

Министерство образования Республики Беларусь

Учреждение образования
«Международный государственный экологический
университет имени А.Д.Сахарова»



Факультет экологической медицины

Кафедра экологической и молекулярной генетики

СБОРНИК ЗАДАЧ ПО ГЕНЕТИКЕ

Учебно-методическое пособие

Минск
2012

УДК 575(076.1)
ББК 28.04
М80

*Рекомендовано УМО вузов Республики Беларусь по экологическому образованию
(протокол № 3 от 14 июня 2011 г.)*

Составители:

М. С. Морозик, профессор кафедры экологической и молекулярной генетики;
П. М. Морозик, доцент кафедры экологической и молекулярной генетики
МГЭУ им. А.Д.Сахарова

Рецензенты:

доцент кафедры генетики и биотехнологии Белорусского государственного университета, к.б.н. *Глушен С. В.*
зав. кафедрой экологической и молекулярной генетики Международного государственного экологического университета имени А.Д.Сахарова,
профессор, д.б.н. *Мельнов С. Б.*

М80 Сборник задач по генетике: учебно-методическое пособие / сост. М. С. Морозик, П. М. Морозик. - Минск: МГЭУ им. А.Д.Сахарова, 2012. – 80 с.

ISBN 978-985-551-034-6.

Методическое пособие разработано на основании базовой программы по Общей и экологической генетике и предназначено для проведения практических занятий в объеме 30 часов для студентов, изучающих курс генетики в рамках специальностей Медицинская экология и Медико-биологическое дело.

УДК 575(076.1)
ББК 28.04

ISBN 978-985-551-034-6

© Международный государственный
экологический университет
имени А.Д.Сахарова, 2012

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	5
Генетическая символика	5
1 Моногибридное скрещивание	8
1.1 Общие понятия	8
1.2 Генетическая «азбука»	9
1.3 Решение задач	10
1.3.1 Полное доминирование	10
1.3.2 Неполное доминирование	13
1.3.3 Кодоминантность	14
1.3.4 Сверхдоминирование	15
1.3.5 Градуальное действие гена	15
1.3.6 Плейотропное действие гена	17
1.4 Методология решения задач по моногибридному скрещиванию	18
1.4.1 Примеры решения задач	18
1.5 Задачи по моногибридному скрещиванию	20
2 Дигибридное и полигибридное скрещивания	24
2.1 Анализ формирования гамет и генетический анализ методов получения потомства	24
2.2 Анализ генотипов	25
2.3 Анализ фенотипов	26
2.4 Примеры решения задач	27
2.5 Задачи по ди- и полигибридному скрещиванию	29
3 Взаимодействие генов	33
3.1 Общие понятия	33
3.2 Кооперация (новообразование)	33
3.3 Комплементарное взаимодействие	35
3.4 Эпистаз	38
3.5 Криптомерия	40
3.6 Полимерия	41
3.7 Задачи по взаимодействию генов	43
4 Наследование признаков, сцепленных с полом	46
4.1 Определение (детерминация) пола	46
4.2 Сцепленное с полом наследование	46
4.3 Гетерогаметность мужского пола	47
4.4 Гетерогаметность женского пола	52
4.5 Голандрические признаки	53
4.6 Наследование признаков, частично сцепленных с полом	53
4.7 Определение пола уровнем ploидности хромосомного набора	54
4.8 Зависящие от пола признаки	54
4.9 Признаки, ограниченные полом	54
4.10 Задачи по наследованию признаков, сцепленных с полом	55

5 Сцепленное наследование	58
5.1 Определение силы сцепления	58
5.2 Задачи по анализу сцепленного наследования	60
5.3 Составление генетических карт хромосом	62
5.4 Задачи по составлению карт хромосом	65
6 Изменчивость	69
6.1 Множественный аллелизм	69
6.1.1 Задачи по множественному аллелизму	69
6.3 Полиплоидия	72
6.3.1 Задачи по полиплоидии	73
6.4 Задачи по модификационной изменчивости	74
7 Генетика популяций	76
7.1 Методы решения задач	76
7.2 Задачи по генетике популяций	76
Список литературы	79

ВВЕДЕНИЕ

Генетическая символика

Генетика изучает наследственность и изменчивость. Закономерности наследования признаков изучают с помощью генетического анализа, главный инструмент которого – гибридологический метод (проведение скрещиваний и анализ их результатов в потомстве).

