и $a_1a_1a_2a_2a_3a_3$.

Взаимодействие трех пар полимерных генов дает наиболее плавный переход в различии по окраске зерна у гибридов F_2 по сравнению с тем, что происходит при взаимодействии двух пар полимерных генов. Однако, в случае взаимодействия двух пар полимерных генов, окраска у потомства в F_2 в целом стремится к окраске F_1 .

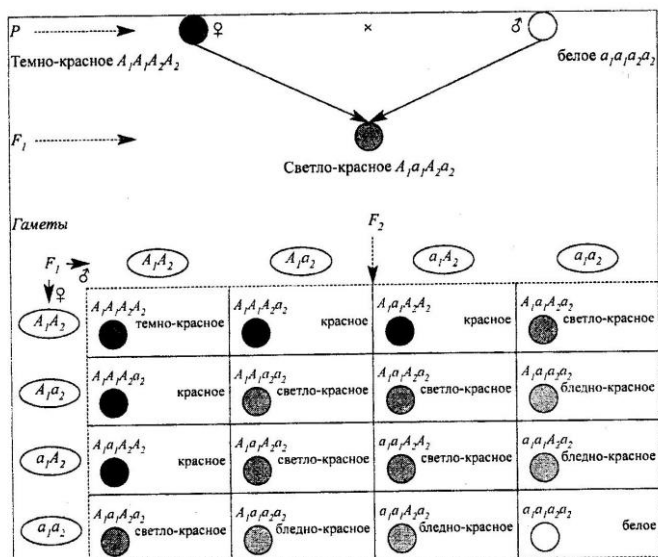


Рис. 4.4. Сочетание гамет при полимерном действии двух пар генов

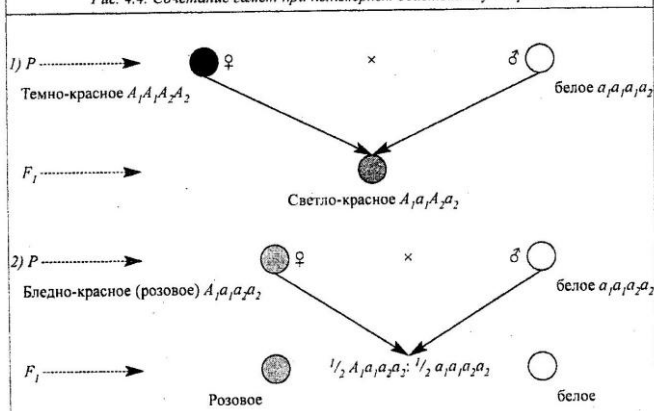


Рисунок 2.2 – Сочетание гамет при полимерном действии двух пар генов

Плавный характер изменчивости признака при полимерии объясняется главным образом сглаженностью фенотипических гра-

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

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

2.4. Комплементарное действие генов

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

Комплементарное взаимодействие двух генов можно выразить в виде формулы:



Aa Bb

В табл. 2.1 приведены примеры комплементарного взаимодействия генов у некоторых организмов и характер получаемого расщепления у гибридов F_2 .

Таблица 2.1

**Примеры комплементарного взаимодействия генов и
характер расщепление признаков в F₂**

Расщепление в F ₂	Примеры
9 : 7	Появление у душистого горошка потомства, имеющего цветки пурпурной окраски, при скрещивании родительских форм с белыми цветками. Появление у шелкопряда потомства, имеющего темно-коричневых личинок, при скрещивании неокрашенных родительских форм. Образование цианида у растений клевера при скрещивании форм, не образующих это соединение.
9 : 6 : 1	Появление у тыквы потомства с дисковидной формой плода при скрещивании родителей, имеющих сферическую форму плода.
9 : 3 : 4	Появление у мышей окраски шерсти типа агути при скрещивании родительских форм черного и белого цвета. Появление у льна потомства с голубой окраской цветков при скрещивании родительских форм с неокрашенными цветками. Появление у лука потомства с окрашенной в красный цвет луковицами при скрещивании родительских форм, имеющих луковицы белого и желтого цвета.
9 : 3 : 3 : 1	Появление у дрозофилы потомства с темно-красными глазами (дикого типа) при скрещивании родительских форм с ярко-красными (scarlet) и коричневыми (brown) глазами. Появление у кур потомства, имеющего ореховидный гребень при скрещивании родительских форм с розовидным и гороховидным гребнями.

Комплементарное действие генов было обнаружено В. Бэтсоном. Он проводил опыты по скрещиванию растений душистого горошка. При скрещивании двух форм душистого горошка (*Lathyrus odoratus*) с белыми цветками все гибридные растения в F_1 имели красные цветки. Последующее самоопыление гибридов F_1 или скрещивание их между собой в F_2 дает расщепление в отношении: **9 красноцветковых : 7 белоцветковых.**

Полученное расщепление можно объяснить, если предположить, что красная окраска цветков у душистого горошка обусловлена совместным действием двух комплементарных доминантных генов (**A** и **B**) в генотипе. В отдельности каждый из этих генов может давать только белую окраску цветков и при отсутствии в генотипе хотя бы одного из них красящий пигмент не образуется. Рассмотрим схему скрещивания при комплементарном действии генов и расщепление по окраске цветков в F_2 у душистого горошка (рис. 2.3).

Как видно из рисунка, в семи случаях сочетания гамет, в зиготу попадает только один доминантный ген из двух взаимодействующих аллельных пар (**A** и **B**) – такие растения имеют белые цветки. В девяти сочетаниях гамет присутствуют оба доминантных гена (**A** и **B**) – такие растения имеют красные цветки.

Этот тип наследования так же хорошо изучен на кукурузе. Три пары неаллельных и несцепленных генов контролируют пурпурную окраску зерен кукурузы. У генотипов **AACCRR**, **AaCCRR**, **AACcRR**, **AACCRr**, **AaCCRr** и других до **AaCcRr** зерна пурпурные.

Пурпурность определяется взаимодействием генов-доминантов **A**, **C**, **R**. У растений, содержащих хотя бы один ген в гомозиготном состоянии, например, **aaCCRr** или **AaccRR** и т.д. семена белые из-за того, что нет одного доминантного гена.

