

**ФГБОУ ВО НОВОСИБИРСКИЙ ГАУ**

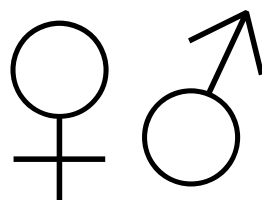
**АГРОНОМИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ**

Кафедра селекции, генетики и лесоводства

**ГЕНЕТИКА**

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ**

Методические указания  
для практических занятий и самостоятельной работы



Новосибирск 2015

УДК 630\*165.3 : 575 (075)

ББК 28.54, я 73

Кафедра селекции, генетики и лесоводства

*Составитель:* к.с.-х.н., доцент *И.В. Кондратьева*

*Рецензент:* д-р биол. наук, проф. *М.Л. Кочнева*

Генетика. Закономерности наследования признаков: метод. указания для практических занятий и самостоятельной работы /составитель: И.В. ондратьева / Новосибир. гос. аграр. ун-т. – Новосибирск, 2015. – 64 с.

Предназначено для подготовки студентов, обучающихся по направлению подготовки 35.03.04 Агрономия, 35.03.03 Агрохимия и агропочвоведение, 35.03.01 Лесное дело.

Утверждены и рекомендованы к изданию учебно-методическим советом агрономического факультета (протокол № 13 от 25.12. 2015 г.).

© ФГБОУ ВО НОВОСИБИРСКИЙ ГАУ, 2015

## ВВЕДЕНИЕ

Открытие Менделем основных закономерностей наследования признаков послужило основой для развития современной генетики.

Закономерности наследования признаков сформулированы Менделем благодаря четко разработанной методологии постановки опыта и удачно выбранного объекта эксперимента — гороха.

Благодаря совершенно новому подходу в объяснении механизма наследования признаков, высказанная идея о существовании наследственных факторов и рассмотрение их поведения при формировании гамет и оплодотворении позволили объяснить наблюдаемые многими исследователями явления доминирования и расщепления.

Универсальность законов Менделя была подтверждена для всех организмов, размножающихся половым путем, после вторичного открытия законов Менделя.

Гибридологический метод, разработанный Г. Менделем, положен в основу генетического анализа любого организма, помогающего понять суть генетических процессов и явлений.

Проведение скрещивания, анализ полученного потомства и проверка соответствия фактических данных модельной гипотезе расщепления позволяет установить характер наследования признаков и определить количество генов, контролирующих признак.

Предложенные задания, приведенные примеры решения задач позволят лучше овладеть основным методом генетического анализа: гибридологическим методом и освоить менделизм.

# 1. ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ.

## МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ

Изучение наследования тех или иных признаков проводится путем гибридологического анализа, то есть скрещивания различающихся по соответствующим признакам животных и растений и изучения затем их потомства. Гибридологический метод изучения наследственности, впервые разработанный Г. Менделем в 1865 г., позволил установить основные закономерности наследования признаков.

Особенности *гибридологического метода* заключаются в следующем:

1. Скрещиваемые организмы должны принадлежать к одному виду.
2. В скрещивание вовлекаются две исходные формы, отличающиеся друг от друга по одному или нескольким контрастно, альтернативно проявляющимся признакам.
3. В каждом поколении ведется учёт отдельно по каждой такой паре альтернативных признаков, без учета других различий между скрещиваемыми формами.
4. Изучаемые признаки должны быть константны, то есть воспроизводиться из поколения в поколение при скрещивании в пределах линии (родительской формы).
5. Количественный учет гибридного потомства, различающегося по отдельным парам альтернативных признаков, в ряду последовательных поколений. Индивидуальный анализ потомства от каждого гибридного растения в ряду поколений.

*Моногибридным* называют скрещивание, в котором родительские формы различаются по одной паре альтернативных, контрастных признаков, например, по окраске цветов: материнское растение имеет пурпурные цветки, а

отцовское — белое. В моногибридном скрещивании у особей учитывается **наследование одной пары аллельных генов**.

При опылении гороха с красными цветками пыльцой, взятой с растений гороха с белыми цветками все гибриды первого поколения ( $F_1$ ) имели красную окраску цветков — проявляется только один признак из пары альтернативных признаков. Признаки, проявляющиеся у гибридов  $F_1$ , Мендель назвал **доминантными**, подавляемые — **рецессивными**. Точно такие же результаты были получены при обратном скрещивании.

В результате этих скрещиваний Мендель установил **правило доминирования, или единообразия гибридов первого поколения**. Данная закономерность наследования получила название **первого закона Менделя**, согласно которому все гибриды первого поколения фенотипически и генотипически одинаковы. Явление доминирования оказалось универсальным для растений, животных и человека.

При скрещивании гибридов первого поколения между собой во втором поколении появляются растения с признаками обоих родителей, как с доминантными, так и с рецессивными, находящимися в определенном цифровом соотношении:  $\frac{3}{4}$  с доминантным и  $\frac{1}{4}$  с рецессивным признаком. Наблюдавшаяся Менделем закономерность наследования получила название расщепления или **второго закона Менделя — закона расщепления**.

Для объяснения закономерностей проявления и расщепления признаков у гибридов  $F_2$  Мендель предложил **гипотезу чистоты гамет**, согласно которой доминантный и рецессивный аллели в гетерозиготном генотипе  $F_1$  ( $Aa$ ) не сливаются, а образуют два типа гамет в равном соотношении:  $\frac{1}{2} A$  и  $\frac{1}{2} a$ .

**Цитогенетические основы** наследования признаков при моногибридном скрещивании заключаются в том, что гены одной аллельной пары расположены (локализованы) в одной паре гомологичных хромосом. Уменьшение числа аллелей в два раза при гаметогенезе, расщепление

аллельной пары обусловлено расхождением (расщеплением) пары гомологичных хромосом в анафазе I мейоза к разным полюсам. Образуются гаметы (гаплоидные клетки), половина которых получает один аллель, а половина другой. При слиянии гамет в зиготе восстанавливается диплоидный набор хромосом.

### **1.1. Анализ расщепления гибридов F<sub>2</sub>**

#### **Задание**

1. Определить фактическое расщепление по окраске и форме семени гибридов F<sub>2</sub> в заданном образце гороха и отклонение фактических результатов от теоретически ожидаемых.
2. Дать статистическую оценку полученных результатов, то есть рассчитать  $\chi^2$  (хи-квадрат) по обоим парам признаков.
3. Такие же расчеты (п. 1,2) сделать по результатам всей подгруппы.

#### **Пояснение к заданию**

Каждый студент получает планшет (образец) с семенами гороха второго поколения и проводит анализ по окраске и форме семени. Анализ проводится по каждой паре признаков в отдельности. Известно, что желтая окраска семян у гороха доминирует над зеленой, а гладкая форма — над морщинистой (за морщинистые принимаются семена с глубокими вмятинами, семена с легкой сеточкой морщин следует относить к категории «гладкие»).

Для примера проанализируем один из образцов (эти данные в табл. 1 не заносить).

## **Расчет фактического расщепления по фенотипу**

Необходимо подсчитать общее количество семян в образце и отдельно количество семян желтых и зеленых.

Допустим, что всего в образце оказалось 82 зерна, из них желтых — 60, зеленых — 22. Так как теоретически ожидаемое расщепление по фенотипу 3 : 1, то количество семян с рецессивным признаком (зеленые) принимаем за единицу. Чтобы узнать, сколько единиц составляют особи с доминантным признаком (желтые), надо количество семян желтой окраски разделить на количество семян с зеленой окраской, то есть в нашем примере  $60 : 22 = 2,72$  (делить до сотых долей).

Значит, фактическое расщепление по окраске семени в данном образце составляет  $2,72 : 1$ .

## **Расчеты теоретически ожидаемого количества семян**

Теоретически ожидаемое соотношение фенотипов в моногибридном скрещивании при полном доминировании составляет 3 : 1.

Все полученное потомство составляет 4 единицы (3+1). Таким образом, 82 семени образца составляют 4 единицы. Необходимо определить число семян, приходящихся на одну единицу расщепления ( $\frac{1}{4}$ ), для чего  $82 : 4 = 20,5$ . В формуле 3 : 1 — единицу составляют особи с рецессивным признаком, поэтому полученное значение 20,5 и есть теоретически ожидаемое количество семян с зеленой окраской. Для простоты расчетов дробные числа будем округлять до целых, поэтому примем, что теоретически ожидаемое количество зеленых семян 20. Теоретически ожидаемое количество семян с доминантным признаком (желтые) находится путем вычитания из общего количества семян числа семян с рецессивным признаком:  $82 - 20 = 62$ .

Таблица 1 - Анализ F<sub>2</sub> моногибридного скрещивания

№ п/п	Количество семян			Фактическое расщепление по окраске семени	Теоретически ожидаемое количество семян		Отклонение от теоретически ожидаемого		Количество семян		Фактическое расщепление по форме семени	Отклонение от теоретически ожидаемого	
	всего	желтых	зеленых		доминантов	рецессивов	желтых	зеленых	гладких	морщинистых		гладких	морщинистых
1	82	60	22	2,72:1	62	20	-2	+2	65	17	3,82 : 1	+3	-3
По подгруппе													

Примечание. Подчеркните в таблице свой образец

## **Отклонение фактических результатов от теоретически ожидаемых**

Сравнивая фактически полученные значения (60 желтых и 22 зеленых) и теоретически рассчитанные (62 желтых и 20 зеленых), видно, что данные значения не совпадают, наблюдается отклонение фактически полученных данных от теоретически ожидаемых. Ожидали получить семян с желтой окраской 62 шт., а получили 60. Отклонение фактических результатов от теоретически ожидаемых рассчитывается по разнице этих показателей. Так, отклонение по доминантному признаку (желтые семена) будет равно  $-2$  ( $60 - 62 = -2$ ), фактически желтых семян получили меньше, чем ожидали. Отклонение по рецессивному признаку (зеленые семена) составляет  $+2$  ( $22 - 20 = +2$ ), то есть фактически получили зеленых семян больше, чем ожидали.

Таким же образом рассчитываются показатели по другой паре признаков — форме семени: семена гладкие и морщинистые.

Все полученные значения заносятся в таблицу 1, которую каждый студент чертит себе в тетрадь. После записи своего образца в таблицу заносятся данные по всем образцам, и рассчитываются показатели по подгруппе.

### **Статистическая оценка полученных результатов**

Для определения соответствия фактических данных теоретически ожидаемым необходимо провести статистическую оценку результатов. Каждый студент оценивает свои данные по каждой паре признаков и данные подгруппы.

В эксперименте фактически полученные данные не всегда совпадают с теоретически ожидаемыми, определяемыми по какой-либо гипотезе.

Явление расщепления основывается на теории вероятности и случайном расхождении хромосом в мейозе, случайном образовании различных типов гамет, равновероятном соединении гамет при оплодотворении. Поэтому

отклонения между фактическими и теоретически рассчитанными данными могут быть следствием вероятностного характера расщепления и иметь случайный характер.

Отклонения могут быть и следствием ошибок, неопытности экспериментатора (неумения различать фенотипы, неправильной постановки опыта, небрежности в записи результатов и т.д.).

Для проверки соответствия опытного и теоретически рассчитанного расщепления применяют статистический метод — критерий значимости хи-квадрат ( $\chi^2$ ). Статистический метод позволяет объективно оценить значимость отклонения от теоретически ожидаемого результата и выяснить насколько полученный результат соответствует проверяемой гипотезе (нулевой гипотезе.  $H_0$ ).

Нулевая гипотеза предполагает соответствие между опытными и теоретически рассчитанными данными.

Величину  $\chi^2$  вычисляют по формуле:

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

где  $\sum$  — сумма результатов по всем классам, наблюдаемым в эксперименте;

O — наблюдаемые результаты, фактические;

E — ожидаемые результаты, рассчитанные в соответствии с нулевой гипотезой.

Рассчитаем  $\chi^2$  для рассматриваемого расщепления по признаку окраска семян. Расчеты с помощью этого метода производят следующим образом. Составляем таблицу по классам расщепления на основании опытных числовых данных (табл. 2).

Исходя из общего объема выборки, вычисляются теоретически ожидаемые величины (E) для каждого класса соответственно предполагаемой формуле расщепления (1 : 1, 3 : 1, 9 : 3 : 3 : 1 и т. д.).