Скрещивание двух генотипов обозначают знаком $\times$; впереди, после буквы Р (*parents*), записывают всегда генотип материнского организма, а затем отцовского. Именно поэтому нет необходимости всегда ставить в записи скрещиваний знаки ♀ (зеркало Венеры, символ женского пола) и ♂ (щит и копье Марса, символ мужского пола).

На второй строке (в случае необходимости, особенно на первом этапе обучения) записывают гаметы (G), иногда с индексами G_Р (гаметы родителей), G_{F1} (гаметы детей), G_{F2} (гаметы внуков) и т. д.

Генотипы потомков (гибридное поколение) записывают после буквы F (*filia, fils, filles* – дети) с соответствующими индексами: F₁ – дети (1 поколение), F₂ – внуки (2 поколение), F₃, F_n и т. д., а также F_b – потомки от бэккросса (возвратных скрещиваний гибридов F₁ с ♀ и ♂), F_a – потомки от анализирующего скрещивания (гибрид F₁ с рецессивной гомозиготой по всем анализируемым признакам) и др.

Следует отметить, что в генетическом анализе используются еще и реципрокные скрещивания, в которых признаки исходных форм (♀ и ♂) у матери и отца меняются (например: ♀ черная $\times$ ♂ белый и наоборот, ♀ белая $\times$ ♂ черный). Одно из этих скрещиваний называют прямым, а второе – обратным.

Гены обозначают обычно первой буквой названия впервые обнаруженной мутации соответствующего гена, причем, если мутация этого гена рецессивная (не проявляется в гетерозиготном состоянии), то с малой буквы пишут и ее название (*white* – белые глаза у дрозофилы), название гена – w. Если же мутация доминантная (проявляется в гетерозиготном состоянии), то и название гена пишут с большой буквы (мутация *Bar* – полосковидные глаза у дрозофилы, ген B).

Иногда название гена включает 2, 3 и более букв (*cn, vg, Antp* и другие мутации у дрозофилы).

У всех диплоидных организмов при записи генотипа надо отразить обе аллели (у тетраплоидных – все четыре). Дикую аллель записывают той же буквой, что и мутантную, но со знаком +, либо просто знаком +. Следует записывать согласно таблице:

Мутантная аллель	Дикая аллель	Доминирование
w (малая буква)	+ либо w ⁺	w ⁺ > w
B (большая буква)	+ либо B ⁺	B ⁺ < B
cn (с малой буквы)	+ либо cn ⁺	cn ⁺ > cn
Antp (с большой)	+ либо Antp ⁺	Antp ⁺ < Antp

Здесь > – знак доминирования (для обозначения доминирования одной аллели над другой обычно используют математические знаки > или <).

При записи генотипов обе аллели пишут либо рядом в строчку, либо в виде дроби, либо над и под линией, символизирующих пару гомологичных хромосом. Для гена А возможны варианты, представленные в таблице:

№	Генотипы	1 вариант	2 вариант	3 вариант
1	Доминантная гомозигота	AA	$\frac{A}{A}$	A//A
		$a^+ a^+$	$\frac{a^+}{a^+}$	$a^+//a^+$
		++	$\frac{+}{+}$	+//+
2	Гетерозигота	Aa	$\frac{A}{a}$	A//a
		$a^+ a$	—	$a^+//a$
		+a		+//a
3	Рецессивная гомозигота	aa		a//a
		aa		a//a
		aa		a//a

Скращение, в котором родительские формы отличаются друг от друга по одной паре анализируемых аллелей, называется моногибридным. Если же анализируется различие по двум парам аллелей (признаков), то скрещивание называется дигибридным, а по многим – полигибридным.

В случае локализации двух и более генов в одной и той же паре гомологичных хромосом, они записываются в общем числителе и знаменателе (одна простая «дробь»): ab/ab). Когда гены а и b наследуются независимо (расположены в разных парах хромосом), каждую пару аллелей записывают в виде отдельной «дроби», (т. е. получаем две простых: a/a и b/b).

При использовании серии множественных аллелей делают особую запись «с индексацией»: J^a , J^b , J^0 , A^1 и т. д. Обычно их перечень приводится в порядке их доминирования друг над другом. Например, серия множественных аллелей окраски шерсти у мышей:

A^y (желтая со светлым брюхом) > A^L (агути) > А (черная с подпалинами) > a^{ta} (черная).