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



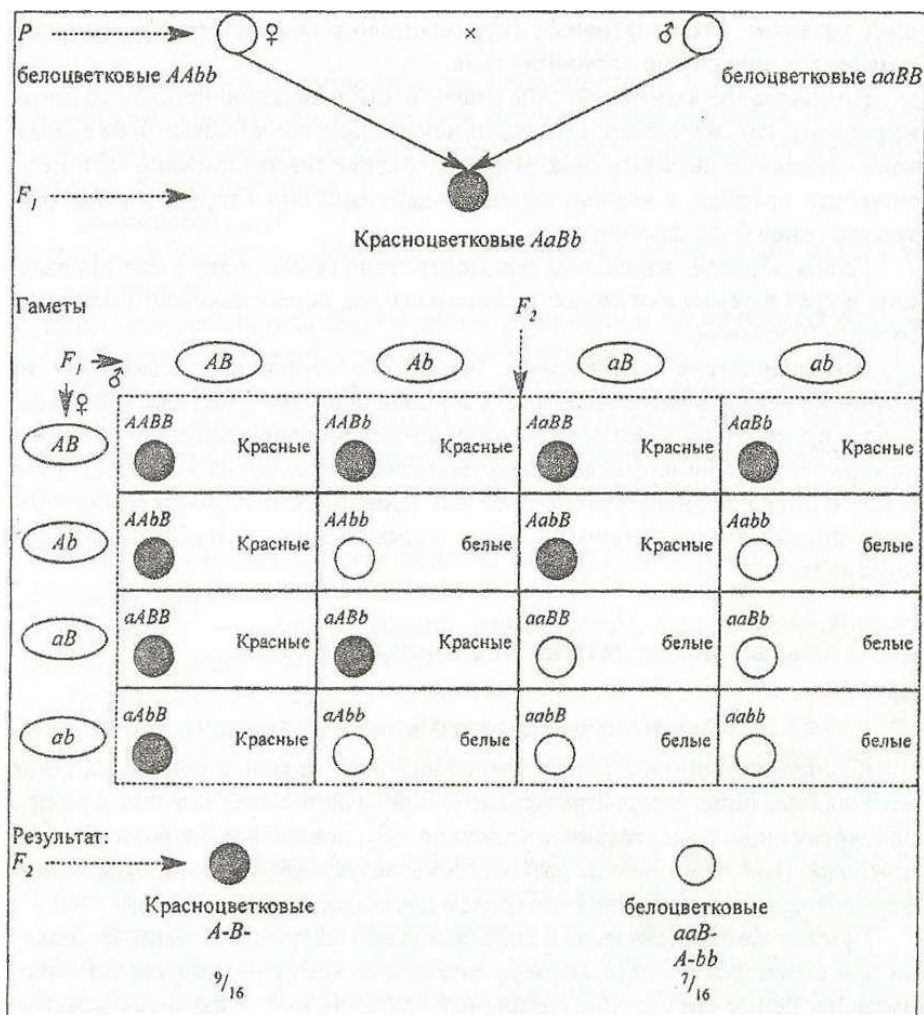


Рисунок 2.3 - Сочетание гамет при комплементарном действии генов и окраска цветков у душистого горошка в F₂

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

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

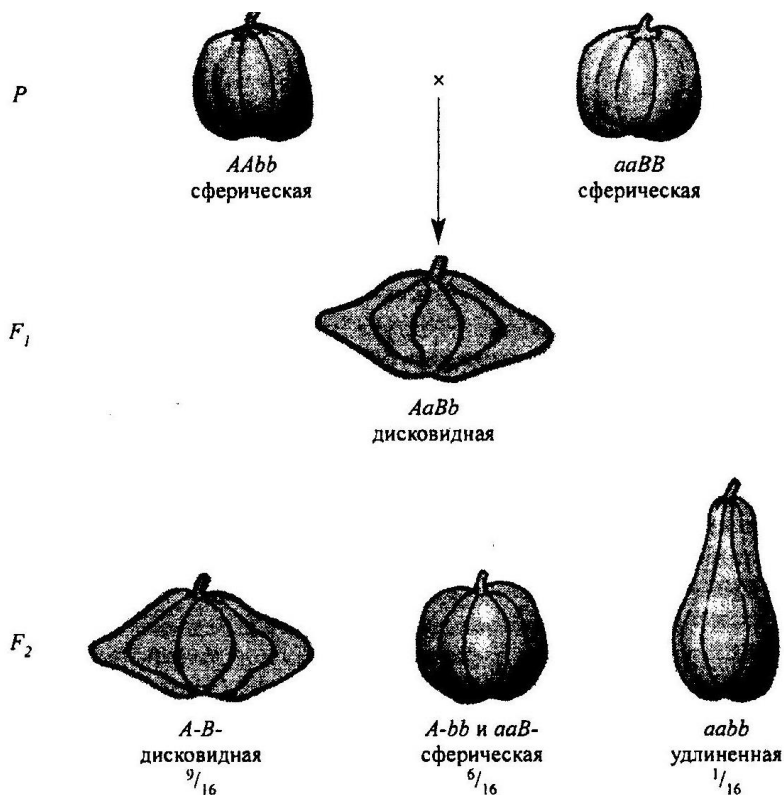


Рисунок 2.4 – Комплементарное взаимодействие генов, определяющих, форму плода тыквы (С.Г. Инге-Вечтомов. 1989)

2.5. Модифицирующее влияние генов

Во всех организмах под контролем генов происходит выработка многочисленных белков-ферментов. В процессе развития организмов они вступают в различные реакции взаимодействия между собой. Однако при этом один фермент оказывает более сильное влияние на развитие какого-то одного признака, чем на остальные ферменты. Большинству генов любого организма свойственно такое второстепенное действие на развивающийся признак, установить такое действие очень сложно. Поэтому связь между геном и признаком, которая устанавливается в процессе наследования, отражает одно из наиболее видимых основных проявлений действия гена.

Наряду с генами «основного» действия, которые назвал К. Мезер *олигогенами*, на развитие любого признака оказывают действие другие гены, влияние которых не всегда удастся установить. Эти гены не определяют какую-либо конкретную реакцию или развитие признака. Их действие связано с тем, что они способны усиливать (усилители) или ослаблять (ингибиторы) проявление действия «основных» признаков. Такие неаллельные гены, которые усиливают или ослабляют действие главного гена, называются *генами-модификаторами*. Понятие *генов-модификаторов* сформулировал К. Бриджес в 1919 году.

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

Например, у томата есть рецессивный ген, который в гомозиготном состоянии приводит к подавлению верхушечного роста после образования первого соцветия. При скрещивании с некоторыми сортами томатов его действие проявляется в 100% случаев. При скрещивании же с другими сортами, эффект подавления верхушечного роста сводится к минимуму и большинство гибридов продолжает свой рост до образования седьмого соцветия.

В организме любые гены в одно и то же время могут быть по одним признакам генами «главного действия», а по другим признакам – генами-модификаторами. Теоретически любой ген, вступая во взаимодействие с другими генами, должен модифицировать

проявление любого из них. Однако существуют группы генов, имеющих отчетливое модифицирующее действие на проявление отдельных генов. Чаще всего такие гены-модификаторы самостоятельного влияния на особь не оказывают, и об их существовании становится известно по их влиянию на другие гены.

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

Очень важна роль генов-модификаторов в генетике количественных признаков. Всем особям любой популяции внутри вида, сорта или породы свойственна изменчивость по количественным признакам. Как считает Н.П. Дубинин (1986), в большей степени, появление изменчивости по количественным признакам вызвано расщеплением по генам-модификаторам. Однако отчасти ее появление зависит от факторов внешней среды.

Еще в 1920 году А. Стертевант показал на наличие генов, которые полностью или частично восстанавливают нормальное развитие особи, в которой произошли изменения в результате воздействия мутаций. Такие гены были названы *супрессорами*. Было показано, что явление супрессии может быть результатом второй мутации, возникшей в том же гене.