Таблица 2

Статистический анализ расщепления гибридов гороха в F<sub>2</sub> по окраске семян методом  $\chi^2$  (хи-квадрат)

Показатели	Фенотипы		Сумма
	желтые	зеленые	
Наблюдаемое (O)	60	22	82
Ожидаемое (E)	62	20	82
O - E	- 2	+2	0
(O - E) <sup>2</sup>	4	4	
$\frac{(O - E)^2}{E}$	$\frac{4}{62} = 0,06$	$\frac{4}{20} = 0,2$	0,26

Далее определяем отклонение полученных данных от теоретически ожидаемых (O – E) для каждого класса расщепления, которое затем возводят в квадрат (O – E)<sup>2</sup> для взаимного погашения положительных и отрицательных разностей. Квадрат отклонения (O – E)<sup>2</sup> делят на теоретически ожидаемую величину (E) для каждого класса:  $\frac{(O - E)^2}{E}$ . Этим достигается уменьшение каждого из слагаемых.

Все данные суммируют и получают величину  $\chi^2 = \sum \frac{(O - E)^2}{E}$ .

Полученное значение  $\chi^2 = 0,26$ . Значение  $\chi^2$  будет тем меньше, чем меньше отклонение теоретически ожидаемых данных от фактически полученных. В одних случаях это отклонение – результат действительно существующих причин — и является закономерным: признак контролируется не одной или двумя парами аллелей, а большим числом, при взаимодействии генов, при сцепленном наследовании, при анеуплоидии и т.д. В других случаях это отклонение является случайным из-за малого числа анализируемых

растений  $F_2$ . В статистике принято считать, что если отклонение встречается чаще чем 1 на 20 проб ( $1/20 = 0,05$ ), то оно не случайно.

Для определения достоверности полученного значения  $\chi^2$  его сопоставляют с табличным значением  $\chi^2$  (табл. 3).

Таблица 3

Стандартное значение  $\chi^2$  при разных степенях свободы (по Фишеру, с сокращениями)

Число степеней свободы, $df$	Уровень значимости		
	0,05	0,01	0,001
1	3,84	6,63	10,83
2	5,99	9,21	13,82
3	7,81	11,34	16,27
4	9,49	13,28	18,47
5	11,07	15,0	20,50
6	12,59	16,81	22,50

Необходимое табличное значение  $\chi^2$  определяется числом степеней свободы и уровнем значимости.

Под степенями свободы ( $df$ ) подразумевается число классов, которым можно придавать произвольные значения. Так, например, если даны два класса, то произвольно можно давать численности лишь какому-нибудь одному из них, численность же другого определяется общей суммой и численностью первого класса, так что при двух классах – лишь одна степень свободы. Например, из 1064 растений 787 имеют высокий стебель. Определить количество растений другого класса (растения с низким стеблем) можно вычитанием из общего количества растений значение первого класса:  $1064 - 787 = 277$ . Таким образом, из суммы двух слагаемых одно взято свободно, а второе определилось автоматически, в зависимости от первого.

Число степеней свободы определяется как  $df = n - 1$ , где  $n$  — число фенотипических классов в  $F_2$ .

В моногибридном скрещивании при полном доминировании в  $F_2$  при расщеплении образуется два фенотипических класса, поэтому число степеней свободы ( $df$ ) равно единице ( $df = 2 - 1 = 1$ ). В дигибридном скрещивании при полном доминировании образуется четыре фенотипических класса, число степеней свободы 3 ( $df = 4 - 1 = 3$ ).

Под вероятностью обычно понимается возможность осуществления определенного события в некотором количестве случаев из общего его количества всех равновозможных.

Вероятность обозначается большой буквой  $P$  (пэ). Математически она может быть выражена следующим образом:

$$P_{(A)} = \frac{m}{n}$$

где  $P$  – вероятность осуществления события  $A$ ;

$m$  – число случаев, когда данное событие  $A$  осуществляется;

$n$  – общее число всех равновозможных случаев.

Вероятность события может колебаться в пределах от нуля (когда событие вообще не осуществляется) до единицы (событие осуществляется во всех случаях), то есть  $0 \leq P \leq 1$ .

Вероятность совершить ошибку, что будет отвергнута правильная гипотеза, называют уровнем значимости. Наиболее часто уровень значимости принимают равным 0,05 или 0,01. Если принят уровень значимости, равный 0,05, то это означает, что в пяти случаях из ста имеется риск допустить ошибку первого рода (отвергнуть правильную гипотезу).

На практике принято пользоваться стандартными уровнями вероятности (достоверные вероятности): 0,95 и 0,99.

уровень значимости	уровень вероятности
0,05	0,95
0,01	0,99
0,001	0,999

В рассматриваемом расчетном примере исходя из  $P = 0,05$  и  $df = 1$  допустимое значение  $\chi^2 = 3,84$ . При сравнении  $\chi^2$  расчетного с  $\chi^2$  табличным видно, что  $\chi^2_{\text{расчет.}} = 0,26 < \chi^2_{\text{табл.}} = 3,84$ , значит, нулевая гипотеза ( $H_0 = 3 : 1$ ) согласуется с фактическими данными.

Такой же анализ заданного образца проводим и по другой паре признаков — форме семени. Предположим, что в нашем образце из 82 семян оказалось 65 гладких и 17 морщинистых, значит, фактическое расщепление равно 3,82 : 1 (65:17). Так как анализируем одну пару признаков — форму семени, то теоретическое расщепление 3 : 1 и теоретически ожидаемое количество семян с доминантным и рецессивным признаками такое же, как и по окраске семени, то есть 62 гладких и 20 морщинистых. Теперь рассчитаем  $\chi^2$  по этой паре признаков (табл. 4).

Таблица 4

Статистический анализ расщепления гибридов  
гороха в  $F_2$  по форме семени методом  $\chi^2$  (хи-квадрат)

Показатели	Фенотипы		Сумма
	гладкие	морщинистые	
Наблюдаемое (O)	65	17	82
Ожидаемое (E)	62	20	82
(O-E)	+3	-3	0
$(O - E)^2$	9	9	
$\frac{(O-E)^2}{E}$	$\frac{9}{62} = 0,15$	$\frac{9}{20} = 0,45$	0,15+0,45=0,60

$\chi^2_{\text{расчет.}} = 0,60$ . Таким образом,  $\chi^2_{\text{расчет.}} = 0,60 < \chi^2_{\text{табл.}} = 3,84$ , значит, нулевая гипотеза ( $H_0 = 3 : 1$ ) согласуется с фактическими данными.

## 1.2. Наследование признаков в моногибридном скрещивании

### Задание

1. Изучить закономерности наследования признаков при полном доминировании.
2. Изучить закономерности наследования признаков при неполном доминировании.
3. Изучить влияние на расщепление доминантных генов с рецессивным летальным действием.

### *Задание для самостоятельной работы*

4. Изучить закономерности наследования признаков при кодоминировании.

### Пояснение к выполнению задания

Решение задач основано *на знании важнейших принципов генетики*, которые сводятся к следующему:

1. В передаче наследственной информации участвуют оба родителя, и они оба вносят одинаковый вклад в генетическую конституцию потомства.
2. Гены не могут измениться вследствие того, что они совместно существуют в гетерозиготной особи на протяжении целого поколения.
3. Каждая особь имеет по два гена, относящихся к тому или иному локусу тогда как яйцо или сперматозоид содержит лишь по одному такому гену.
4. Две пары генов, находящихся в разных хромосомах, наследуются независимо друг от друга.
5. Яйцеклетки и сперматозоиды соединяются в число случайных комбинаций.

При решении генетических задач необходимо *выполнять следующие правила*.

1. Записать символы, используемые для обозначения каждого гена.
2. Определить генотипы родителей, определяя их по фенотипам самих родителей, или по фенотипам потомков.
3. Определить все типы яйцеклеток и сперматозоидов, образующихся у каждого из родителей.
4. Начертить решетку Пеннета, записав в клеточки по вертикальным столбцам слева все возможные типы сперматозоидов, а в клеточки горизонтальных строк — все возможные типы яйцеклеток.
5. Записать в клетках решетки генотипы соответствующих потомков и фенотипы, и определить соотношение в потомстве разных генотипов и разных фенотипов.

Решение задач включает написание схемы скрещивания.

**Правило записи скрещивания.** Родительские организмы, взятые для скрещивания, обозначают латинской буквой P (от латинского Parento — родитель), женский пол обозначают знаком ♀ (зеркало Венеры), мужской - ♂ (щит и копьё Марса), а рядом со знаком пола приводят признак, который присущ данной особи, например, P ♀ желтый x ♂ зеленый. Знак «x» — знак скрещивания. При написании схемы скрещивания принято на первом месте ставить женский пол.

Потомство от скрещивания двух особей называют гибридным, а отдельную особь – *гибридом*. Гибридное поколение обозначают буквой F (от латинского Filii - дети) с указанием внизу цифрой поколения, к которому они относятся, например, F<sub>1</sub> — гибриды первого поколения, F<sub>2</sub> — гибриды второго поколения, полученного в результате скрещивания гибридов первого поколения между собой (F<sub>1</sub> x F<sub>2</sub>), следующее поколение F<sub>3</sub> и т.д. Потомство, полученное от анализирующего и возвратного скрещиваний, обозначают Fa и Fв соответственно.

### Пример решения задачи

**Задача.** При скрещивании двух сортов гороха, один сорт характеризуется белыми цветками, а другой – пурпурными цветками, все гибриды первого поколения имеют пурпурные цветки. При скрещивании между собой пурпурноцветковых гибридов (или при их самоопылении) у гибридов второго поколения наблюдается расщепление –

3 части пурпурноцветковых особей : 1 часть белоцветковых.

Как наследуется окраска цветков у гороха? Напишите генотипы родительских особей, гибридов первого и второго поколения. Каковы результаты возвратного скрещивания?

#### Решение:

1. Запишем условие задачи в кратком виде:

P ♀ белые цветки    x    ♂ пурпурные цветки

F<sub>1</sub> - пурпурные цветки

F<sub>2</sub> - 3 пурпурные цветки : 1 белые цветки

Fв - ?

2. В F<sub>1</sub> наблюдается единообразие по окраске цветка. На основании результатов первого гибридного поколения делаем вывод о том, что пурпурные цветки — это доминантный признак, а белые цветки — рецессивный.

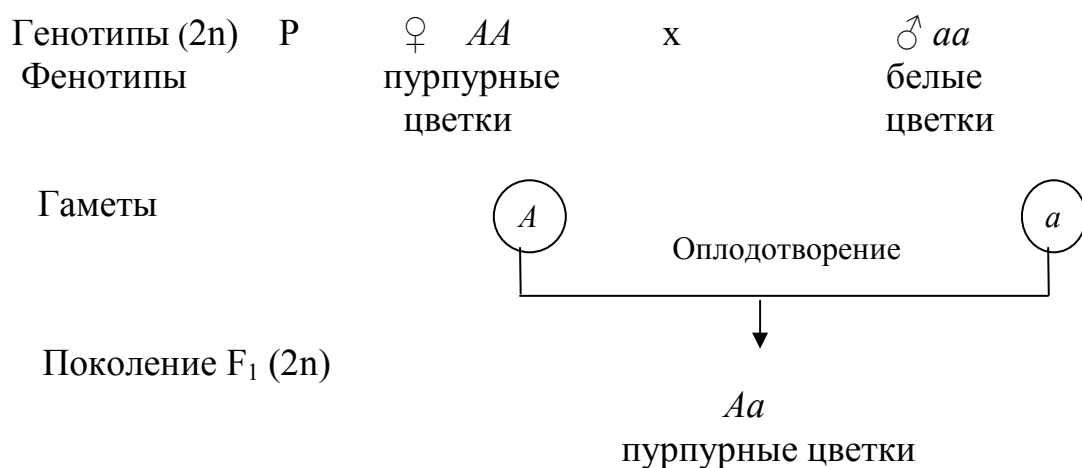
Это позволяет ввести обозначения. Обозначим ген пурпурноцветковости буквой *A*, его рецессивный аллель — ген белоцветковости — *a*.

Соотношение по фенотипу гибридов второго поколения (F<sub>2</sub>) — 3 : 1 — соответствует закону расщепления в моногибридном скрещивании, что подтверждает предположение о моногенном контроле признака окраска цветка гороха.