При составлении родословных приняты следующие символы:

	лицо мужского пола		особь несет признак
	лицо женского пола	 или 	гетерозигота
	пол неизвестен		пробанд
	брак		бездетный брак



родственный брак



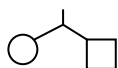
выкидыш



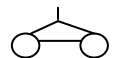
аборт



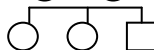
мертворожденный



дизиготные близнецы



монозиготные близнецы

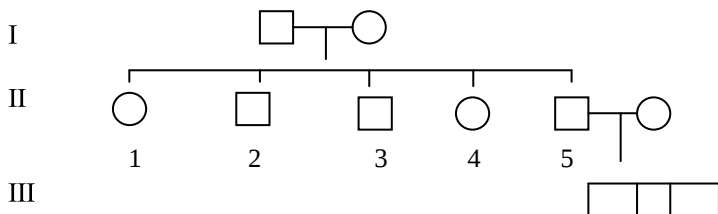


сibsы



умерший

Римскими цифрами обозначают поколения, арабскими – особи в каждом поколении:



Система записи скрещивания для проведения полного генетического анализа наследования приводится: а) в строку; б) записью в виде «дроби».

а) P: ♀ RR × ♂ rr

б) P: ♀ $\frac{R}{R}$ × ♂ $\frac{r}{r}$

G_p: (R) (r)

G_p: (R) (r)

F₁: Rr × Rr

F₁: $\frac{R}{r}$ × $\frac{R}{r}$

G_{F1}: (R) (R)
(r) (r)

G_{F1}: (R) (R)
(r) (r)

F₂ чаще всего определяют по решетке Пеннета, т. е. одним из методов получения потомства, представленным в таблице:

♀ \ ♂	R	r
R	RR	Rr
R	Rr	rr

Результаты моногибридного скрещивания (по обеим системам записи):

а) $\frac{1}{4}RR + \frac{2}{4}Rr + \frac{1}{4}rr$; б) $\frac{1}{4}\frac{R}{R} + \frac{2}{4}\frac{R}{r} + \frac{1}{4}\frac{r}{r}$.

Расщепление по генотипу (набору генов) 1 : 2 : 1, а расщепление по фенотипу (набору признаков: доминантных и рецессивных) 3 : 1. Такова система полного анализа наследования пары аллелей (признаков) и ее запись.

1 МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ

1.1 Общие понятия

Ген (наследственный фактор по Менделю) – это материальная субстанция (ДНК), которая передается по наследству (от родителей к потомкам) и обуславливает проявление признаков и свойств организма. Сложные признаки обычно контролируются несколькими генами, но в любом случае этот признак может быть разложен еще и на элементарные признаки – фены.

Фен – простой, далее не подразделяемый (по проявлению морфологический или физиологический, но в своей основе всегда биохимический) признак, отличающий данный организм от других. Совокупность всех признаков организма называется фенотипом.

Термин генотип используется для определения суммы анализируемых в данном скрещивании генов в узком смысле слова, либо в широком – для совокупности всех генов организма (или клетки).

Очевидно, что генотипы разных организмов всегда отличаются. Поэтому используют еще термин геном, представляющий собой совокупность всех генов, характерных для гаплоидного набора всех особей данного вида.

Гены локализованы в хромосомах. Характерные особенности хромосомного набора каждого биологического вида (число, форма, строение хромосом) называются кариотипом.

Локус – место расположения гена в кариотипе (хромосоме). Поскольку хромосомы парные, то гомологичные хромосомы имеют всегда два локуса, содержащие данный ген в каждой клетке диплоидного организма, т. е. две аллели. Таким образом, форма существования гена – аллель. Если обе аллели одинаковые, то это гомозиготное состояние, если разные, то – гетерозиготное состояние гена.

Две разные аллели при контроле проявления признака, т.е. в ходе экспрессии (функционирования), могут вступать в различные взаимодействия:

- 1) полное доминирование;
- 2) неполное доминирование;
- 3) кодоминантность;
- 4) сверхдоминантность;
- 5) градуальность действия гена.

В случае полного доминирования одна из аллелей (доминантная) в гетерозиготном состоянии полностью подавляет действие другой аллели (рецессивной). При этом обе аллели контролируют чаще всего свои особенные признаки (желтые и зеленые семена гороха), а степень проявления доминантной аллели в гомозиготном и гетерозиготном состояниях не отличается.