Есть гены, которые не могут проявлять своего действия в присутствии супрессоров, хотя такие супрессоры часто не имеют другого заметного влияния на фенотип. По мнению Н.П. Дубинина (1986), в широком смысле, в категорию супрессоров можно отнести и явление эпистаза.

Например, есть ген **D**, который контролирует интенсивность пигментации шерсти мышей, кошек и других животных. При присутствии этого гена в генотипе в доминантном состоянии (генотип **DD** или **Dd**) окраска будет проявляться, а в рецессивном состоянии (генотип **dd**), даже при наличии в генотипе доминантных генов, контролирующих выработку пигмента (генотип **СС** или **Сс**), будет наблюдаться эффект «разведения» окраски шерсти, например появление молочно-белой окраски у мышей.

2.6. Плейотропия

Было накоплено большое количество фактов, когда закономерности наследования признаков, установленные Г. Менделем, нарушались. Особенно это касалось случаев, когда изучалось наследование не одного, а двух и более признаков.

Были проведены многочисленные исследования, в результате которых выяснилось, что:

1) один и тот же ген может оказывать влияние на несколько различных признаков;

2) происходит взаимодействие генов, когда один и тот же наследственный признак развивается под влиянием нескольких генов.

Следовательно, можно сделать вывод, что фенотипическое выражение большинства признаков и свойств организма зависит от взаимодействия многих генов в процессе индивидуального развития. Если родительские особи отличаются по нескольким признакам, то это отразится и на характере расщепления гибридов разных скрещиваний.

Рассмотрим пример, когда один ген влияет на развитие двух и большего числа признаков. Такое явление было названо *плейотропией* (от греч. *pleistos* — множественный, наибольший), или множественность (плейотропность) действия генов. Это понятие было введено Т. Морганом.

Биохимическая природа плейотропного действия генов объясняется тем, что один белок-фермент, образующийся под контролем одного гена, не только определяет развитие одного, основного, признака, но и воздействует на вторичные реакции биосинтеза других признаков и свойств, вызывая их изменения.

Различают следующие виды плейотропии:

- прямую (истинную) или первичную плейотропию;
- зависимую (относительную) или вторичную плейотропию.

Прямая плейотропия характеризуется возникновением разнообразных эффектов в различных тканях и органах в результате влияния одного гена в разных местах организма. В результате этого в клетках нескольких тканей и органов изменённый белок вступает

во взаимодействие с клеточными структурами (мембраной, цитоплазмой) и изменяет их свойства. Например, синдром Марфана (арахнодактилия – «паучьи пальцы») у человека, развивается под влиянием мутантного доминантного гена – А. Действие этого гена проявляется в нарушении развития соединительной ткани, приводящее к аномалии развития опорно-двигательного аппарата – длинные и тонкие пальцы, подвывиха хрусталика и развитие близорукости, аневризм (расширение) аорты уменьшает продолжительность жизни. Гомозиготы АА – нежизнеспособны, а у всех гетерозигот Аа проявляются признаки синдрома.

При *зависимой плейотропии* имеется одно первичное действие мутантного гена. Например, в случае серповидноклеточной анемии – дефектный гемоглобин и эритроциты принимают серповидную форму. Вследствие этого, развивается ступенчатый процесс вторичных патологических проявлений – это дефекты, возникающие в различных органах: слипание и разрушение эритроцитов, анемия, умственная и физическая отсталость, увеличение и фиброз селезёнки, поражения кожи, почек, сердца, мозга. Поэтому гомозиготы SS по этому заболеванию погибают до полового созревания, еще в детском возрасте.

Можно привести большое количество примеров плейотропного действия генов. Г. Мендель обнаружил, что у растений, имеющих пурпурные цветки, в пазухах листьев всегда есть красные пятна, а их семенная кожура серого или бурого цвета. Все эти три признака определяются действием одного наследственного фактора. Н.И. Вавилов и О.В. Якушкина выяснили, что у персидской пшеницы — *Triticum persicum* доминантный ген черной окраски колоса одновременно вызывает опущение колосковых чешуй.

И.В. Мичурин, не будучи сторонником генетики, разработал целую систему распознавания хозяйственно ценных признаков сортов плодовых по внешним признакам гибридных семян.

Контрольные вопросы

1. Дайте определение аллельного и неаллельного взаимодействия генов. В каких формах они могут проявляться?

2. Что такое эпистаз? Дайте характеристику этому явлению и приведите примеры.
3. Что такое полимерия? Дайте характеристику этому явлению. Покажите на примере окраски зерен у пшеницы расщепление в F_2 в случае полимерии.
4. Покажите соотношение фенотипов при полимерии в случае двух и трех пар полимерных генов.
5. Что такое комплементарное действие генов? Приведите примеры. Как можно объяснить данное явление? Используйте при доказательстве решетку Пеннета.
6. Какие гены называются генами-модификаторами? В чем заключается их действие?
7. Какие гены называются генами-супрессорами? В чем заключается их действие?
8. Что такое плейотропия? Приведите примеры.
9. Какие виды плейотропии вы знаете. Охарактеризуйте их.

Задачи на закономерности наследования при неаллельном взаимодействии генов

Эпистаз

Пример 1.

Скрещивание серых и белых морских свинок дало серое потомство. В потомстве F_2 было получено: 134 серых, 46 черных, 59 белых морских свинок. При анализирующем скрещивании гибридов F_1 с рецессивной формой было получено 80 животных.

Вопросы:

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

Дано:

A – серые

а – черные

В – проявитель

в – супрессор

P: ♀ сер. х ♂ бел.



F₁: серые

F₂: 134 сер.: 46 чер.: 59 бел.

F_a: 80 животных

Найти:

- 1) Количество разных генотипов серых животных в F₂ - ?
- 2) Количество животных с белой окраской в F_a - ?
- 3) Количество полностью гомозиготных животных в F_a - ?
- 4) Количество животных с черной окраской в F_a - ?
- 5) Количество типов гамет у серой свинки F₁ - ?

Решение:

Задача на рецессивный эпистаз, так как расщепление в F₂ равно 9:4:3.

P: ♀ AABV (сер.) х ♂ aавв (бел.)

G: AB ав

F₁: AaBv (серые)

P₂: ♀ AaBv (сер.) х ♂ AaBv (сер.)

F₂:

♀ \ ♂	AB	Av	aB	ав
AB	AABV сер.	AABv сер.	AaBV сер.	AaBv сер.
Av	AABv сер.	AAbb бел.	AaBv сер.	Aaав бел.
aB	AaBV сер.	AaBv сер.	aaBV чер.	aaBv чер.
ав	AaBv сер.	Aaав бел.	aaBv чер.	Aaав бел.

9 серых : 4 белых : 3 черных

P_a: ♀ AaBv (сер.) х ♂ aавв (бел.)

F_a:

♀ ♂	AB	Av	aB	av
av	AaBv сер.	Aaav бел.	aaBv чер.	aaav бел.