3. Определяем генотипы скрещиваемых форм и записываем схему скрещивания.

Генетическая конституция особи с пурпурными цветками может быть как  $AA$  (гомозигота по доминантному аллелю) или  $Aa$  (гетерозигота). Так как в  $F_1$  наблюдается единообразие, все гибриды фенотипически одинаковы, то гены у родительских форм находятся в гомозиготном состоянии, поэтому генотип родительской формы с пурпурными цветками —  $AA$  — гомозигота по доминантному аллелю, а генотип родительской формы с белыми цветками —  $aa$  — гомозигота по рецессивному аллелю.

На рис.1 представлена схема скрещивания исходных родительских форм и результаты  $F_1$ . Родительские формы формируют один тип гамет. Гаметы имеют гаплоидный набор хромосом ( $n$ ) и содержат только один аллель из пары: либо  $A$ , либо  $a$ . Слияние гамет, содержащих разные аллели, приводит к образованию в  $F_1$  гетерозиготы —  $Aa$ . Во время оплодотворения восстанавливается парность хромосом, диплоидность организма. Так как наблюдается полное доминирование, все гибридные растения первого поколения будут иметь пурпурную окраску цветка.



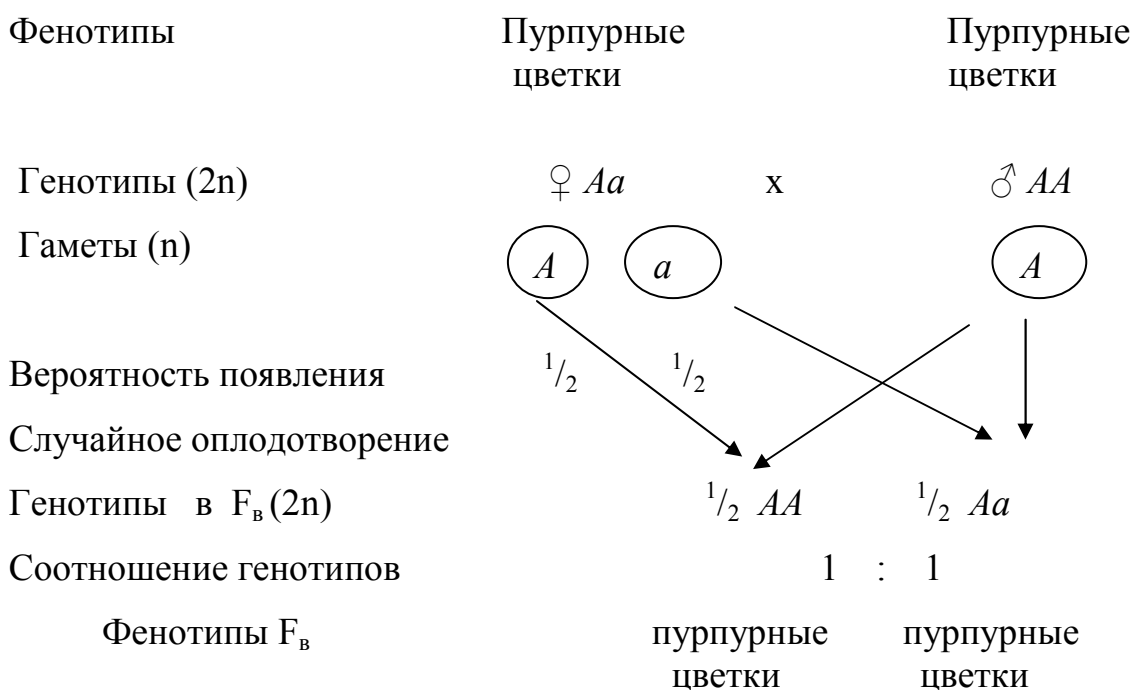
**Рис. 1.** Результаты скрещивания между пурпурноцветковыми и белоцветковыми растениями гороха.  $2n$  — диплоидное состояние;  $n$  — гаплоидное состояние. Генотипы гамет показаны в кружках.

4. Далее проводим возвратное скрещивание.

**Возвратным скрещиванием называется скрещивание гибридной формы с одной из родительских форм.**

Проводим скрещивание  $F_1$  (генотип —  $Aa$ ) с родительской формой, гомозиготной по доминантному аллелю (генотип —  $AA$ ) (рис. 2).

Во время мейоза гомозигота по доминантному аллелю ( $AA$ ) образует гаметы одного типа с доминантным аллелем —  $A$ . У гибрида  $F_1$ , имеющего ген в гетерозиготном состоянии ( $Aa$ ), аллельная пара —  $Aa$  — во время мейоза расщепляется. Таким образом, образуются два типа гамет с аллелем  $A$  и  $a$  с равной вероятностью.



**Рис. 2.** Результаты возвратного скрещивания гибридов первого поколения с родительской формой, имеющей пурпурные цветки.

Случайное сочетание гамет при оплодотворении приводит к образованию двух типов зигот: гомозиготы по доминантному аллелю  $AA$  и гетерозиготы  $Aa$ . Соотношение по генотипу  $1 AA: 1 Aa$  или  $1 : 1$ . Так как наблюдается полное доминирование, два типа зигот имеют одинаковое фенотипическое проявление,

поэтому расщепление по фенотипу отсутствует, все растения имеют пурпурные цветки.

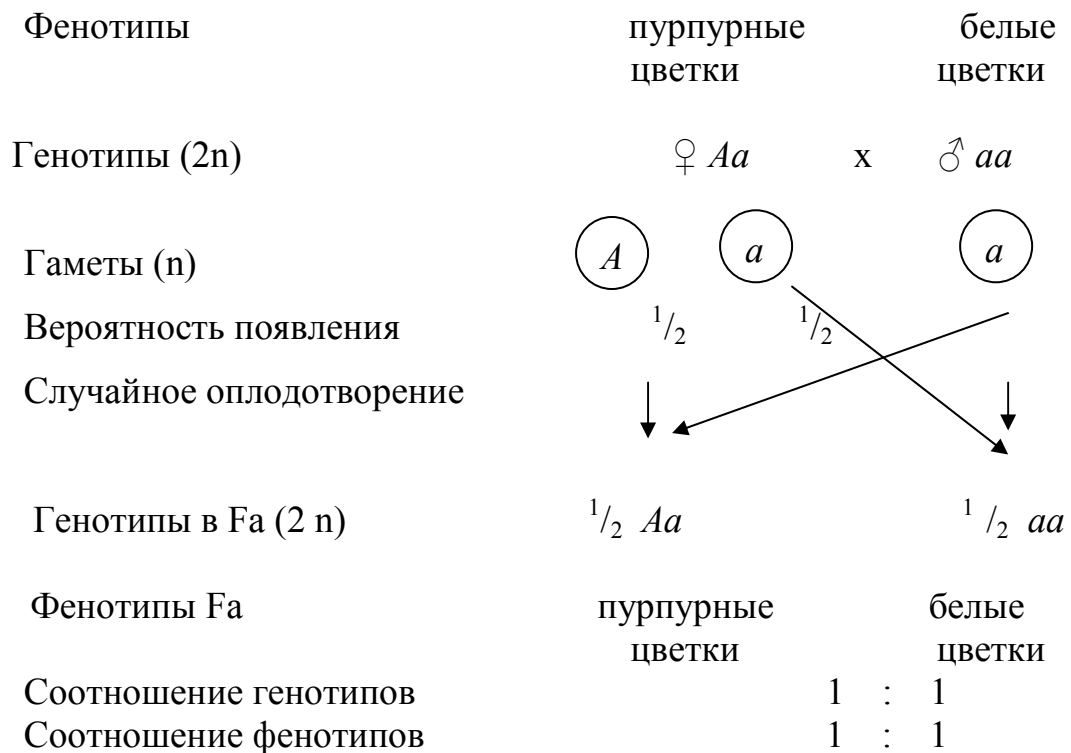
Проведем скрещивание гибридной особи  $F_1$  (генотип —  $Aa$ ) со второй родительской формой — гомозиготой по рецессивному аллелю (генотип —  $aa$ ). Скрещивание будет иметь следующий вид:

$$Aa \times aa$$

Такой тип скрещивания будет являться в то же время *анализирующим*.

Во время мейоза гетерозигота ( $Aa$ ) образует два типа гамет: с доминантным аллелем  $A$  и рецессивным аллелем  $a$  с равной вероятностью. Гомозигота по рецессивному аллелю ( $aa$ ) образует один тип гамет — все гаметы будут иметь только рецессивный аллель  $a$  (рис. 3).

Случайное сочетание этих гамет при оплодотворении приводит к образованию двух типов зигот: гетерозиготы ( $Aa$ ) и гомозиготы по рецессивному аллелю ( $aa$ ). Наблюдается расщепление по генотипу в соотношении 1 : 1.



**Рис. 3.** Результаты анализирующего скрещивания.

Результаты случайного сочетания гамет при оплодотворении можно представить с помощью *решетки Пеннета*.

$$Aa \times aa$$

Гаметы	Отцовские
Материнские	<i>a</i>
<i>A</i>	<i>Aa</i> пурпурные цветки
<i>a</i>	<i>aa</i> белые цветки

Соотношение генотипов в  $F_2$              $1 Aa : 1 aa$

Соотношение фенотипов                     $1 : 1$

**Рис. 4.** Решетка Пеннета для поколения  $F_2$ .

### Кодоминирование

**Кодоминирование** относится к аллельному взаимодействию генов, при котором каждый из двух аллелей гетерозиготы влияет на проявление признака, отсутствуют доминантно-рецессивные отношения. Пример такого взаимодействия – генетический контроль групп крови у человека – АВО система.

Группы крови открыты в 1900 г. Карлом Ландштейнером (1868-1943). При переносе эритроцитов одного человека в сыворотку другого обнаружил агглютинацию этих телец.

Известны четыре группы крови: О (I), А (II), В (III), АВ (IV), контролируемых геном *I* (буква означает антиген изоглютиноген), имеющего три аллеля –  $I^O$ ,  $I^A$ ,  $I^B$ .

Аллели  $I^A$  и  $I^B$  доминантны по отношению к аллелю  $I^O$ , но кодоминантны по отношению друг к другу.

На поверхности эритроцитов имеются антигены А и В, а в плазме крови антитела  $\alpha$  и  $\beta$ . Антитела представляют собой специфический тип молекул, способных реагировать и связывать специфический антиген. Агглютинин  $\alpha$  связывает и осаждаёт эритроциты с антигеном А. Агглютинин  $\beta$  связывает и осаждаёт эритроциты с антигеном В. На знании генетического контроля групп крови основана система переливания крови. Антитела вырабатываются в крови в ответ на внесение в организм чужеродного гена. Образование комплекса между антигеном и антителом приводит к слипанию (агглютинации) эритроцитов и к геморрагическому шоку.

Генотип	Группа крови	Наличие антигенов и антител	Тип взаимодействия
$I^O I^O$	О (I)	–, $\alpha$ , $\beta$	–
$I^A I^A, I^A I^O$	А (II)	А, $\beta$	полное доминирование
$I^B I^B, I^B I^O$	В (III)	В, $\alpha$	полное доминирование
$I^A I^B$	АВ (IV)	А и В, –	<b>кодоминирование</b>

Кодоминирование проявляется в основном по признакам биохимическим и иммунологическим.

Таблица 5

Реакция агглютинации эритроцитов между различными группами крови

Группа крови реципиента	Антигены эритроцитов	Антитела сыворотки	донор			
			О	А	В	АВ
О	–	$\alpha$ , $\beta$	–	+	+	+
А	А	$\beta$	–	–	+	+
В	В	$\alpha$	–	+	–	+
АВ	АВ	–	–	–	–	–

Примечание: + реакция агглютинации

## Задачи на моногибридное скрещивание

**Задача 1.** Ель зеленошишечной формы скрещена с красношишечной. В  $F_1$  половина гибридов имела зеленую окраску шишек.

Определите генотип исходных родительских форм, если допустить, что ген  $A$  обуславливает красную окраску шишек, а его рецессивный аллель  $a$  – зеленую. Привести схему скрещивания.