При неполном доминировании наблюдается промежуточное наследование: признак в гомозиготном состоянии проявляется вдвое сильнее, чем в гетерозиготном, а альтернативная аллель никак не проявляется.

Кодоминирование заключается в том, что каждая аллель имеет собственное фенотипическое проявление, а при совместном действии аллелей проявляется новый третий признак.

Градуальное действие гена проявляется в прямой зависимости степени выражения признака от числа доминантных аллелей, характер и сила действия которых идентичны.

Сверхдоминирование лежит в основе гетерозиса: гетерозигота по степени проявления признака превышает даже доминантную гомозиготу.

1.2 Генетическая «азбука»

Для диплоидного организма возможно только три типа генотипов по одному анализируемому признаку:

- 1) гомозигота доминантная (AA);
- 2) гетерозигота (Aa);
- 3) гомозигота рецессивная (aa).

Очевидно, что теоретически возможно только шесть различных вариантов комбинаций скрещиваний этих трех генотипов: 1) $AA \times AA$; 2) $aa \times aa$; 3) $AA \times aa$; 4) $Aa \times AA$; 5) $Aa \times Aa$; 6) $Aa \times aa$.

Проведем генетический анализ всех 6 комбинаций с учетом только фенотипов потомков, т. к. именно фенотип (внешне проявляющиеся признаки) обычно доступен для анализа. Первые четыре комбинации:

- 1) P: $AA \times AA$; 2) P: $aa \times aa$; 3) P: $AA \times aa$
F₁: все AA (домин.); F₁: все aa (рецесс.); F₁: все Aa (домин.);
- 4) P: $AA \times A_{-}$
F₁: все A₋ * (доминантные)

* A₋ – запись, отображающая только фенотип (доминантный), называется фенотипическим радикалом;

- 5) P: $Aa \times Aa$
F₁: $\frac{3}{4}A_{-}$ (домин.) + $\frac{1}{4}aa$ (рецесс.);
- 6) P: $Aa \times aa$
F₁: $\frac{1}{2}Aa$ (домин.) + $\frac{1}{2}aa$ (рецес.).

Согласно полученным в F₁ результатам, все шесть скрещиваний можно разделить на три группы:

1) *скрещивания, в результате которых в F₁ не наблюдаются расщепления по фенотипу*: скрещивания 1, 2, 3 (скрещивания гомозигот), а также 4 (бэккросс – возвратное скрещивание с доминантным родителем) никогда не дают расщепления по фенотипу;

2) *скрещивание двух гетерозигот* дает расщепление по фенотипу 3 : 1 ($\frac{3}{4}$ доминантных + $\frac{1}{4}$ рецессивных потомков);

3) *анализирующее скрещивание*, (гетерозиготы с рецессивной гомозиготой) дает расщепление по фенотипу 1 : 1 ($\frac{1}{2}$ потомков с доминантным + $\frac{1}{2}$ с рецессивным фенотипом).

Следовательно, всю эту генетическую «азбуку», включающую всего лишь 3 буквы (три возможных варианта комбинирования генотипов при скрещивании), можно суммировать в виде таблицы:

Параметры	Первая «буква»	Вторая	Третья
Родители	1) AA × AA; 2) aa × aa; 3) Aa × aa; 4) Aa × AA	5) Aa × Aa	6) Aa × aa
Потомки F ₁	1) AA; 2) aa; 3) Aa; 4) A-	$\frac{3}{4}A + \frac{1}{4}aa$	$\frac{1}{2}Aa + \frac{1}{2}aa$
Расщепление по фенотипу	нет	3 : 1	1 : 1
Коэффициенты	1	$\frac{3}{4} (\frac{1}{4})$	$\frac{1}{2}$

Коэффициенты, а точнее их знаменатели, отражают число возможных комбинаций гамет при скрещивании (одна, четыре и две комбинации).

1.3 Решение задач

1.3.1 Полное доминирование

Методические указания

Полным доминированием называется такой тип взаимодействий двух аллелей одного гена, при котором одна аллель (доминантная) подавляет проявление другой аллели (рецессивной), полностью исключая ее проявление в гетерозиготном состоянии: A > a (либо w⁺ > w, либо B⁺ < B).