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

2) Число животных в F_2 , имеющих белую окраску:

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

Генотип Aaav – 20

40 животных

Генотип aaav – 20

3) Количество животных, полностью гомозиготных, в F_2 :

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

4) Количество животных, имеющих черную окраску:

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

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

Ответ: 1) 4; 2) 40; 3) 20; 4) 20; 5) 4.

Задачи на эпистаз

1. У овса окраска семян наследуется по типу эпистаза. Чёрная окраска семян контролируется доминантным геном А, серая окраска – доминантным геном В. Ген А является эпистатичным по отношению к гену В. Если в зиготе отсутствуют оба доминантных гена – окраска семян будет белой. Скрещивание двух растений, выросших из серых зёрен, дало потомство с серыми и белыми зёрнами в отношении 3:1. Каковы генотипы исходных родительских форм? Самоопыление растения, выросшего из чёрного зерна, дало растения с чёрными, серыми и белыми зёрнами в отношении 12:3:1. Каким будет генотип исходного растения?

2. Наследование окраски плодов тыквы происходит по типу эпистаза. Ген А контролирует жёлтую окраску плодов тыквы, ген а – зелёную окраску. Ген I является ингибитором, в доминантном состоянии подавляет развитие окраски и даёт белую окраску пло-

дов. Ген i не оказывает влияния на развитие окраски плодов тыквы. Скрещивание белоплодного растения тыквы с генотипом $IIAa$ и зеленоплодного растения, дало в F_1 12 растений, а в F_2 – 144 растения. Сколько растений полученных в F_1 имело белую окраску плодов? Сколько разных фенотипов было получено среди растений F_2 ? Сколько растений тыквы в F_2 были с жёлтыми плодами и с зелёными плодами? Определите сколько белоплодных тыкв в F_2 были гомозиготными?

3. У некоторых линий кукурузы окраска зерен наследуется по типу эпистаза. Ген A контролирует развитие пурпурной окраски, ген a – развитие белой окраски. Ген I является ингибитором и подавляет развитие окраски. Ген i не оказывает влияния на проявление окраски. Скрещивание кукурузы, имеющей генотип $IIAa$ с кукурузой, имеющей генотип $iiAa$, дало в F_1 16 растений. Гибриды F_1 самоопылялись и в F_2 получили 196 зерновок. Сколько растений полученных в F_1 имели белую окраску эндосперма? Сколько разных фенотипов было получено среди растений F_2 ? Сколько растений F_2 имели пурпурную окраску зерен и сколько белую окраску? Определите сколько растений F_2 , имеющих белую окраску, давали нерасщепляющееся потомство по этому признаку?

4. Форма лепестков льна наследуется по типу эпистаза. Ген A обуславливает гофрированную форму лепестков, ген a – гладкую форму. Ген-ингибитор I подавляет действие гена A . Ген i не влияет на форму лепестков. Скрещивание растения льна с гладкими лепестками с генотипом $IiAa$ и растения с гофрированными лепестками и генотипом $iiAa$ дало 24 растения. Определите, сколько разных генотипов и фенотипов получится при таком скрещивании? Сколько растений в потомстве будут иметь гофрированные лепестки? Определите, сколько растений с гофрированными лепестками дадут нерасщепляющееся потомство? Определите, сколько растений с гладкими лепестками дадут нерасщепляющееся потомство?

5. Окраска чешуй лука наследуется по типу эпистаза. Доминантный аллель P контролирует развитие пурпурной окраски чешуй лука, рецессивная аллель p определяет развитие белой окраски чешуй. Существует ген-ингибитор I , который при наличии в генотипе, подавляет развитие пурпурной окраски чешуй. Его рецессив-

ный аллель i не оказывает влияния на окраску чешуй лука. Скрещивание чистосортных растений лука с белой окраской чешуй с растениями, имеющими генотип $iipr$, дало в F_1 12 растений. Самоопыление потомков F_1 дало в F_2 160 растений. Сколько разных фенотипов будут иметь растения F_1 ? Определите, сколько растений в F_1 будут иметь белую окраску чешуй? Сколько растений в F_2 будут иметь пурпурную окраску чешуй? Сколько растений F_2 , имеющих пурпурную окраску чешуй, дадут нерасщепляющееся потомство? Сколько растений F_2 , имеющих белую окраску чешуй, дадут нерасщепляющееся потомство?

6. У хлопчатника ген В обуславливает коричневую окраску волокна, ген b – белую. Ген I подавляет проявление коричневой и белой окраски и обуславливает развитие зеленой окраски. Ген i не оказывает влияние на проявление окраски. Определите окраску волокна у растений, имеющих генотипы: а) iBB , б) $IiBb$, в) $Iibb$ г) IBB , д) $iibb$.

7. Определите окраску волокна в следующих скрещиваниях: а) $iBB \times Ibb$, б) $iBb \times iBB$, в) $IiBb \times IiBb$, г) $IiBb \times iibb$.

8. У овса черная окраска семян определяется доминантным геном А, а серая окраска – доминантным геном В. Ген А эпистатичен по отношению к гену В, и последний в его присутствии не проявляется. При отсутствии в зиготе обоих доминантных генов проявляется белая окраска зерновки. При скрещивании двух растений, выросших из серых семян, получили серые и белые зерновки в соотношении 3:1. Определите генотипы родителей.

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

10. У тыквы белая окраска плодов определяется доминантным геном А, а желтая – доминантным В. Ген А эпистатичен по отношению к гену В. Рецессивные аллели этих генов в гомозиготном состоянии дают зеленую окраску плодов. При скрещивании растений, имеющих в генотипе доминантные аллели обоих генов, с растениями, имеющими зеленую окраску плодов, было получено в F_1 24 растения, а в F_2 – 192 растения. Сколько растений F_1 имели белую окраску плодов? Сколько разных фенотипов было в F_2 ?

Сколько разных генотипов было в F_2 ? Сколько растений в F_2 имели белую окраску плодов? Сколько растений в F_2 имели желтую окраску плодов?

11. У тыквы белая окраска плодов определяется доминантным геном А, а желтая – доминантным геном В. Ген А эпистатичен по отношению к гену В. Рецессивные аллели этих генов в гомозиготном состоянии дают зеленую окраску плодов. При скрещивании, растений с белыми плодами, имеющими генотип АаВв, с растениями, имеющими желтую окраску плодов и генотип ааВв, было получено 600 растений. Сколько разных фенотипов будет при таком скрещивании? Сколько разных генотипов будет при таком скрещивании? Сколько растений будут иметь белую окраску плодов? Сколько растений будут иметь желтую окраску плодов? Сколько растений будут иметь зеленую окраску плодов?

12. Окраска зерна у некоторых сортов овса наследуется по типу эпистаза. Ген А – обуславливает черную окраску зерна, а ген В – серую окраску. Ген А эпистатичен по отношению к гену В. При скрещивании растений, имеющих генотип АаВв, с растениями, имеющими генотип аавв, было получено 36 растений в F_1 . Сколько разных фенотипов будет в F_1 ? Сколько разных генотипов будет в F_1 ? Сколько растений будут иметь черную окраску зерна? Сколько растений будут иметь серую окраску зерна? Сколько растений будут иметь белую окраску зерна?