**Задача 2.** Допустим, что у дуба черешчатого эллиптическая форма желудей доминирует над бочковидной. Напишите генотипы всех растений в следующих скрещиваниях:

- а) эллиптическая  $\times$  бочковидная – все потомки эллиптические;
- б) эллиптическая  $\times$  бочковидная – половина потомков эллиптическая;
- в) бочковидная  $\times$  бочковидная – потомки только бочковидные

**Задача 3.** Скрещиваются два сорта гороха: с гладкими и морщинистыми семенами. В первом поколении было получено 22 гладкие горошины. Из них были выращены гибриды первого поколения. В результате самоопыления гибридов было получено 118 гладких и 32 морщинистые горошины. Объясните полученные результаты, если в данном случае форма семян у гороха определяется геном  $R$ .

**Задача 4.** Голубоглазый мужчина, оба родителя которого имели карие глаза, женился на голубоглазой женщине, отец которой имел карие глаза, а мать — голубые. От этого брака родился один ребенок. Какого цвета были его глаза? Определить генотипы всех людей.

**Задача 5.** Ген фертильности (способности к оплодотворению) кукурузы доминирует над геном ядерной стерильности. Какие метелки будут у кукурузы, полученной от скрещивания гомозиготных по фертильности растений со стерильными по пыльце? Каков результат скрещивания гибридов между собой?

**Задача 6.** У ночной красавицы красная окраска цветков ( $A$ ) неполно доминирует над белой ( $a$ ), окраска гетерозиготных растений розовая. Какова будет окраска цветков в потомстве от следующих скрещиваний: розовая  $\times$  розовая, красная  $\times$  розовая, белая  $\times$  розовая, белая  $\times$  белая? Каким образом можно достигнуть того, чтобы полученные от скрещивания растения имели только розовые цветки?

**Задача 7.** От скрещивания растений редиса с овальными корнеплодами получено 68 растений с круглыми, 130 – с овальными и 71 – с длинными корнеплодами. Объясните расщепление. Как наследуется форма корнеплода у редиса? Определите генотипы исходных растений.

**Задача 8.** Ген округлой формы плодов у томатов доминирует над геном грушевидной формы. От скрещивания растений, фенотипически отличающихся, в потомстве оказалось 128 особей, в том числе 60 грушевидных. Каково отклонение фактических результатов от теоретически ожидаемых? Вычислить  $\chi^2$ .

**Задача 9.** В потомстве от скрещивания серебристо-соболиных норок между собой в  $F_1$  всегда наблюдается расщепление: появляются серебристо-соболиные и коричневые особи. В одном опыте от такого скрещивания было получено 93 серебристо-соболиных и 43 коричневых щенков. От скрещивания серебристо-соболиных с коричневыми норками получили 39 коричневых и 41 серебристо-соболиных. От скрещивания коричневых между собой получали только коричневых потомков. Объяснить расщепление. Определить генотипы серебристо-соболиных и коричневых норок.

**Задача 10.** Какая группа крови будет у ребенка от брака людей с группами крови  $A \times B$ . Какие типы взаимодействия генов проявляются в генетическом контроле групп крови системы АВО.

## Контрольные вопросы

1. Перечислите основные требования Менделя к эксперименту.
2. Дайте определение следующим терминам: *ген, аллель, фенотип, генотип, доминантность, рецессивность*.
3. Объясните термины: гомозиготность, гетерозиготность. Напишите генотипы таких особей. Как проверить гомозиготность и гетерозиготность особи?
4. Дайте определение моногибридного скрещивания. Приведите схему скрещивания. Какие закономерности наследования были установлены Менделем на основании результатов моногибридного скрещивания?
5. Объясните неполное доминирование. Расщепление по фенотипу и генотипу. Приведите схему скрещивания.
6. Как по результатам скрещивания отличить полное доминирование от неполного доминирования? Рассмотреть на конкретных примерах.
7. Дайте определение и приведите схему скрещивания возвратного и реципрокного скрещивания.
8. Какое скрещивание называется анализирующим? Для чего оно проводится? Приведите схему скрещивания.
9. Сформулируйте первый закон Менделя.
10. Сформулируйте второй закон Менделя. Объясните понятие «расщепление».
11. Сформулируйте правило чистоты гамет.
12. От скрещивания особей с доминантным и рецессивным признаками в потомстве наблюдается расщепление 1 : 1. Что вы можете сказать о генотипах исходных форм?
13. Какими причинами может быть обусловлено отклонение от менделевского расщепления 3 : 1? Приведите примеры.

14. Что такое тетрадный анализ? Что дает этот анализ?
15. Объясните термин «кодоминирование».
16. Рассмотрите генетический контроль групп крови системы АВО.
17. В чем сходство и различие в расщеплении генов и хромосом?

## 2. ЗАКОНЫ НАСЛЕДОВАНИЯ. ДИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ

Скрещивание, в котором исходные родительские формы различаются по двум признакам, называется *дигибридным*. В дигибридном скрещивании у особей анализируется наследование двух пар аллельных генов.

При скрещивании двух форм гороха, различающихся одновременно по окраске и форме семян:

желтые гладкие × зеленые морщинистые,

у всех растений  $F_1$ , согласно правилу доминирования и закону единообразия гибридов первого поколения, все семена были гладкими и желтыми, потомство обладало двумя доминантными признаками.

В результате самоопыления растений  $F_1$ , было получено поколение  $F_2$ . В поколении  $F_2$  в соответствии с законом расщепления вновь появились как морщинистые, так и зеленые семена (рецессивные признаки), кроме того, они появились в новых сочетаниях: морщинистые желтые и гладкие зеленые. По каждой паре признаков наблюдалось расщепление в соотношении 3 : 1, характерном для моногибридного скрещивания.

Рассмотрим совместное наследование этих двух пар признаков. Перемножив вероятности появления особей по каждому признаку, получим соотношение фенотипов в  $F_2$  дигибридного скрещивания:

$$\left(\frac{3}{4} + \frac{1}{4}\right) \left(\frac{3}{4} + \frac{1}{4}\right) = \frac{9}{16} + \frac{3}{16} + \frac{3}{16} + \frac{1}{16}$$

гладк.	морщин.	желт.	зел.	гладк.	гладк.	морщин.	морщин.
				желт.	зел.	желт.	зел.

Таким образом, полученные в дигибридном скрещивании значения четырех фенотипических классов соответствовали соотношению 9 : 3 : 3 : 1. Результаты опыта позволили Менделю утверждать, что две пары признаков (форма и окраска семян), наследственные задатки которых объединились в поколении F<sub>1</sub>, в последующих поколениях разделяются и ведут себя независимо одна от другой. На этом основан третий закон Менделя — **закон независимого наследования признаков или независимого комбинирования генов**, согласно которому каждый признак из одной пары признаков может сочетаться с любым признаком из другой пары.

Основным содержанием генетики являются сформулированные Менделем законы наследования и вытекающие из них принципы наследственности.

К **законам наследования** относятся:

1. Доминирование и единообразие гибридов первого поколения.
2. Расщепление наследственных признаков в потомстве гибрида.
3. Независимое комбинирование наследственных признаков.

Эти законы наследования отражают процесс передачи наследственной информации в поколениях при половом размножении.

**Принципы наследственности** имеют другое содержание и могут быть сформулированы в следующих трех законах генетики:

1. Дискретность наследственной (генной) детерминации признаков.
2. Относительное постоянство наследственной единицы – гена.
3. Аллельное состояние гена (доминантность и рецессивность).

## 2.1. Анализ расщепления гибридов F<sub>2</sub>

### Задание

1. Определить фактическое расщепление по окраске и форме семени в F<sub>2</sub> гибридов гороха в заданном образце и отклонение фактических результатов от теоретически ожидаемых.
2. Дать статистическую оценку полученных результатов, то есть рассчитать  $\chi^2$  (хи-квадрат).
3. Такие же расчеты (п. 1,2) сделать по результатам всей подгруппы.

### Пояснение к заданию

Работа выполняется по тем же планшетах, что и на предыдущем занятии, но необходимо учитывать одновременно обе пары признаков.

### Расчет фактического расщепления по фенотипу

Подсчитывается общее количество семян на планшете и отдельно семена всех четырех фенотипов — желтые гладкие, желтые морщинистые, зеленые гладкие и зеленые морщинистые. Допустим, что в анализируемом образце из 82 семян оказалось: желтых гладких — 45, желтых морщинистых — 17, зеленых гладких — 14, зеленых морщинистых — 6.

Теоретически ожидаемое расщепление в дигибридном скрещивании 9 : 3 : 3 : 1 (9 единиц составляют желтые гладкие семена, по 3 единицы — желтые морщинистые и зеленые гладкие и одну единицу — зеленые морщинистые). Так как зеленые морщинистые семена в теоретически ожидаемом расщеплении составляют одну единицу расщепления, то количество зеленых морщинистых семян в анализируемом образце — 6 штук

принимаем за единицу. Разделив количество семян, приходящееся на каждый фенотип, на количество зеленых морщинистых, найдем фактическое расщепление по фенотипу в анализируемом образце. Рассчитывать до сотых долей:

желтые гладкие	$45 : 6 = 7,5$
желтые морщинистые	$17 : 6 = 2,83$
зеленые гладкие	$14 : 6 = 2,33$

Таким образом, фактическое расщепление по фенотипу в анализируемом образце  $7,5 : 2,83 : 2,33 : 1$ .

### **Расчет теоретически ожидаемого количества семян**

Все семена на планшете составляют 16 единиц ( $9 + 3 + 3 + 1$ ). Определяем сколько семян из 82 приходится на одну единицу расщепления (в задании это зеленые морщинистые), для этого  $82 : 16 = 5,12$ . Значит, теоретически ожидаемое количество зеленых морщинистых семян 5 штук. Желтых морщинистых и зеленых гладких должно быть в три раза больше, то есть  $5,12 \times 3 = 15,36$  или по 15 штук каждого из указанных фенотипов. Все остальное количество из 82 приходится на желтые гладкие семена. Общая сумма теоретически ожидаемого количества семян должна составлять точно 82. Поэтому вычитанием  $82 - 35 (15 + 15 + 5) = 47$  семян, находим теоретически ожидаемое количество семян желтых гладких.

Расчет отклонений фактических результатов от теоретически ожидаемых производится так же, как в моногибридном скрещивании.

Все полученные данные заносят в табл. 5. Затем записывают данные по всем образцам и рассчитывают все показатели по подгруппе.

## Статистическая оценка полученных результатов

Расчет  $\chi^2$  (хи-квадрат) проводят по формуле, приведенной в разделе «Закономерности наследования признаков. Моногибридное скрещивание». Результаты расчета  $\chi^2$  для рассмотренного примера приведены в табл. 6.

Таблица 6

Статистический анализ расщепления гибридов гороха в F<sub>2</sub> дигибридного скрещивания методом  $\chi^2$  (хи-квадрат)

Показатели	Фенотипы				Сумма
	желтые гладкие	желтые морщинистые	зеленые гладкие	зеленые морщинистые	
Наблюдаемое (O)	45	17	14	6	82
Ожидаемое (E)	47	15	15	5	82
O-E	-2	+2	-1	+1	0
(O - E) <sup>2</sup>	4	4	1	1	
$\frac{(O - E)^2}{E}$	$\frac{4}{47} = 0,085$	$\frac{4}{15} = 0,266$	$\frac{1}{15} = 0,066$	$\frac{1}{5} = 0,2$	0,617

Исходя из уровня значимости 0,05 и числа степеней свободы равно 3 ( $df = n - 1 = 4 - 1 = 3$ , так как число полученных фенотипических классов расщепления уже четыре), допустимое значение  $\chi^2_{\text{табл.}} = 7,81$ .

При сравнении полученного значения  $\chi^2$  с табличным (табл.3) видно, что  $\chi^2_{\text{расч.}} = 0,617 < \chi^2_{\text{табл.}} = 7,81$ , поэтому нулевая гипотеза ( $H_0 = 9 : 3 : 3 : 1$ ) принимается.





Задание: как наследуются признаки?

2. В  $F_1$  наблюдается единообразие, что свидетельствует о гомозиготности родительских форм.

Поскольку в  $F_2$  наблюдается расщепление на четыре фенотипических класса  $v$ , можно предположить независимое наследование признаков и соотношение фенотипов  $9 : 3 : 3 : 1$ .