Условно, в целях облегчения обучения методам решения задач по генетике, мы разделим их на два типа:

1) задачи I типа (прямые), в которых по известным генотипам родителей необходимо определить генотипы и фенотипы потомков;

2) задачи II типа (обратные), в которых по фенотипам потомков необходимо определить генотипы родителей и потомков, произвести расчеты возможного расщепления в потомстве или вероятности появления определенных типов потомков.

Обозначения: а – белая окраска цветков у гороха; А, а⁺(+) – красная. Этот признак контролируется парой аллелей, локализованной в одной паре аутосом.

Задачи I типа

Задача № 1. Определите фенотипы и генотипы потомков гетерозиготного красноцветкового растения гороха.

Решение. Поскольку горох является самоопылителем, то скрещивание будет иметь вид Р: Аа × Аа. При этом у гетерозиготного растения вероятность образования гамет (как женских, так и мужских), несущих доминантную и рецессивную аллели, будет одинакова и равна 0,5.

Гр: ♀ 0,5А; 0,5а; ♂ 0,5А; 0,5а.

Вероятности слияния аллелей в различных комбинациях также аналогичны, поэтому и вероятности появления всех четырех типов различных зигот тоже одинаковы и равны 0,25 (согласно теории вероятностей). Вероятность слияния мужских и женских гамет с рецессивными аллелями равна произве-

дению вероятностей появления гамет такого типа (при отсутствии препятствий к их слиянию). Поэтому $0,5 \cdot 0,5 = 0,25$ аа. Следовательно, потомки первого поколения следующие: $F_1: 0,25AA; 0,25Aa; 0,25Aa; 0,25aa$.

I II III IV

Проанализируем расщепление потомков по генотипу и фенотипу. По генотипу I тип является доминантными гомозиготами, второй и третий – гетерозиготами доминантными, а четвертый – гомозиготами рецессивными. По фенотипу потомки анализируемого гетерозиготного растения распределились в отношении: $1 : 2 : 1$ ($\frac{1}{4} + \frac{2}{4} + \frac{1}{4}$). Фенотип растений I, II и III типов будет доминантным, а IV – рецессивным, расщепление по фенотипу – $3 : 1$ ($\frac{3}{4} + \frac{1}{4}$).

Ответ. В потомстве гетерозиготного красноцветкового растения гороха будут растения двух фенотипов (доминантного – красноцветкового и рецессивного – белоцветкового) в отношении $3 : 1$ и всех трех генотипов в отношении $1 : 2 : 1$.

Задача № 2. Определите, какие потомки и в каких количествах появятся от скрещивания гетерозиготного красноцветкового растения гороха с белоцветковым.

Решение. Запись скрещивания: $P: Aa \text{ ♀} \times aa \text{ ♂}$.

Материнское гетерозиготное растение будет формировать два типа гамет с равными вероятностями, а отцовское гомозиготное – один тип (запись: $G: 0,5A + 0,5a$ ♀; и 1 (т. е. все) а ♂).

Вероятность появления различных комбинаций этих гамет:

$F_1: 0,5 Aa; 0,5 aa$. Расщепление и по генотипу, и по фенотипу $1 : 1$.

Ответ. Среди потомков, полученных в результате этого скрещивания, будет половина с доминантным фенотипом (красноцветковые) и половина с рецессивным (белоцветковые), а по генотипу – $\frac{1}{2}$ гетерозигот и $\frac{1}{2}$ рецессивных гомозигот. Такое скрещивание (гетерозигота с рецессивной гомозиготой) называют анализирующим.

Задача № 3. Определите, какая окраска цветков будет у растений гороха, полученных от самоопыления гомозиготных родительских форм с красными и с белыми цветками, а также от их скрещивания между собой.

Решение. Обе родительские формы гомозиготны, поэтому запись скрещиваний будет следующей:

– от самоопыления: 1) $P: AA \times AA$; 2) $P: aa \times aa$;

– от перекрестного опыления: $P: AA \times aa$.

Гомозиготные формы дают единственный тип гамет, и поэтому при их слиянии будет получен единственный тип потомков:

1) F_1 все AA ; 2) F_1 все aa ; 3) F_1 все Aa .