13. Окраска зерна у некоторых сортов овса наследуется по типу эпистаза. Ген А – обуславливает черную окраску зерна, а ген В – серую окраску. Ген А эпистатичен по отношению к гену В. При скрещивании растений, имеющих генотип АаВв, с растениями, имеющими генотип ААВв, было получено 24 растения в F_1 . Сколько разных фенотипов будет в F_1 ? Сколько разных генотипов будет в F_1 ? Сколько растений будут иметь черную окраску зерна? Сколько из них будут давать нерасщепляющееся потомство? Сколько растений будут гетерозиготными по обоим генам?

14. У некоторых сортов ячменя яровость наследуется по типу эпистаза. Ген А – обуславливает яровой тип развития растения, ген а – озимый тип. Ген – ингибитор В подавляет развитие яровости, ген в на проявление признака влияния не оказывает. При

скрещивании сорта, имеющего генотип AABV, с сортом, имеющим генотип aabb, было получено 10 растений F_1 , от самоопыления которых было получено 112 растений F_2 . Сколько растений F_1 имели озимый тип развития? Сколько разных генотипов в F_2 обуславливали озимый тип развития? Сколько разных генотипов в F_2 обуславливали яровой тип развития? Сколько растений в F_2 развивались по озимому типу? Сколько растений в F_2 развивались по яровому типу?

15. У некоторых сортов ячменя яровость наследуется по типу эпистаза. Ген А – обуславливает яровой тип развития раннеспелости, ген а – озимый тип. Ген В – ингибитор подавляет развитие яровости, ген в на проявление типа развития влияния не оказывает. При скрещивании растения F_1 с растением, имеющим генотип AAbb, в F_2 было получено 36 растений. Сколько разных генотипов может быть получено в F_2 ? Сколько разных фенотипов может быть получено в F_2 ? Сколько растений в F_2 будут развиваться по озимому типу развития? Сколько растений в F_2 будут развиваться по яровому типу развития? Сколько растений в F_2 имели яровой тип развития и были гомозиготными по обоим генам?

Полимерия

Пример 2.

Стручок пастушьей сумки может иметь треугольную и округлую форму. Скрещивание гомозиготной формы с треугольным стручком и растения с округлым стручком дало в F_1 растения с треугольным стручком. В F_2 произошло расщепление: 15 растений с треугольными стручками и 1 растение с округлыми стручками. Какие были генотипы у исходных растений? Определите генотипы растений, полученных в F_1 и F_2 .

Решение:

Расщепление 15:1 может быть в случае 16 комбинаций гамет. Следовательно, можно сделать вывод, что растения, полученные в F_1 , являются дигетерозиготными. Генотип этих растений можно записать в виде $A_1A_1A_2a_2$. Растения F_1 могут быть получены при скрещивании гомозиготных растений $A_1A_1A_2A_2 \times a_1a_1a_2a_2$. 1/16 часть полученных растений представляет собой двойной рецессив

$a_1a_1a_2a_2$. Такое характер расщепления можно наблюдать при простой полимерии, то есть когда число доминантных аллелей не влияет на степень выраженности признака.

Ответ. Признак формы стручка пастушьей сумки контролируется 2 генами, взаимодействующими по типу простой полимерии. Генотипы родителей: $A_1A_1A_2A_2$, $a_1a_1a_2a_2$, F_1 : $A_1a_1A_2a_2$, F_2 : $15(9A_1_A_2_ + 3A_1_a_2a_2 + 3a_1a_1A_2_) : 1a_1a_1a_2a_2$.

Задачи на полимерию

6. Красная окраска зерна некоторых сортов пшеницы контролируется двумя парами полимерных доминантных генов, которые в гомозиготном состоянии ($A_1A_1A_2A_2$) дают темно-красную окраску зерен. Один доминантный ген (A_1 или A_2) обуславливает бледно-красную, три доминантных гена – красную окраску зерен. Скрещивали растение пшеницы с темно-красной окраской зерен с гибридом, полученным в F_1 , имеющим светло-красную окраску зерен и получили 40 растений F_2 . Определите, сколько разных генотипов получится от такого скрещивания? Сколько разных фенотипов будет среди растений, полученные в F_2 ? Определите, сколько растений будут иметь темно-красную и красную окраску зерен? Определите, сколько растений при самоопылении будут давать в потомство только с темно-красной окраской зерен?

7. У пшеницы яровость контролируется двумя доминантными полимерными генами A_1 и A_2 , а озимость – их рецессивными аллелями a_1 и a_2 . Наибольшая яровость будет проявляется у растений с генотипом $A_1A_1A_2A_2$. Наибольшая озимость будет проявляться при сочетании генов $a_1a_1a_2a_2$. Сколько доминантных генов в генотипе будет у растения, если при его самоопылении в потомстве на 3 яровые формы было получено 1 озимая?

8. Высота растений пшеницы обусловлена тремя парами рецессивных полимерных генов карликовости. Допустим, что каждый из этих генов имеет одинаковое количественное значение в определении длины соломины и все они имеют кумулятивный эффект. Присутствие в генотипе 3 пар генов карликовости ($l_1l_1l_2l_2l_3l_3$) дает растения с высотой 18 см. При наличии в генотипе всех генов в доминантном состоянии, растения имели высоту 120 см. Для про-

изводства наиболее ценными будут растения с длиной соломины 60-70 см. При скрещивании растений, полученных в F_1 с генотип $L_1l_1L_2l_2L_3l_3$ с растениями, имеющими все три пары генов в рецессивном состоянии получили в F_2 40 растений. Какую высоту имели растения, полученные в F_1 ? Определите сколько разных фенотипов было получено среди растений F_2 ? Определите, сколько растений будут иметь высоту 18 см? Определите, сколько растений будут иметь высоту в пределах 60-70 см? Определите, сколько растений F_2 будут иметь только нерасщепляющееся потомство?

9. Допустим, что цвет кожи у человека контролируется двумя парами полимерных генов. Чёрная окраска кожи определяется двумя парами доминантных генов, а белая окраска – двумя парами рецессивных генов. Наличие в генотипе 3 доминантных генов дает тёмную окраску кожи, 2 доминантных генов – смуглую окраску и 1 доминантного гена – светлую окраску кожи. От брака смуглой девушки с генотипом $A_1a_1A_2a_2$ и белокожего юноши было получено 8 детей. Определите, сколько рецессивных генов содержится в генотипе юноши? Сколько разных фенотипов было получено при этом браке? Определите, сколько детей будут иметь смуглую окраску кожи и сколько светлую? Сколько детей от брака светлокожих родителей дадут нерасщепляющееся потомство?