Определяем величину одного возможного сочетания гамет:  $481 : 16 = 30,1$

Находим расщепление в опыте:

$$258 : 30,1 = 8,6;$$

$$95 : 30,1 = 3,1;$$

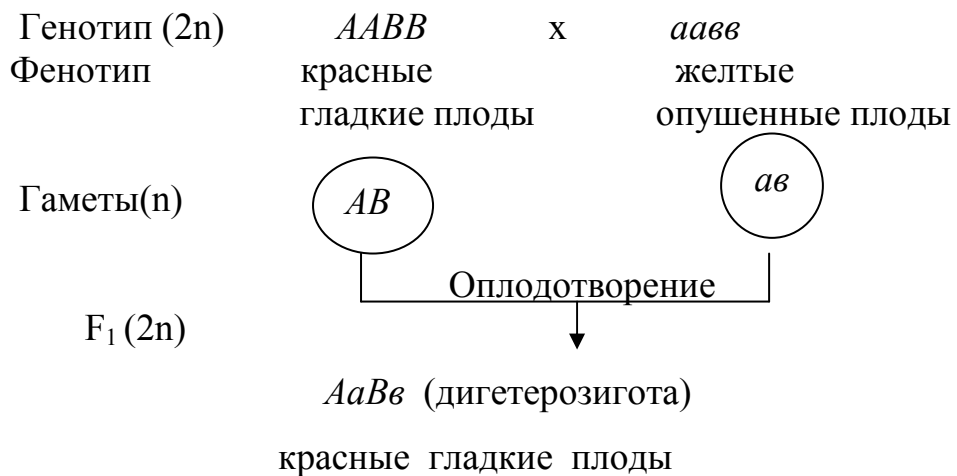
$$100 : 30,1 = 3,3;$$

$$28 : 30,1 = 0,9,$$

$8,6 : 3,1 : 3,3 : 0,9$ , то есть примерно  $9 : 3 : 3 : 1$ . Следовательно, признаки контролируются двумя парами аллельных генов и наследуются независимо.

3. Вводим обозначение аллелей:  $A$  – красная окраска плодов,  $a$  – желтая окраска плодов,  $B$  – гладкая кожура плодов,  $b$  – опушенная кожура плодов.

4. Запишем схему скрещивания. Генотипы родителей –  $AABB$  – красные гладкие плоды,  $aabb$  – желтые опушенные, гибридов  $F_1$  –  $AaBb$  – красные гладкие плоды.



5. Результаты самоопыления гибридов  $F_1$  записываем в решетку Пеннета

$$AaBb \times AaBb$$

Дигетерозигота ( $AaBb$ ) образует четыре типа гамет с равной вероятностью, содержащих следующие сочетания генов:  $AB$ ,  $Ab$ ,  $aB$ ,  $ab$ . Образование данных типов гамет это результат независимого комбинирования генов. Гены одной аллельной  $A-a$  образуют все возможные сочетания с генами другой аллельной пары  $B-b$ . Аллель  $A$  может объединяться либо с аллелем  $B$ , либо с аллелем  $b$ , и аллель  $a$  имеет равную вероятность оказаться совмещенным с аллелем  $B$  или с аллелем  $b$ . Это одинаково относится как к мужским гаметам, так и к женским.

Случайные встречи гамет при оплодотворении образуют 16 возможных комбинаций, которые представлены в решетке Пеннета. Легко подсчитать, что количество зигот, содержащих доминантные аллели  $A$  и  $B$  как в гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии будет 9. В силу явления полного доминирования данные типы зигот ( $A- B-$  — **фенотипический радикал**) будут иметь фенотип — красные гладкие плоды.

Три зиготы имеют доминантный аллель  $A$ , как в гомо-, так и в гетерозиготном состоянии, но рецессивный аллель  $b$  — в гомозиготном состоянии. Фенотип данных типов зигот ( $A- bb$ ) — красные опушенные плоды.

Три зиготы имеют доминантный аллель  $B$  как в гомо-, так в гетерозиготном состоянии, но рецессивный аллель  $a$  в гомозиготном. Фенотип данных типов зигот ( $aaB-$ ) — желтые гладкие плоды.

Одна зигота имеет генетическую конституцию —  $aabb$ . Данное сочетание аллелей обуславливает проявление рецессивных признаков — желтые опушенные плоды.

Таким образом, четыре фенотипических класса возникают с частотой, выражаемой отношением  $9 : 3 : 3 : 1$ , типичным для дигибридного

расщепления, которое получается при независимом наследовании двух признаков при полном доминировании.

Фенотип родительских особей	Красные гладкие плоды		Красные гладкие плоды		
	♀ <i>AaBb</i>	x	♂ <i>AaBb</i>		
Генотип родительских особей (2n)	♀\♂ <i>AB</i>	<i>AB</i>	<i>Ab</i>	<i>aB</i>	<i>ab</i>
Гаметы (n) обозначены значками ♀\♂	<i>ABb</i>	<i>AABb</i>	<i>AAbb</i>	<i>AaBb</i>	<i>Aabb</i>
Случайное оплодотворение (по решетке Пеннета)	<i>Ab</i>	<i>AABb</i>	<i>AAbb</i>	<i>AaBb</i>	<i>Aabb</i>
	<i>aB</i>	<i>AaBb</i>	<i>AaBb</i>	<i>aaBB</i>	<i>aaBb</i>
	<i>ab</i>	<i>AaBb</i>	<i>Aabb</i>	<i>aaBb</i>	<i>aabb</i>
Фенотипы F <sub>2</sub> (соотношение)	9 красные гладкие <i>A-B-</i> : 3 красные опушенные <i>A- bb</i> 3 желтые гладкие <i>aaB-</i> : 1 желтые опушенные <i>aabb</i>				

**Рис 5.** Результаты самоопыления F<sub>1</sub>. Указаны генотипы и фенотипы, фенотипические радикалы получающихся при этом потомков F<sub>2</sub>.

### Задачи на дигибридное и полигибридное скрещивания

**Задача 1.** Сосна обыкновенная с плоским апофизом шишек (*A*) и черными семенами (*B*) скрещена с сосной, имеющей крючковатый апофиз (*a*) и белые семена (*b*). Определите генотипические и фенотипические классы в F<sub>2</sub>.

**Задача 2.** У персика опушенный плод *B* доминирует над гладким *b*, а белая мякоть плода *D* – над желтой *d*. Скрестили два гомозиготных растения

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

**Задача 3.** От скрещивания растений дурмана, имеющих пурпурную окраску цветков и колючие коробочки, с белоцветковыми растениями, имеющими гладкую коробочку, все  $F_1$ , оказалось с пурпурными цветками и колючими коробочками. Далее гибридные растения были скрещены с обеими родительскими формами. Определите результаты всех скрещиваний.

**Задача 4.** Известно, что у человека карие глаза доминируют над голубыми, а способность владеть правой рукой – над леворукостью. Кареглазый правша женился на женщине такого же фенотипа. У них было двое детей — кареглазый левша и голубоглазый правша. Каких еще детей, и в каком соотношении можно ожидать от этого брака?

**Задача 5.** У морских свинок всклокоченная шерсть доминирует над гладкой, а черная ее окраска - над белой. Черные с всклокоченной шерстью свинки скрещивались со свинками, имеющими белую всключенную шерсть. От этих скрещиваний получено: 28 черных всклокоченных свинок; 32 белых всклокоченных; 11 черных гладких; 9 белых гладких. Определить генотипы родителей. Доказать соотношение особей по фенотипу. Вычислить  $\chi^2$ .

**Задача 6.** В одном из скрещиваний растений тыквы белой окраски и дисковидной формы плодов с растениями, имеющими желтые шаровидные плоды, все гибридные растения оказались с белыми дисковидными плодами. В другом скрещивании растений таких же фенотипов получено половина потомков с белыми дисковидными плодами и половина с белыми шаровидными. Доказать полученные в обоих скрещиваниях результаты.

**Задача 7.** От скрещивания белоцветковых с плоским венчиком растений флокса с растениями, имеющими кремовые воронковидные цветки, получено потомство с белыми цветками, плоским венчиком. По результатам

анализирующего скрещивания получены следующие результаты: 13 растений с белыми воронковидными цветками; 10 растений с белыми плоскими цветками; 14 растений с кремовыми плоскими цветками; 11 растений с кремовыми воронковидными цветками. Определить теоретически ожидаемое количество особей каждого фенотипа и вычислить  $\chi^2$  (хи-квадрат).

**Задача 8.** При скрещивании высокого растения душистого горошка с жёлтыми круглыми семенами с карликовым растением с зелёными круглыми семенами было получено расщепление:  $3/8$  высоких растений с зелёными круглыми семенами,  $3/8$  – карликовых с зелёными круглыми семенами,  $1/8$  – высоких с зелёными морщинистыми семенами и  $1/8$  – карликовых с морщинистыми семенами. Определите генотипы всех растений.

**Задача 9.** Конусовидная форма шишки ели обыкновенной неполно доминирует над шаровидной, гетерозигота имеет яйцевидную форму шишки. Коричневая окраска семян доминирует над серой. Каково соотношение фенотипов и генотипов в потомстве от скрещивания особи с яйцевидной формой шишки и серыми семенами с гомозиготной особью с шаровидной формой шишки и коричневой окраской семян?

**Задача 10.** У львиного зева красная окраска цветков ( $R$ ) не полностью доминирует над белой окраской ( $r$ ), так что у гибридов цветки розовые. Узкие листья ( $N$ ) частично доминируют над широкими листьями ( $n$ ), так что у гибридов листья обладают промежуточной шириной («средние»). Какие соотношения генотипов и фенотипов должны получиться в потомстве, если допустить, что рассматриваемые пары генов расщепляются независимо друг от друга:

а) растение с красными цветками и средними листьями скрещивается с растением с розовыми цветками и средними листьями;

б) растение с розовыми цветками и средними листьями скрещивается с растением с белыми цветками и узкими листьями;

в) скрещиваются два идентичных гибрида.

**Задача 11.** Растение имеет генотип  $AaBbccDd$ . Гены наследуются независимо.

1) Сколько типов гамет и каких образует это растение?

2) Сколько фенотипов и в каком соотношении может быть получено в потомстве этого растения при самоопылении:

а) при условии полного доминирования по всем генам?

б) при условии неполного доминирования по гену  $B$ ?

**Задача 12.** Какое расщепление по генотипу и фенотипу будет в потомстве от скрещивания растений генотипа  $DdEeAa \times ddeaaa$ , если  $D$  — высокое растение,  $d$  — низкое,  $E$  — гладкий корнеплод,  $e$  — морщинистый,  $A$  — простое соцветие,  $a$  — сложное.

**Задача 13.** Какую часть потомства составит генотип  $AABbCcdeeFf$  при скрещивании  $AABbCcddEeFf \times AaBbccddEeFf$  при независимом наследовании и полном доминировании по всем генам?

### Контрольные вопросы

1. Какое скрещивание называется дигибридным? Какие закономерности были установлены Менделем по результатам дигибридного скрещивания?

2. Сколько классов по фенотипу и генотипу образуется в  $F_2$  в дигибридном скрещивании? Почему их число не совпадает? Какие факторы могут изменить ожидаемое соотношение фенотипов?

3. Какие соотношения генотипов и фенотипов ожидается в  $F_2$  в дигибридном скрещивании, если по одной паре признаков наблюдается неполное доминирование?

4. Напишите генотип дигетерозиготы. Сколько типов гамет она образует? Как это можно проверить?

5. Сформулируйте третий закон Менделя и дайте объяснение. Условия, необходимые для реализации этого закона.

6. У тыквы белая окраска плодов определяется геном  $W$ , окрашенность —  $w$ , дисковидная форма плода —  $S$ , сферическая —  $s$ . Сколько разных генотипов может быть в отношении окраски и формы плода? Какие фенотипы соответствуют этим генотипам? Сколько возможно гомозиготных форм?

7. Приведите схему анализирующего скрещивания на дигибридном уровне. Какой вывод позволяет сделать результат этого скрещивания?

8. Напишите формулу расщепления по фенотипу для дигибридного скрещивания. Чем Вы объясните появление новых фенотипических классов? Какое значение вложено в данный момент в термин «генетическая рекомбинация».