Ответ. 1. Красноцветковые гомозиготные растения дают только формы с красными цветками. 2. Все потомки растений с белыми цветками будут белоцветковыми (они всегда гомозиготны). 3. Все растения от скрещивания красноцветковых гомозиготных с белоцветковыми будут красноцветковыми (доминантный фенотип), но гетерозиготными по генотипу.

Общие выводы (для всех моногибридных скрещиваний):

1) при скрещивании двух гетерозигот наблюдается расщепление по фенотипу в F_1 в отношении 3 : 1;

2) при скрещивании гетерозиготы с рецессивной гомозиготой (анализирующее скрещивание) расщепление по фенотипу в F_1 будет в отношении 1 : 1;

3) при скрещивании любых гомозигот, а также доминантной гомозиготы с гетерозиготой расщепления по фенотипу в F_1 никогда не бывает.

Задачи II типа

Задача № 4. Определить генотипы родительских форм, если при скрещивании красноцветковых растений гороха в F_1 – F_5 были только красноцветковые.

Решение. Поскольку в течение пяти поколений не наблюдалось расщепления, исходные формы – гомозиготы (см. 1-ю букву генетического «алфавита»).

Ответ. Р: $AA \times AA$; F_1 : $AA \times AA$; F_2 : $AA \times AA$... $F_5 AA$.

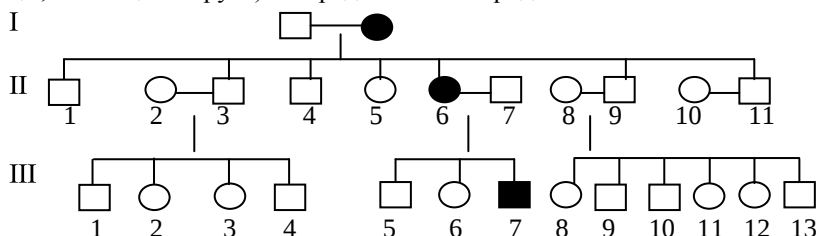
Задача № 5. Определить генотипы родительских форм, если при скрещивании двух красноцветковых растений в потомстве наблюдалось примерно $\frac{3}{4}$ красноцветковых и $\frac{1}{4}$ белоцветковых растений.

Решение. В потомстве двух одинаковых по фенотипу растений наблюдалось расщепление, значит родители не являются гомозиготами. Расщепление 3 : 1 означает, что скрещивались две гетерозиготы (см. 2-ю букву генетического «алфавита»).

Ответ. Р: $Aa \times Aa$; F_1 : $\frac{3}{4}A_$ и $\frac{1}{4}aa$, причем $\frac{3}{4}A_ = \frac{1}{4}AA + \frac{2}{4}Aa$.

Задачи по анализу родословных

Задача № 6. Определить способ наследования полидактилии (лишние пальцы, 6 пальцев на руке) по представленной родословной:



Решение. От брака здорового мужчины и женщины с полидактилией в потомстве появляются как здоровые потомки, так и с отклонением (наблюдается расщепление). Можно сделать вывод, что одна из родительских форм – гетерозигота, а другая – гомозигота, причем рецессивная (родители несут разные признаки). Чтобы определить какой из двух признаков является доминантным, обратим внимание на брак 8–9, где оба супруга и их шестеро детей здоровы (расщепления не наблюдается). Это означает, что все они являются рецессивными гомозиготами, в противном случае наблюдалось бы расщепление. Следовательно, нормальный признак – рецессивен, а полидактилия – доминантна.

Ответ. Полидактилия доминантна.

1.3.2 Неполное доминирование

Методические указания

Неполное доминирование – тип взаимодействия двух аллелей одного гена, при котором в гетерозиготном состоянии одна аллель не подавляет действие другой, а чаще всего наблюдается проявление промежуточного признака. Неполное доминирование нередко называют промежуточным наследованием, хотя между ними и существуют различия в биохимическом аспекте.

Обозначения. RR – красная окраска цветков у *Mirabilis* – ночной красавицы, rr – белая, Rr – розовая (промежуточная); BB – черная окраска оперения у кур, bb – белая, Bb – «голубая», андалузская, (т. е. не промежуточная!).

Задачи I типа

Задача № 7. Определите, какие генотипы и фенотипы ночной красавицы по окраске цветов появятся при ее скрещивании с растениями, имеющими розовые цветки.