10. У некоторых сортов пшеницы красная окраска зерна контролируется двумя парами полимерных доминантных генов. Два доминантных неаллельных гена в гомозиготном ($A_1A_1A_2A_2$) состоянии определяют тёмно-красную окраску зерна, один доминантный ген (A_1 или A_2) – бледно-красную, два – светло-красную, а три – красную окраску зерна. Какие типы гамет образуют растения, имеющие генотипы: а) $A_1A_1A_2A_2$; б) $A_1a_1A_2A_2$; в) $a_1a_1A_2A_2$; г) $A_1a_1a_2A_2$; д) $A_1A_1a_2a_2$; е) $A_1a_1a_2a_2$; ж) $a_1a_1a_2a_2$; з) $a_1A_1a_2a_2$; и) $A_1a_1a_2a_2$; к) $A_1a_1A_2a_2$.

11. Определить окраску зерна у растений, полученных в результате следующих скрещиваний: а) $A_1a_1A_2A_2$ х $a_1a_1A_2a_2$; б) $A_1a_1A_2a_2$ х $a_1a_1a_2a_2$; в) $A_1A_1a_2a_2$ х $A_1a_1a_2a_2$; г) $A_1a_1a_2a_2$ х $A_1a_1A_2A_2$.

12. У пшеницы яровость контролируется двумя доминантными полимерными генами A_1 и A_2 : а озимость – рецессивными аллелями a_1 и a_2 . В наибольшей степени яровость проявляется в ге-

нотипах $A_1A_1A_2A_2$, а озимость – при сочетании генов $a_1a_1a_2a_2$. Определить генотипы и фенотипы гибридных растений в следующих скрещиваниях: а) $A_1A_1A_2A_2 \times a_1a_1a_2a_2$; б) $A_1A_1a_2a_2 \times a_1a_1a_2a_2$; в) $A_1a_1a_2a_2 \times a_1a_1A_2a_2$.

13. У льна-долгунца высота растений обусловлена взаимодействием 2-х пар полимерных генов, каждый из которых носит количественный кумулятивный характер. Высота растений при наличии 2 пар рецессивных генов карликовости равна 72 см, при наличии 2 пар доминантных генов – 144 см. При скрещивании растений, имеющих генотип $A_1A_1a_2a_2$, с растением, имеющим генотип $a_1a_1A_2A_2$, было получено 10 растений F_1 , от самоопыления которых было получено 192 растения в F_2 ? Какую высоту имели материнские растения в первом скрещивании? Какую высоту имели растения F_1 ? Сколько растений F_2 имели такую же высоту, как растения F_1 ? Сколько растений F_2 имели высоту 144 см? Сколько растений F_2 имели высоту 72 см?

14. В результате исследования одного вида ржи у него была обнаружена сильная изменчивость по опушенности стебля (от 60 волосков на 1 см до полного отсутствия опушения). Предположили, что эта изменчивость обусловлена тремя парами полимерных генов с кумулятивным действием. При скрещивании растений с опушенностью 60 волосков на 1 см с неопушенным растением было получено 17 растений F_1 от самоопыления которых было получено 64 растения F_2 . Какова была опушенность растений F_1 ? Сколько фенотипов будет в F_2 ? Сколько растений F_2 будет иметь такую же опушенность, как и F_1 ? Сколько растений F_2 будет иметь более сильную опушенность, чем F_1 ? Сколько растений F_2 будут неопушенными?

15. У кур оперенность ног детерминируется двумя парами полимерных некумулятивных генов. Если хотя бы один из них будет находиться в доминантном состоянии, куры будут иметь оперенные ноги. Если все гены рецессивные, то ноги будут неоперенными. Скрещивали куриц, имеющих неоперенные ноги, с петухами, имеющими оперенные ноги и все гены в доминантном состоянии. В F_1 получили 120, в F_2 – 128 птиц. Сколько разных типов гамет может образовать петух F_1 ? Сколько птиц F_1 могли иметь оперен-

ные ноги? Сколько птиц F_2 могли иметь оперенные ноги и давать нерасщепляющееся потомство? Сколько птиц F_2 могли иметь неоперенные ноги? Сколько птиц F_2 могли иметь оперенные ноги и быть двойными гетерозиготами?

16. У пшеницы высота растений обусловлена 3 парами рецессивных полимерных генов карликовости. Предположим, что каждый из них имеет одинаковое количественное значение в определении длины соломины, и все они имеют кумулятивный эффект. При наличии трех пар генов карликовости (генотип $a_1a_1a_2a_2a_3a_3$) растения имеют высоту 18 см, а при наличии всех трех пар генов в доминантном состоянии высота растений будет 120 см. Растения F_1 , имеющие генотип $A_1a_1A_2a_2A_3a_3$ скрещивали с растениями, имеющими все три пары генов в рецессивном состоянии. Было получено 40 растений F_a . Какую высоту имели растения F_1 ? Сколько разных фенотипов было в F_a ? Сколько растений F_a будут иметь высоту 18 см? Сколько растений F_a будут иметь высоту в пределах 60-70 см? Сколько растений F_a будут давать при самоопылении нерасщепляющееся потомство?

Комплементарное действие генов

Пример 3.

Скрещивали безалкалоидные формы узколистного люпина и получили в F_1 все растения алкалоидной формы. В F_2 произошло расщепление в соотношении 530 алкалоидных и 430 безалкалоидных. Определите, как наследуется признак алкалоидности? Какими будут генотипы исходных растений, а также гибридов F_1 и F_2 ?

Решение:

В F_1 наблюдается единообразие гибридов, которое говорит о том, что родительские растения были гомозиготными. У растений, полученных в F_1 , наблюдается новое проявление признака, поэтому можно сделать вывод, что признак контролируется, вероятнее всего, не одной парой аллельных генов. В F_2 получено 2 фенотипических класса, но наследование алкалоидности не моногенное (соотношение фенотипов 3:1 не наблюдается). Предположим, что наследование признака дигенное и найдем количество растений

для одного возможного сочетания гамет в этом расщеплении: $960 : 16 = 60$.

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

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

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

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

Схема скрещивания:

$P: AAbb \times aaBB$

безалк. безалк;

$F_1: AaBb$

алкалоид.

$F_2: 9 A-B-$ алкалоид.

3 $aaB-$

3 $A-bb$

1 $aabb$

} безалкалоид.

Ответ. Признак алкалоидности наследуется по типу комплементарного взаимодействия генов с расщеплением $9:7$. Генотипы исходных форм: $AAbb$, $aaBB$, $F_1: AaBb$, в F_2 – 9 генотипов, которые дают 2 фенотипических класса: $9(A-B-)$ – алкалоидные растения и 7 ($3aaB-$, $3A-bb$, $1aabb$) – безалкалоидные растения.

Задачи на комплементарное действие генов

10. Дисковидная форма плодов тыквы находится под контролем двух взаимодействующих доминантных генов А и В. Когда в генотипе присутствует только один из этих генов, растения имеют сферическую форму плодов. Если в генотипе сочетаются рецессивные аллели обоих генов, тогда растения будут иметь удлиненную форму плодов. При скрещивании дигетерозиготного растения с дисковидной формой плодов и растения с удлиненной формой плодов получили потомство. Определить генотип и фенотип полученного потомства.