9. Рассмотрите тригибридное скрещивание. Каков результат скрещивания тригетерозиготы?

10. Как определить, сколько типов гамет, какое расщепление по генотипу и фенотипу можно ожидать в тетрагибридном скрещивании?

11. Перечислите условия, необходимые для реализации закономерностей наследования признаков, установленных Г. Менделем.

12. Сформулируйте законы наследования и принципы наследственности.

## Ключевые термины и понятия

Аллель

Ген

Генотип

Фенотип

Гомозигота

Гетерозигота

Гамета

Зигота

Первое гибридное поколение

Второе гибридное поколение

Доминантность

Рецессивность

Анализирующее скрещивание

Возвратное скрещивание

Реципрокное скрещивание

Расщепление

Кодоминирование

Дигибридное скрещивание

Независимое комбинирование генов

Дигетерозигота

Полное доминирование

Неполное доминирование

Тригибридное скрещивание

Рекомбинанты

### 3. НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ ПРИ НЕАЛЛЕЛЬНОМ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ГЕНОВ

#### Задание

1. Изучить наследование признаков при комплементарном взаимодействии генов.
2. Изучить наследование признаков при эпистатическом взаимодействии генов.
3. Изучить наследование признаков при полимерном взаимодействии генов.

#### *Задания для самостоятельной работы*

4. Разобрать некумулятивную полимерию.
5. Изучить трансгрессию. Разобрать схему скрещивания, объясняющую появление озимых форм от скрещивания растений ярового типа развития.

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

Все многообразие межгенных взаимодействий можно разделить на две группы: взаимодействие аллельных и неаллельных генов.

1. *Аллельные гены* находятся в идентичных локусах гомологичных хромосом, и взаимодействие между ними проявляется в форме *полного, неполного доминирования, сверхдоминирования, кодоминирования и множественного аллелизма*.

2. Взаимодействие генов, локализованных в разных негомологичных хромосомах или в одной хромосоме и контролирующих развитие одного и того же признака, называется *неаллельным взаимодействием генов*. Термин «взаимодействие генов» означает, что на отдельный признак влияет несколько генов.

Соотношение классов в  $F_2$ , отличное от моногенного контроля признака (3 : 1, 1 : 2 : 1, 2 : 1), и число фенотипических классов – четыре и более – указывает на контроль признака более чем одной аллельной парой.

Независимое наследование двух взаимодействующих генов приводит к своеобразным изменениям дигибридного расщепления –

$$9 A\_B\_ : 3 A\_vv : 3 aaB\_ : 1 aavv.$$

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: ***комплементарное, эпистатическое, полимерное взаимодействие и гены-модификаторы.***

### **3.1. Комплементарное взаимодействие (взаимодополнение)**

***Комплементарность*** заключается в том, что два и более гена, взаимодействуя между собой, вызывают изменение в проявлении признака, которые не обнаруживаются у родительских форм.

При комплементарном взаимодействии видоизменение дигибридного расщепления проявляется в следующих соотношениях потомства: 9 : 6 : 1, 9 : 3 : 4, 9 : 7 и характерна формула расщепления 9 : 3 : 3 : 1. Для данных формул характерно то, что тип потомства, составляющий 9 единиц расщепления и несущий доминантные гены  $A$  и  $B$ , всегда имеет собственное фенотипическое проявление. За счет взаимодействия двух доминантных генов ( $AB$ ) развивается новое проявление признака по сравнению с действием каждого доминантного гена в отдельности. Состояние генов – гомозиготное или гетерозиготное – не влияет на проявление признака. Объединение в один

фенотипический класс других типов потомств, наблюдаемых при типичном дигибридном расщеплении, объясняется генетическим контролем признака.

Расщепление 9 : 7 обусловлено объединением в один фенотипический класс трех типов потомств  $9 A\_ B\_ : 7 [3 A\_ vv + 3 aaB\_ + 1 aavv]$ . То есть каждый доминантный ген в отдельности обладает сходным фенотипическим проявлением. Взаимодействие двух доминантных генов обуславливает развитие нового проявления признака. Двойной рецессив неотличим от типов потомств с одним доминантным геном.

Соотношение 9 : 3 : 4 может возникнуть если один из доминантных аллелей не оказывает эффекта при отсутствии другого, и тип потомства с одним доминантным геном ( $3 aaB\_$ ) неотличим от двойного рецессива ( $1 aavv$ ), тогда как другой доминантный ген ( $3 A- vv$ ) обладает собственным внешним проявлением:  $9 A\_ B\_ : 3 A\_ vv : 4 [3 aaB\_ + 1 aavv]$ .

Расщепление в соотношении 9 : 6 : 1 означает, что комплементарные гены каждый в отдельности ( $Av$  и  $aB$ ) могут давать сходный фенотипический эффект, и вследствие этого объединяются в один фенотипический класс два типа потомств ( $3 A\_ vv + 3 aaB\_$ ). Взаимодействие доминантных генов ( $AB$ ) приводит к новообразованию, и взаимодействие двух рецессивных генов ( $av$ ) также приводит к новообразованию.

Расщепление в соотношении 9 : 3 : 3 : 1 наблюдается в том случае, когда при взаимодействии двух доминантных генов ( $AB$ ), развивается новое проявление признака по сравнению с действием каждого гена в отдельности. Каждый доминантный ген ( $Av$  и  $aB$ ) и двойной рецессив ( $aavv$ ) имеет собственное фенотипическое проявление.

По формуле 9 : 3 : 3 : 1 наследуется окраска глаз у дрозофилы.

P	$bw^+ bw^+ st st$	x	$bw bw st^+ st^+$
	Ярко-красные глаза		Коричневые
	F <sub>1</sub>		$bw^+ bw st^+ st$
	Темно-красные (дикий тип)		

$F_2$     9  $bw^+ bw st^+ st$  : 3  $bw^+ - st st$  : 3  $bw bw st^+ -$  : 1  $bw bw st st$   
 Темно-красные    Ярко-красные    Коричневые    Белые

Биохимический механизм взаимодействия аллелей генов ( $bw$  и  $st$ ) исследован достаточно подробно. У дрозофилы окраска глаз обусловлена синтезом двух пигментов красного и бурого. Рецессивный аллель  $bw$  в гомозиготе прерывает синтез красного пигмента, поэтому глаза содержат только бурый пигмент. Рецессивный аллель  $st$  в гомозиготе блокирует синтез бурого пигмента, вследствие чего глаза содержат только красный пигмент. Когда в дигетерозиготе оказываются нормальные аллели обоих генов, синтезируются оба пигмента. Гомозиготность по двум рецессивным аллелям прерывает синтез и красного и бурого пигментов и глаза оказываются белыми.

### Пример решения задачи

**Задача.** От скрещивания двух растений кукурузы – с красными морщинистыми и белыми гладкими зёрнами – в первом поколении все растения имели пурпурные гладкие зёрна. Во втором поколении произошло следующее расщепление:

840 пурпурных гладких  
 280 пурпурных морщинистых  
 378 белых гладких  
 123 белых морщинистых  
 273 красных гладких  
 89 красных морщинистых  
 1983

Как наследуются признаки? Определите генотипы исходных растений и гибридов  $F_1$ .

**Решение:**

1. Анализируем наследование каждого признака:

1) Окраска зерен

В F<sub>2</sub> – расщепление:

Пурпурные	Красные	Белые
840	273	378
<u>280</u>	<u>89</u>	<u>123</u>
1120	362	501

Соотношение фенотипов не соответствует расщеплению при моногенном наследовании 1 : 2 : 1, поэтому предполагаем дигенное наследование признака. Находим величину одного возможного сочетания гамет –  $1983 : 16 = 123,9$ . Расщепление в опыте –  $1120 : 123,9 = 9,1$ ;  $362 : 123,9 = 2,9$ ;  $501 : 123,9 = 4,0$ , то есть примерно 9 : 3 : 4.

Следовательно, окраска зерен определяется двумя генами, взаимодействующими по типу комплементарности.

**Вводим обозначение аллелей:** наличие в генотипе доминантных генов *A* и *B* детерминирует пурпурную окраску, ген *A* обуславливает красную окраску, доминантный ген *B* не имеет собственного фенотипического проявления и объединяется по фенотипу с рецессивной гомозиготой (*aavv*):

*AB* – пурпурная окраска

*Av* – красная окраска

*aB* – белая окраска

*av* – белая окраска.

Поскольку в F<sub>1</sub> наблюдается единообразие, родительские формы гомозиготны по обоим генам. Генотип P<sub>1</sub> – *AAbb*, генотип P<sub>2</sub> – *aaBB*.

Генотип гибридов F<sub>1</sub> – *AaBb*,

F<sub>2</sub>: 9 A\_B\_ пурпурные  
 3 A\_bb красные  
 3 aaB\_ белые  
 1 aabb белые  
 9 : 3 : 4

2) Форма зерна

В F<sub>2</sub> расщепление:

Гладкие	Морщинистые
840	280
378	123
<u>273</u>	<u>89</u>
1491	492

Расщепление соответствует двум фенотипическим классам с преобладанием гладкой формы зерен примерно в три раза. Предполагаем моногенное наследование. Находим величину одного возможного сочетания гамет:  $1983 : 4 = 495,7$ . Расщепление в опыте:  $1491 : 495,7 = 3,1$ ,  $492 : 495,7 = 0,9$ , т.е. примерно 3 : 1.

Вводим обозначение аллелей: C – гладкая форма, c – морщинистая. Генотипы исходных растений: CC – гладкие, cc – морщинистые, гибридов F<sub>1</sub> – Cc.

2. Определяем теоретически ожидаемое соотношение в F<sub>2</sub>, применяя правило произведения вероятностей.

(9 : 3 : 4) (3 : 1) = 27 : 9 : 9 : 3 : 12 : 1  
 пурпурн. пурпурн. красн. красн. белые белые  
 глад. морщин. глад. морщин. глад. морщин.

3. Проверяем соответствие фактических данных теоретически рассчитанному соотношению методом хи-квадрат ( $\chi^2_{\text{табл}} = 11,07$ ).

4. Выводы: 1. Окраска зерен контролируется двумя независимо наследуемыми генами, взаимодействующими по типу комплементарности, с расщеплением 9 пурпурные : 3 красные : 4 белые.

2. Форма зерна контролируется одним геном с доминированием круглой формы над морщинистой.

3. Генотипы исходных растений: красные морщинистые –  $AAbbcc$ , белые гладкие –  $aaBBCC$ , гибридов  $F_1$  –  $AaBbCc$ .

4. Признаки окраска и форма зерна наследуются независимо.

### Задачи для решения

**Задача 1.** Допустим, у груши обыкновенной (*Pyrus communis* L.) окраска цветков может быть белой, красной и лососево-красной. Она обуславливается комплементарным взаимодействием генов  $L$  и  $P$ . Красная окраска цветков проявляется, если в генотипе содержатся аллели  $L_P_$ , розовая  $llP_$ , в остальных случаях – белая. Какова вероятность появления потомков с белой окраской цветков от скрещивания растений с генотипами  $LLPp$  и  $llPp$ .

**Задача 2.** У душистого горошка известны два разных доминантных гена  $C$  и  $P$ , каждый из которых в отдельности обуславливает белую окраску цветков. Пурпурная окраска получается при наличии обоих этих генов. При генотипе  $ccpp$  растения имеют также белую окраску.

Не приводя схемы скрещивания, напишите все возможные генотипы растений с белыми и пурпурными цветками. От скрещивания, каких двух белоцветковых растений все растения  $F_1$  будут иметь пурпурные цветки? Докажите расщепление в  $F_2$ .

**Задача 3.** У люцерны известно несколько типов окраски цветков. От скрещивания растений с пурпурными цветками с растениями желтоцветковыми

все растения  $F_1$  оказались с зелеными цветками. В  $F_2$  получили следующие результаты:

- 169 растений с зелеными цветкам
- 64 растения с пурпурными цветками
- 68 растений с желтыми цветками
- 19 растений с белыми цветками

Определить генотипы исходных растений. Определить теоретически ожидаемое расщепление в  $F_2$ . Рассчитать  $\chi^2$  (хи-квадрат).

**Задача 4.** У растений лука для получения окрашенных луковиц необходимо наличие доминантного гена  $C$ . При гомозиготности по рецессивному аллелю этого гена окраска луковиц белая. В присутствии доминантного гена  $C$  другая пара аллелей определяет цвет луковиц – красный ( $R$ ) или желтый ( $r$ ).