Решение. Ход рассуждений подобен примеру полного доминирования (см. 1.3.1). Проведем скрещивание: P: Rr ♀ × Rr ♂. Получим гаметы и потомство: G: 0,5R + 0,5r ♀; и 0,5R + 0,5r ♂; F₁: 0,25RR; 0,5Rr; 0,25rr.

Проанализируем результаты. В потомстве наблюдается три фенотипа (красные, розовые и белые цветки) в отношении 1/4 : 1/2 : 1/4 и три генотипа (доминантная гомозигота, гетерозигота и рецессивная гомозигота) в том же соотношении, что является принципиальным отличием и особенностью неполного доминирования. Расщепление по фенотипу соответствует расщеплению по генотипу, поскольку каждый генотип имеет собственное фенотипическое проявление: доминантная гомозигота – доминантный фенотип, гетерозигота – промежуточный фенотип и рецессивная гомозигота – рецессивный фенотип.

Ответ. В результате скрещивания получается три генотипа и три фенотипа: красная, розовая и белая окраска цветков.

Задачи II типа

Задача № 8. Какие растения ночной красавицы можно использовать для получения семян, чтобы на следующий год вся клумба была только розовоцветковой?

Решение. Это случай неполного доминирования гена R, поэтому розовая окраска обусловлена гетерозиготностью. Чтобы получить только Rr, нужно скрестить красноцветковые RR с белоцветковыми rr и высеять их семена.

Ответ. P: RR×rr; F₁: Rr (розовые).

Задача № 9. Какие породы кур по окраске оперения необходимо скрестить, чтобы получить в потомстве особо ценных декоративных голубых андалузских кур?

Решение. Голубая (скорее светло-серая из-за содержания перьев с окраской черной и белой) окраска оперения у кур обусловлена наличием обоих генов: B и b (в гетерозиготном состоянии). Для получения андалузских кур необходимо скрестить черных и белых кур.

Ответ. P: BB×bb; F₁: Bb (голубые).

1.3.3 Кодоминантность

Методические указания

Кодоминантность – это тип взаимодействия двух аллелей одного гена, при котором каждая из аллелей проявляет свое действие независимо от другой аллели так, что фенотип оказывается результатом совместного и независимого действия обеих аллелей ($A' = A''$).

Прекрасным примером является взаимодействие двух аллелей (I^A и I^B) из трех (из серии множественных аллелей), контролирующих группы крови у человека.

Обозначения. I^A контролирует синтез и включение в мембраны эритроцитов антигена типа А (II гр. крови); I^B – антигена типа В (III гр.); (I^O антигены не синтезируются – I гр.). Наличие аллелей I^A и I^B (генотип I^{AB}) обуславливает синтез обоих антигенов (IV гр. крови).

Задачи I типа

Задача № 10. Определите, какие генотипы и фенотипы детей возможны в семье, если у отца третья, а у матери вторая группа крови, причем оба гетерозиготны.

Решение. Проведем генетический анализ наследования признака по разработанной ранее схеме: $P: I^A I^O \times I^B I^O$.

$$G_{\text{♀}}: 0,5 I^A; 0,5 I^O; \quad G_{\text{♂}}: 0,5 I^B; 0,5 I^O;$$

$$F_1: 0,25 I^A I^B; 0,25 I^A I^O; 0,25 I^B I^O; 0,25 I^O I^O.$$

$$IV \text{ гр.}; \quad II \text{ гр.}; \quad III \text{ гр.}; \quad I \text{ гр.}$$

Получено четыре возможных фенотипа: I, II, III и IV группа крови. Все генотипы, кроме I группы крови, гетерозиготны, а последний – рецессивная гомозигота. Обратим внимание на IV группу: здесь проявляется кодоминантное действие аллелей I^A и I^B .

Ответ. Равновероятно появление всех четырех групп крови у детей в этой семье.

Задачи II типа

Задача № 11. На ребенка с I группой крови в роддоме претендуют две родительские пары:

- 1 пара: мать с I, отец с IV группой крови;
- 2 пара: мать со II, отец с III группой крови.

Какой паре принадлежит ребенок?

Решение. Ребенок с I гр. крови по генотипу – $I^O I^O$. Такое сочетание аллелей возможно только в случае, если гаметы и отца, и матери будут содержать аллели I^O . Следовательно, эта комбинация генов могла осуществиться только при зачатии ребенка в случае второй пары, когда мать и отец гетерозиготы. Запишем схему скрещивания: $P: I^A I^O \times I^B I^O$; $G_{\text{♀}}: 0,5 I^A + 0,5 I^O$; $G_{\text{♂}}: 0,5 I^B + 0,5 I^O$; $\Rightarrow F_1: 0,25 I^O I^O$.