11. Наследование окраски венчика у льна происходит по типу комплементарного взаимодействия генов. Доминантная аллель А контролирует развитие окрашивания венчика, а его рецессивная аллель а – отсутствие окрашивания венчика, аллель В – голубой венчик, в – розовый венчик. Скрестили растения льна с генотипом ААВВ, имеющим голубой венчик с растением, имеющим генотипом аавв и белый венчик. В F₁ было получено 15 растений, в F₂ – 32 растения. Определите, какое количество растений, полученных в F₁, были с голубой окраской венчика? Определите, сколько разных генотипов может обусловить голубую окраску венчика у льна? Определите, сколько разных фенотипов было получено в F₂? Определите, какое количество растений, полученных в F₂, имели розовую окраску венчика? Определите, какое количество растений, полученных в F₂, были с белой окраской венчика?

12. У ячменя образование хлорофилла, происходит под контролем комплементарных доминантных генов А и В. В том случае, если в генотипе ячменя содержится только ген А или оба гена присутствуют в рецессивном состоянии, тогда растения будут белыми. Если же в генотипе будет содержаться доминантный ген В во взаимодействии с рецессивными генами аа, тогда растения будут жёлтыми. Зелёные гетерозиготные растения скрещивались между собой. В результате этого скрещивания в потомстве получили 16 растений. Определите количество полученных в потомстве растений имевших белую окраску? Какое количество растений были с жёлтой окраской? Определите, сколько из полученных зелёных растений будут гетерозиготными по обоим генам? Какое количество

растений из 24, полученных от скрещивания гетерозиготных зелёных растений с зелёными гомозиготными, будут зелёными? Сколько из них будут гомозиготными?

13. Окраска цветков люцерны зависит от взаимодействия двух пар комплементарных доминантных генов А и В. Скрещивание гомозиготных пурпурноцветковых и жёлтоцветковых растений дало в F_1 20 зелёноцветковых растений. Во втором поколении всего было получено 192 растения. Из них 12 растений имели белые цветки. Сколько разных фенотипов было получено в F_1 ? Сколько разных фенотипов будет в F_2 ? Какое количество зелёноцветковых растений в F_2 будут иметь доминантный гомозиготный генотип? Какое количество жёлтоцветковых растений в F_2 будут иметь гомозиготный генотип? Сколько пурпурноцветковых растений в F_2 будут гетерозиготными по одному гену?

14. У баклажанов фиолетовая окраска плодов обуславливается комплементарным воздействием двух пар генов А и В. При отсутствии в генотипе одного из них или если оба гена в рецессивном состоянии растения имеют белые плоды. При скрещивании двух растений с белыми плодами выросли гибриды первого поколения с окрашенными плодами, а в F_2 получили 900 растений с фиолетовыми плодами и 700 с белыми. Определить тип взаимодействия генов.

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

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

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

18. У растений клевера содержание цианида контролируется комплементарными генами А и В, находящимися в доминантном состоянии. При скрещивании растений F_1 , имеющих генотип АаВв, с растениями, имеющими генотип аавв, было получено 200 растений. Сколько различных фенотипов будет при таком скрещивании? Сколько различных генотипов будет при таком скрещивании? Сколько растений в F_1 будут содержать цианид? Сколько растений в F_1 не будут содержать цианид? Сколько растений, не содержащих цианид, в F_1 будут двойными гетерозиготами?

19. У баклажанов синяя окраска плодов обуславливается комплементарным взаимодействием двух пар генов А и В. При скрещивании растений, имеющих генотип АаВв, с растениями, имеющими генотип ааВВ, было получено 480 растений в F_2 . Сколько различных генотипов будет при таком скрещивании? Сколько различных генотипов будет у растений, имеющих синие плоды? Сколько растений в F_2 будет с синими плодами? Сколько различных генотипов будет у растений, имеющих белые плоды? Сколько растений в F_2 будет с белыми плодами?

20. У тыквы дисковидная форма плода определяется взаимодействием двух доминантных генов А и В. При отсутствии в генотипе любого из них плоды имеют сферическую форму. Сочетание рецессивных генов дает удлиненную форму плодов. Определить форму плодов у растений с генотипами: а) ААВВ; б) ААвв; в) ааВВ; г) АаВВ; д) ааВв; е) аавв.

21. Определить генотип и фенотип потомства в скрещиваниях: а) ААВВ х аавв; б) АаВВ х ААВВ; в) ААвв х ааВВ; г) АаВв х аавв; д) АаВв х АаВв.

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

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

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

25. Зелёная окраска листьев растений ячменя контролируется наличием доминантных генов А и В. Наличие гена А или рецессивное состояние обоих генов обуславливает белую окраску листьев. Доминантный ген В в сочетании с рецессивными генами аа обеспечивает жёлтую окраску. От скрещивания растений с генотипом АаВв между собой было получено 32 потомка. Сколько растений в потомстве имели белую окраску? Сколько белых растений были гомозиготными по обоим генам? Сколько растений имели жёлтую окраску? Сколько растений имели зелёную окраску? Сколько зелёных растений было гетерозиготными по обоим признакам?

26. У кукурузы окраска алейронового слоя в зерновке обусловлена комплементарным взаимодействием генов А и В, которые в доминантном состоянии обуславливают развитие окрашенного алейрона, а в рецессивном – неокрашенного. При скрещивании линии кукурузы с окрашенным алейроном с линией, имеющей неокрашенный алейрон, в F_1 получено 12 растений, а в F_2 – 114. Сколько растений F_1 имели окрашенный алейрон? Сколько растений F_2 имеют неокрашенный алейрон? Сколько гомозиготных растений в F_2 имеют неокрашенный алейрон? Сколько разных генотипов образуется в F_2 ? Сколько растений, имеющих окрашенный алейрон, будут двойными гомозиготами?

Вопросы для промежуточного контроля

1). Как называется процесс естественного или искусственного соединения двух генетически разнородных гамет при оплодотворении?

2) Как называется совокупность генов, которыми обладает организм?

3) Что такое фенотип?

4) Как называется скрещивание организмов, отличающихся по одной паре альтернативных признаков?

5) Как называется скрещивание организмов, отличающихся по двум парам альтернативных признаков?

6) Как называется первый закон Г. Менделя?

7) Как называется второй закон Г. Менделя?

8) Как называется третий закон Г. Менделя?

9) Как называется явление несмешивания аллелей каждой пары альтернативных признаков в гаметах гибридного организма?

10) Каким законом Г. Менделя является следующая формулировка: «При моногибридном скрещивании все гибриды F_1 оказываются с доминирующим признаком, а рецессивный признак находится в скрытом состоянии»?

11) Каким законом Г. Менделя является следующая формулировка: «Гибриды по двум различающимся признакам образуют семена, из которых половина дает вновь гибридную форму, тогда как другая дает растения, которые остаются константными и в равных долях содержат доминирующий и рецессивный признаки»?

12) Как называются константные формы, не дающие расщепления в последующих поколениях?

13) Какие формы называются гетерозиготными?

14) Что означает термин «доминантный»?