Краснолуковичное растение скрещивалось с желтолуковичным. В потомстве от этого скрещивания получены растения с красными, желтыми и белыми луковицами.

Определить генотипы исходных растений и соотношение растений с той или иной окраской луковиц в полученном потомстве.

**Задача 5.** При скрещивании двух карликовых растений кукурузы было получено потомство нормальной высоты. В  $F_2$  от скрещивания между собой растений  $F_1$  было получено 452 растения нормальной высоты и 352 карликовых. Предложите гипотезу, объясняющую эти результаты, определите генотипы исходных растений.

**Задача 6.** При скрещивании растений фасоли с белыми семенами с растениями, дающими коричневые семена, в первом поколении все семена оказались пурпурными, а во втором – 560 пурпурных, 188 коричневых и 265 белых. Как это можно объяснить? Определите генотипы исходных форм.

**Задача 7.** При скрещивании растений тыквы с дисковидной формой плода в потомстве было получено 121 растение с дисковидной формой плода, 77 – со

сферической и 12 – с удлинённой. Объясните расщепление, определите генотипы исходных форм. Как наследуется признак? Какое расщепление вы ожидаете получить в анализирующем скрещивании? Какое растение будете использовать в качестве анализатора?

**Задача 8.** От скрещивания растений ржи с красными ушками на листьях и желтым зерном с растениями с белыми ушками и белым зерном в  $F_1$  получили растения с красными ушками и зеленым зерном, в  $F_2$  произошло расщепление:

360 с красными ушками и зеленым зерном
117 с красными ушками и желтым зерном
164 с красными ушками и белым зерном
122 с белыми ушками и зеленым зерном
42 с белыми ушками и желтым зерном
<u>54</u> с белыми ушками и белым зерном
859

Как наследуются признаки? Определите генотипы исходных растений.

### 3.2. Эпистаз (эпистатическое взаимодействие)

**Эпистаз** – тип неаллельного взаимодействия генов, при котором ген одной аллельной пары подавляет действие генов другой пары.

Ген, подавляющий действие другого неаллельного гена и не имеющий собственного фенотипического проявления, называется **ингибитором** или **супрессором** и обозначается буквами **I** и **S** соответственно.

У растений чаще ингибирующее действие оказывает доминантный ген неаллельной пары, имеющий собственное фенотипическое проявление. В этом случае подавляющий ген называется **эпистатическим**, а подавляемый – **гипостатическим**.

Для данного типа взаимодействия характерны следующие формулы расщепления:

– при доминантном эпистазе 12 : 3 : 1 и 13 : 3;

– при рецессивном эпистазе 9 : 3 : 4.

Видоизменение формулы  $9 A\_ B\_ : 3 A\_ vv : 3 aa B\_ : 1 aavv$  при эпистазе происходит по-другому в отличие от комплементарного взаимодействия генов – увеличивается доля особей с фенотипом эпистатического гена или ингибитора, которое составляет 12 и 13 единиц расщепления.

При отношении 12 : 3 : 1 видоизменение происходит следующим образом:  $12 [9 A\_ B\_ + 3 A\_ vv] : 3 aaB\_ : 1 aavv$ , т.е. в один фенотипический класс объединяются типы потомства составляющие 9 единиц расщепления ( $A\_ B\_$ ) и 3 единицы ( $A\_ vv$ ), Они неотличимы друг от друга, так как доминантный ген  $A$  **эпистатичен** по отношению к гену  $B$  (доминантный аллель одного локуса ( $A$ ), маскирует экспрессию аллелей другого локуса ( $B$ ), или ген  $B$  **гипостатичен** по отношению к гену  $A$ . Отсутствие у двойного рецессива ( $aavv$ ) доминантных генов  $A$  и  $B$  приводит к образованию другого проявления признака, которого не было ни среди родительских форм, ни в  $F_1$ .

Расщепление в отношении 13 : 3 происходит в результате влияния супрессоров ( $S$ ) или ингибиторов ( $I$ ), которые не дают возможности определенным доминантным генам осуществить свое нормальное действие:

$$13 [9 I\_ C\_ + 3 I\_ cc + 1 iicc] : 3 ii C\_$$

Расщепления такого типа довольно редки, и были обнаружены в нескольких родах растений и у кур.

В ряде случаев отдельные гены не проявляют своего действия фенотипически, если не взаимодействуют с другими неаллельными генами. Такой тип взаимодействия называется **криптомерией**, а ген, присутствие которого в генотипе необходимо для фенотипического проявления признака, можно назвать **геном–проявителем**. Так у льна доминантный аллель  $B$  определяет голубую окраску, рецессивный аллель  $b$  – розовую. Но для

проявления не-обходимо наличие в генотипе доминантного аллеля *A* (проявителя). Его отсутствие в генотипе определяет белую окраску цветков.

P	<i>AAvv</i>	x	<i>aaBB</i>
	Розовоцветковые растения		Белоцветковые растения
	F <sub>1</sub> <i>AaVv</i>		
	Голубоцветковые растения		

F<sub>2</sub> 9 *A\_ B\_* голубоцветковые : 3 розовоцветковые *A\_ vv* : 4 розовоцветковые  
[3 *aaB\_* + 1 *aavv*]

Выяснение биохимической основы признака позволяет правильно определить тип наследования. В противном случае наследование одного и того признака может быть объяснено разными типами взаимодействия генов, но без генетического анализа нельзя понять наследственной детерминации развития этих признаков.

### Пример решения задачи

**Задача.** При скрещивании растений льна с гладкой формой лепестков в первом поколении все растения имели гладкие лепестки, а во втором среди 632 растений 125 имели гофрированную форму лепестков, остальные – гладкую. Как наследуется признак? Каковы генотипы исходных растений и растений F<sub>1</sub>?

### Решение:

1. В F<sub>1</sub> наблюдается единообразие, по-видимому, исходные растения ГОМОЗИГОТНЫ.

2. В  $F_2$  расщепление не соответствует расщеплению при моногенном наследовании  $3 : 1$ , поэтому предполагаем дигенное наследование.

Находим величину одного возможного сочетания гамет:  $632 : 16 = 39,5$ .  
Расщепление в опыте:  $507 : 39,5 = 12,8$ ;  $125 : 39,5 = 3,2$ , т.е. примерно  $13 : 3$ .

Следовательно, форма лепестков определяется взаимодействием двух пар генов по типу доминантного эпистаза.

Вводим обозначения: ген  $B$  обуславливает гофрированную форму лепестков, ген  $b$  – гладкую, ген  $A$  – супрессор, подавляющий проявление неаллельного гена  $B$ , а ген  $a$  не оказывает влияние на форму лепестков:

$Ab$  – гладкая форма

$aB$  – гофрированная

$AB$  – гладкая форма

$ab$  – гладкая форма

Поскольку исходные растения с гладкими лепестками гомозиготны, то в генотипе одного из них должен присутствовать доминантный аллель  $A$  и  $B$  –  $AABB$ , а в генотипе другого два рецессивных аллеля –  $aabb$ , растения  $F_1$  – дигетерозиготны  $AaBb$ .

Выводы:

1) Форма лепестков у льна контролируется двумя генами, взаимодействующими по типу доминантного эпистаза с расщеплением  $13 : 3$ .

2) Генотипы исходных растений:  $AABB$ ,  $aabb$  – гладкие лепестки, генотип гибридов  $F_1$  –  $AaBb$  – гладкие лепестки.

### Задачи для решения

**Задача 1.** У сортов яблони домашней *Malus domestica* Borkh. основная окраска кожицы плода бывает, красной, желтой и зеленой. Красная окраска (синтез антоцианов) обусловлена доминантным аллелем  $A$ , желтая (синтез

флавонов) – рецессивной аллелью *a*. Доминантный аллель *B* нейтрален, тогда как рецессивный аллель *b* эпистатичен, определяя зеленую окраску (синтез хлорофиллов).

Определите соотношение гибридов от скрещивания зеленоплодного сорта с генотипом *AAbb* и красноплодного дигетерозиготного *AaBb*.

**Задача 2.** Скрестив растения овса с черными и белыми чешуями зерна, в первом поколении получили растения с черными чешуями, а во втором – 418 с черными, 100 с серыми и 42 с белыми. Объясните расщепление. Как наследуется окраска чешуй у овса? Каковы генотипы исходных растений?

**Задача 3.** Растение тыквы, имеющее белые плоды, от скрещивания с растением такого же фенотипа дало потомство, в котором  $\frac{3}{4}$  особей имели белые плоды,  $\frac{3}{16}$  – желтые и  $\frac{1}{16}$  – зеленые.

Определите генотипы родителей и докажите полученное расщепление.

**Задача 4.** У некоторых линий кукурузы окраска зерновки наследуется по типу эпистаза. Доминантный ген *A* обуславливает пурпурную окраску зерновки, его рецессивный аллель – белую. Ген-ингибитор в доминантном состоянии (*I*) подавляет проявление пурпурной окраски и в его присутствии зерновки белые. Рецессивный ген *i* не оказывает влияния на проявление окраски.

Скрещивались гомозиготные растения, имеющие пурпурное зерно с белозерным, гомозиготными по аллельным генам.

Определите генотипы исходных растений и  $F_1$ . Определите теоретически ожидаемое расщепление в  $F_2$ .

### 3.3. Полимерное действие генов

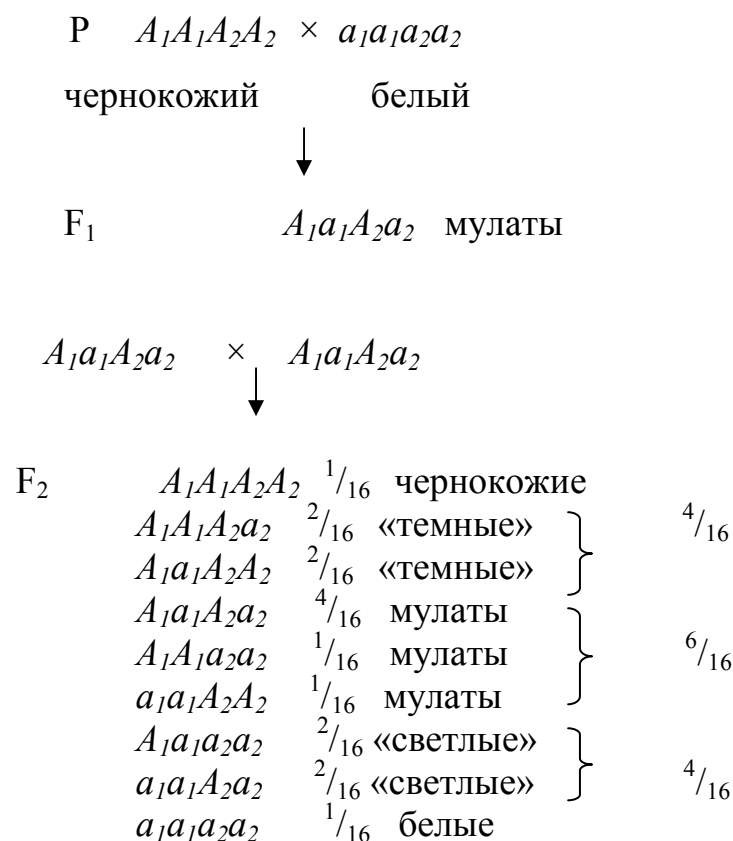
Неаллельные гены, вызывающие сходные эффекты по проявлению одного и того же признака, называются **полимерными** (от греч. *polimeria* – многомерность).

Поскольку полимерные гены однозначно влияют на один и тот же признак, принято обозначать их одной и той же буквой с указанием индекса для разных членов, например,  $R_1, R_2$  и  $r_1, r_2$  ( $A_1, A_2$  и  $a_1, a_2$ ).

С данным типом взаимодействия генов связано наследование **количественных признаков**. По количественным признакам, наследуемым полимерно, в  $F_2$  не наблюдается расщепления на определенные, легко отличимые фенотипические классы, как это имеет место в случае альтернативно наследуемых признаков, так называемых **качественных**. Поэтому количественные признаки необходимо измерять, взвешивать, подсчитывать, то есть оценивать в количественном выражении.

При полимерном взаимодействии генов степень проявления признака зависит от дозы, числа доминантных генов. Максимальное выражение признака будет наблюдаться у генотипа  $A_1A_1A_2A_2$  – количество доминантных аллелей 4, так как полимерные гены действуют **аддитивно** (эффект суммируется). Минимальное выражение признака будет наблюдаться у генотипа  $a_1a_1a_2a_2$  – количество доминантных аллелей нуль. При дигенном контроле признака (двумя парами полимерно действующих генов) ряд распределения фенотипических классов в  $F_2$  имеет следующий вид –  $1 : 4 : 6 : 4 : 1$ , что соответствует частотам генотипов с разным количеством доминантных генов.

По типу кумулятивной полимерии наследуется пигментация кожи у человека. Например, в потомстве у чернокожего мужчины и белой женщины (или наоборот) рождаются дети с промежуточным цветом кожи – мулаты. У супружеской пары мулатов рождаются дети с цветом кожи от черного до белого, что определяется числом доминантных аллелей в генотипе:



### Пример решения задачи

**Задача.** Имеется сорт ячменя, дающий 6 г зерна на растение, и сорт, дающий 12 г. При скрещивании этих сортов в F<sub>1</sub> наблюдается промежуточный фенотип, в среднем 9 г. У 250 растений F<sub>2</sub> масса зерна варьирует от 6 до 12 г на растение. Четыре растения имели массу 6 г, четыре других – 12 г. Сколько генов определяют данный признак? Определите генотипы всех растений.

**Решение:**

В данном примере наблюдается взаимодействие генов по типу кумулятивной полимерии.

Так как 4 растения составляют примерно  $1/64$  потомства  $F_2$ , данный признак определяют 3 гена, поскольку  $4^3 = 64$  комбинации гамет дает тригетерозигота -  $A_1A_1A_2a_2A_3a_3$ :

$$\begin{array}{l}
 P: \quad A_1A_1A_2A_2A_3A_3 \quad \times \quad a_1a_1a_2a_2a_3a_3 \\
 \quad \quad \quad 12 \text{ г} \quad \quad \quad \downarrow \quad \quad \quad 6 \text{ г} \\
 F_1: \quad \quad \quad A_1a_1A_2a_2A_3a_3 \\
 \quad \quad \quad \quad \quad \quad \quad 9 \text{ г} \\
 F_2: \quad A_1A_1A_2A_2A_3A_3, \quad A_1A_1A_2A_2A_3a_3 \text{ и т.д.}, \\
 \quad \quad \quad 1/64 - 12 \text{ г} \quad \quad \quad 6/64 - 11 \text{ г} \\
 \\
 \quad A_1A_1A_2a_2A_3a_3 \text{ и т.д.}, \quad A_1A_1A_2a_2a_3a_3 \text{ и т.д.}, \\
 \quad \quad \quad 15/64 - 10 \text{ г} \quad \quad \quad 20/64 - 9 \text{ г} \\
 \\
 \quad A_1A_1a_2a_2a_3a_3 \text{ и т.д.}, \quad A_1a_1a_2a_2a_3a_3 \text{ и т.д.}, \\
 \quad \quad \quad 15/64 - 8 \text{ г} \quad \quad \quad 6/64 - 7 \text{ г} \\
 \\
 \quad a_1a_1a_2a_2a_3a_3 \\
 \quad \quad \quad 1/64 - 6 \text{ г}
 \end{array}$$

Ряд распределения  $1 : 6 : 15 : 20 : 15 : 6 : 1$  можно определить по треугольнику Паскаля.

### Задачи для решения

**Задача 1.** Допустим, у лиственницы сибирской плотность от 620 до 725 кг/м<sup>3</sup> определяется двумя парами полимерных генов.

Различают следующие типы плотности древесины лиственницы сибирской: рыхлая – меньше 620 кг/м<sup>3</sup>, средней плотности – 620–650 кг/м<sup>3</sup>, выше средней – 650–680 кг/м<sup>3</sup>, плотная – 680–720 кг/м<sup>3</sup>, очень плотная – больше 725 кг/м<sup>3</sup>.

Скрестили два организма  $A_1A_1a_2a_2 \times a_1a_1A_2A_2$ . Какую максимально возможную плотность древесины могут иметь растения F<sub>1</sub>? Каким будет соотношение в F<sub>2</sub>?

**Задача 2.** У кукурузы длина початков контролируется двумя парами полимерно действующих генов. Каждый доминантный ген обуславливает 5 см длины початка, рецессивный ген – 2 см.

При каком генотипе растения будут иметь максимальную длину початка, и при каком минимальную? Какая длина початка будет у гибридов, полученных от скрещивания этих растений? Какое расщепление по этому признаку можно ожидать в F<sub>2</sub>?

**Задача 3.** Высота растений пшеницы обусловлена тремя парами генов, действующих по типу полимерии. При гомозиготности по всем трем рецессивным генам растения имеют высоту 18 см. От скрещивания таких растений с растениями, имеющими максимальную высоту, все гибриды оказались высотой в 69 см. Затем гибридные растения скрещивали с обеими родительскими формами.

Определить фенотипы потомков от этих скрещиваний и их соотношение.

**Задача 4.** Растение, гомозиготное по трем парам рецессивных генов, имеет высоту 32 см, а гомозиготное по доминантным аллелям этих генов имеет высоту 50 см. Принимаем, что влияние отдельных доминантных генов на рост во всех случаях одинаково и их действие суммируется. В F<sub>2</sub> от скрещивания этих растений получено 192 потомка. Сколько из них будет иметь генетически обусловленный рост в 44 см?

**Задача 5.** Изучение наследования длины цветка самоопыляющегося табака показало, что этот признак контролируется 4 парами несцепленных генов.

Какая часть растений  $F_2$  будет иметь такую же длину цветка, как и гомозиготные по всем доминантным и рецессивным аллелям родительские формы (длина цветка рецессивной формы 40 мм, доминантной формы – 93 мм)?

**Задача 6.** Зеленое растение кукурузы при самоопылении дает около  $15/16$  зеленых и около  $1/16$  белых (летальных) семян. Объясните эти результаты, определите генотип исходного растения.

### Контрольные вопросы

1. Дайте определение аллельному взаимодействию генов.
2. Дайте определение термину – локус. Покажите расположение аллельных генов.
3. Как Вы понимаете аллельное и неаллельное взаимодействие генов?
4. К какому типу взаимодействия относятся доминирование и сверхдоминирование?
5. В каких случаях образуется серия аллелей? Напишите все возможные генотипы, если имеется серия из четырех аллелей.
6. К какому типу взаимодействия относится множественный аллелизм?
7. Назовите типы взаимодействия неаллельных генов.
8. Как Вы понимаете комплементарное взаимодействие генов?  
Приведите схему скрещивания.
9. Объясните формулу расщепления 9 : 7. Приведите схему скрещивания.
10. Объясните формулу расщепления 9 : 6 : 1, приведите схему скрещивания.
11. Как Вы понимаете эпистатическое взаимодействие генов

12. Объясните формулу расщепления 12 : 3 : 1. Приведите схему скрещивания.
13. К какому типу взаимодействия относится полимерное действие генов?
14. Какие признаки называются количественными? Отличие количественных признаков от качественных.
15. При каком типе взаимодействия наблюдается варьирование окраски от темно-красной до бледно красной. Приведите генотипы растений с данными генотипами. С какой частотой они возникают?
16. Объясните формулу расщепления 15 : 1. Приведите схему скрещивания.
17. Объясните расщепление 63 : 1.
18. Объясните появление озимых форм от скрещивания растений ярового типа развития.
19. Что такое плейотропное действие гена. Приведите примеры.
20. Дайте определение понятию трансгрессия. Приведите схему скрещивания, объясняющую появление трансгрессивных форм.
21. Какую роль играют гены–модификаторы.
22. Что такое пенетрантность и экспрессивность?
23. Норма реакции.

## Ключевые термины и понятия

Взаимодействие генов	Супрессор
Аллельные гены	Полимерия
Доминирование	Кумулятивная полимерия
Сверхдоминирование	Некумулятивная полимерия
Кодоминирование	Количественный признак
Множественный аллелизм	Непрерывная изменчивость
Неаллельные гены	Трансгрессия
Комплементарность	Плейотропия
Эпистаз	Летальные аллели
Гипостатичный ген	Гены-модификаторы
Эпистатичный ген	Пенетрантность
Ингибитор	Экспрессивность
	Норма реакции

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Абрамова Э.В. Практикум по генетике / Э.В. Абрамова – Л.: Агропромиздат, Ленингр. отд-ние, 1992.- 224 с.
2. Айала Ф. Современная генетика / Ф. Айала, Дж. Кайгер. – М: Мир, 1987.- Т. 1 –295 с.
3. Вилли К. Биология / К. Вилли, В. Детье. - М.: Мир, 1974. – 822 с.
4. Гершкович И. Генетика. / И. Гершкович – М.: Наука. 1968. – 702 с.
5. 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.
6. Грин Н. Биология / Н. Грин, Л. Стаут, Д. Тейлор. - М.: Мир, 1990.- Т. 3. - 374 с.
7. Иванова С.В. Практикум по генетике / С.В Иванова, Л.И. Долгодворова, И.В. Потоцкая, И.А. Фесенко, Л.С. Большакова// Уч. Пособие. – М.: ФГОУ ВПО РГАУ – МСХА им. К.А. Тимирязева, 2007.- 204 с.
8. Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции. / С.Г. Инге-Вечтомов.- СПб.: Н-Л, 2010. - 720с.
9. Клаг У. Основы генетики / У. Клаг, М. Каммингс. – М.: Техносфера, 2007. – 895 с.
10. Лобашев М. Е. Генетика. / М. Е. Лобашев - Л.: Изд-во Ленингр. ун-та., 1967. – 751 с.
11. Любавская А.Я. Лесная селекция и генетика. Конспект лекций: учеб. пособие / А.Я. Любавская. – М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2007. - 270 с.
12. Мюнтцинг А. Генетика. / А. Мюнтцинг. - М.: Мир, 1967. – 495 с.
13. Орлова Н.Н. Генетический анализ. Учеб. пособие. – М.: Изд-во МГУ, 1991. – 318 с.
14. Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. – Минск, Вышеш. шк., 1974. – 448 с.

15. Царев А.П. Генетика лесных древесных растений: учеб / А.П. Царев, С.П. Погиба, Н.В. Лаур. – М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2010. - 381 с.

16. Цильке Р. А. Прикладная генетика: курс лекций /Р.А. Цильке. Новосиб. гос. аграр. ун-т. – Новосибирск, 2006. –390 с.

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
1. ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ. МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ.....	4
1.1. Анализ расщепления гибридов $F_2$ .....	6
1.2. Наследование признаков в моногибридном скрещивании.....	15
Задачи для решения .....	23
Контрольные вопросы.....	25
2. ЗАКОНЫ НАСЛЕДОВАНИЯ. ДИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ....	26
2.1. Анализ расщепления гибридов $F_2$ .....	28
2.2. Наследование признаков в дигибридном и полигибридном скрещиваниях.....	32
Задачи для решения .....	35
Контрольные вопросы.....	38
Ключевые термины и понятия.....	40
3. НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ ПРИ НЕАЛЛЕЛЬНОМ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ГЕНОВ.....	41
3.1. Комплементарное взаимодействие (взаимодополнение).....	42
Задачи для решения .....	47
3.2. Эпистаз (эпистатическое взаимодействие) .....	49
Задачи для решения .....	52
3.3. Полимерное действие генов.....	53
Задачи для решения .....	56
Контрольные вопросы.....	58
Ключевые термины и понятия.....	60
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	61

Составитель  
Кондратьева Инесса Витальевна

**ГЕНЕТИКА**  
**Закономерности наследования**  
**признаков**

Методические указания  
для практических занятий и самостоятельной работы

Редактор Т.К. Коробкова  
Компьютерная верстка

Подписано в печать 2015 г.  
Формат 60x84 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Объем уч.-изд. л., усл. печ. л.  
Бумага офсетная. Заказ № . Тираж 100 экз. Изд. №

---

Отпечатано в издательстве  
Новосибирского государственного аграрного университета  
630039, Новосибирск, ул. Добролюбова, 160, каб. 106