- 15) Что означает термин «рецессивный»?
- 16) Как называются парные гены?
- 17) Что такое локус?
- 18) Какое расщепление следует ожидать по генотипу в F_2 при моногибридном скрещивании?
- 19) Какое расщепление будет по фенотипу в F_2 при моногибридном скрещивании?
- 20) В чем отличие дигибридного скрещивания от моногибридного?
- 21) Какое расщепление следует ожидать в F_2 по фенотипу при дигибридном скрещивании?
- 22) Сколько типов гамет может образовать дигетерозигота АаВв?
- 23) Назовите типы взаимодействия между аллельными генами.
- 24) Какие известны взаимодействия между неаллельными генами?
- 25) Что наблюдается при неполном доминировании?
- 26) Какое ожидается расщепление по фенотипу в F_2 при неполном доминировании?
- 27) Какое ожидается расщепление по генотипу в F_2 при неполном доминировании?
- 28) Какое следует ожидать потомство от скрещивания растений ночной красавицы с генотипами АА (красные цветки) и аа (белые цветки), если известно, что наследование идет по типу неполного доминирования?
- 29) Как называется доминирование между неаллельными генами?
- 30) Каким будет расщепление по фенотипу при скрещивании растений тыквы, имеющих следующие генотипы: АаВв х АаВв, учитывая, что наследование идет по типу эпистаза?

31) Как называется явление, при котором неаллельные гены действуют однозначно на развитие одного и того же признака?

32) Какое следует ожидать расщепление по фенотипу в F_2 при полимерии?

33) Известно, что окраска зерен пшеницы наследуется по типу полимерии. Объясните, чем определяется интенсивность окраски зерен.

34) Как называется контролирование несколькими неаллельными доминантными генами одного и того же признака?

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

36) В чем суть модифицирующего влияния генов?

37) Действие генов-модификаторов. Примеры.

38) Действие генов-супрессоров. В чем заключается их действие?

39) Что такое плейотропия? Приведите примеры.

40) Виды плейотропии. Охарактеризуйте их.

41) Что такое комплементарное действие генов? Приведите примеры.

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 180^0 .

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

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

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

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

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

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

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 гаметита 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 разнотипные 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 гаметита 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 (х) – исходный хромосомный набор, благодаря умножению которого образуется полиплоидный ряд.

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

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

Панмиксия – случайное скрещивание без отбора в популяции.

Партеногенез – развитие зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки.

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

Плазматены – наследственные факторы, локализованные в цитоплазме.

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.

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

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

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

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

Прокариоты – организмы, не имеющие обособленных клеточных ядер.

Промотор – регуляторный участок молекулы ДНК, определяющий «рамку считывания», с которым связывается РНК-полимераза, чтобы начать синтез 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 не-гомологичной 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 – внутрихромосомна (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 (гипостатического) гена.

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

Эуплоид – организм с числом хромосом, кратным основному числу.

Яйцеклетка – женская половая клетка.

Литература

1. Барабанова, Л.В. Практикум по генетическому анализу у дрозофилы. Учебно-методическое пособие / Л.В. Барабанова. – СПб: Эко-Вектор, 2018. – 66 с.
2. Генетика. Учеб. для вузов. / под ред. Академика РАСХН А.А. Жученко.- М.: КолосС, 2005. – 479 с.
3. Грязева, В.И. Лесная селекция: учебное пособие / В.И. Грязева. - Пенза: ПГАУ, 2016. - 153 с.
4. 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.
5. Глазко В.И. Словарь терминов / В.И. Глазко, Г.В. Глазко. – М.: Академкнига; Медкнига, 2008. – Т. 1. – 671 с.; Т.2. – 579 с.
6. Грязева, В.И. Лесная генетика: методические указания / В.И. Грязева. - Пенза: ПГАУ, 2017. - 91 с.
7. Ефремова В.В. Генетика: учебник для сельскохозяйственных вузов / В.В. Ефремова, Ю.Т. Аистова. – Ростов-на-Дону: Феникс, 2010. – С. 139. – 248 с.
8. Жимулёв, И.Ф. Общая и молекулярная генетика: учеб. пособие для вузов / И.Ф. Жимулёв. – Новосибирск: Сибирское унив. изд-во, 2017. – 480 с.
9. Инге-Вечтомов, С.Г. Генетика с основами селекции / Инге-Вечтомов С.Г. – СПб.: Изд-во Н-Л, 2010. – 718 с.
10. Исаков, И.Ю. Биотехнология в лесном хозяйстве: учеб. пособие / И.Ю. Исаков, А.И. Сиволапов, М.Ю. Нечаева. - Воронеж: ВГЛТУ, 2017. - 208 с.
11. Исаков, И.Ю. Научные основы селекции и семеноводства: учеб. пособие / И.Ю. Исаков, А.И. Сиволапов. - Воронеж: ВГЛТУ, 2015. - 111 с. // ЭБС Лань. - URL: <https://e.lanbook.com/book/64154>

12. Кильчевский, А.В. Генетические основы селекции растений. Частная генетика растений. Том 2: монография / А.В. Кильчевский, Л.В. Хотылева, В.А. Ленеш и др. – Минск: Белорусская наука, 2013. – 579 с.
13. Клаг У. Основы генетики / У. Клаг, М. Каммингс. – М.: Техносфера, 2007. – 895 с.
14. Коряков Д.Е. Хромосомы. Структура и функции / Д.Е. Коряков, Жимулев И.Ф. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. – С. 12. – 258 с.
15. Кошеляев В.В. Генетика: учеб. Пос. для спец. 250201 – Лесное хозяйство / В.В. Кошеляев, В.И. Грязева. – Пенза: РИО ПГСХА, 2009. – 23с.
16. 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.
17. Лаур, Н.В. Лесной генетико-селекционный комплекс: учебное пособие / Н.В. Лаур, В.А. Брынцев, А.П. Царев. - Москва: МГТУ им. Н.Э. Баумана, 2013. - 114 с.
18. Льюин, Б. Гены: учебник / под ред. Д.В. Ребрикова. - Москва: Бином. Лаборатория знаний, 2012. - 896 с.
19. Никольский, В.И. Генетика: учеб. пособие. - Москва: изд. центр «Академия», 2010. – 248 с.
20. Островская, Р.М. Генетика: учебное пособие / Р.М. Островская, В.И. Чемерилова. – Иркутск: Изд-во ИГУ, 2012. – 247 с.
21. Погиба С.П. Генетика: учеб. пособие / С.П. Погиба, Г.А. Курносова, Е.В. Казанцева. – М.: Изд-во Московского гос. Ун-та леса, 2002. – 136с.
22. Пухальский, В.А. Введение в генетику: учеб. пособие. - М.: НИЦ ИНФРА-М, 2014. - 224 с. – Режим доступа: <http://znanium.com/bookread2.php?book=419161>.

23. 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.
24. Цильке Р.А. Прикладная генетика: курс лекций /Р.А. Цильке. Новосиб. гос. аграр. ун-т. – Новосибирск, 2006. –390 с.
25. Цитология и цитогенетика растений / В.А Пухальский, В.Н. Юрцев, А.А. Соловьев. – М.: МСХА, 2004. – 179 с.
26. 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».
27. 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 978-5-905201-83-7