Очевидно, что первая супружеская пара претендовать на этого ребенка не может, т. к. у нее могут быть дети только со II и III группами крови:

$$P: I^O I^O \times I^{AB} I^{AB}; F_1: 50\% I^A I^O \text{ и } 50\% I^B I^O \text{ (у детей II и III гр. крови соотв.).}$$

Ответ. Ребенок принадлежит второй паре супругов.

1.3.4 Сверхдоминирование

Методические указания

Сверхдоминирование – это такой тип взаимодействия двух аллелей одного гена, при котором в гетерозиготном состоянии степень проявления признака выше, чем у любой из гомозигот, даже доминантной.

Таким образом, при совместном действии разные аллели активизируют свое действие и степень проявления признака увеличивается ($Aa \gg AA$).

Примером этого типа внутригенного взаимодействия может служить серия множественных аллелей, контролирующая рисунок на листьях белого клевера и размер их листочков.

Обозначения. V^{ba} – средняя длина листочков 10 мм с характерным рисунком; V^{by} – средняя длина листочков 7 мм с определенным рисунком; $V^{ba}V^{by}$ – средняя длина листочков 18 мм с рисунком промежуточным между гомозиготой $V^{ba}V^{ba}$ и гомозиготой $V^{by}V^{by}$ (то есть случай сверхдоминирования – превышения длины листочков у обеих гомозигот и даже их суммы); v – рецессивная аллель.

Примечание: мы анализируем только длину листочков (не затрагивая рисунок на листьях), причем, действие только трех из семи аллелей.

В качестве примера сверхдоминирования могут рассматриваться также и другие аллели в сериях множественных аллелей, доминирующие в серии аллелей над другими доминантными аллелями (например, аллель A^y желтой окраски шерсти у мышей), а также явление гетерозиса (дети выше родителей, гибриды более урожайные, чем их родительские формы).

Задачи I типа

Задача № 12. Определите средний размер листочков у белого клевера, полученного от скрещивания гетерозиготных растений с листочками 10 и 7 мм соответственно.

Решение. Определяем генотипы и записываем скрещивание: $P: V^{ba}v \times V^{by}v$; определяем гаметы: $G_{\text{♀}}: 0,5V^{ba} + 0,5v$; $G_{\text{♂}}: 0,5V^{by} + 0,5v$; получаем потомков: $F_1: 0,25V^{ba}V^{by}$; $0,25V^{ba}v$; $0,25V^{by}v$; $0,25vv$.

Ответ. Получено 4 типа фенотипов и генотипов в равных соотношениях. Из них для первого будет характерна сверхдоминантность (средний размер листочков 18 мм).

Задачи II типа

Задача № 13. Определите генотипы родителей и потомков белого клевера, если при скрещивании в F_1 получены растения с листочками средней длины 18 мм и характерным рисунком.

Решение. Все растения F_1 имеют одинаковый фенотип (характерный для гетерозиготного генотипа $V^{ba}V^{by}$), расщепления не наблюдается, поэтому очевидно (первая буква «алфавита»), скрещиваемые растения были гомозиготны.

Ответ. $P: V^{ba}V^{ba} \times V^{by}V^{by}$; F_1 : все $V^{ba}V^{by}$.

1.3.5 Градуальное действие гена

Методические указания

Градуальное (кумулятивное) действие – тип взаимодействия аллелей одного гена, при котором степень проявления признака усиливается при увеличении числа доминантных аллелей.

По механизму действия можно найти его общность с промежуточным наследованием, однако последнее обычно проявляется на диплоидном уровне, когда в наличии только две аллели одного гена, в то время как градуальность действия гена проявляется при наличии двух, трех и более аллелей.

Пример. Ген У в эндосперме (триплоидный уровень: в каждой клетке имеется по три аллели) кукурузы контролирует синтез витамина А.

Обозначения. При генотипе УУУ содержание витамина А – 7,50 ед.; при генотипе УУу – 5,00 ед.; при генотипе Ууу – 2,50 ед.; при генотипе ууу – 0,05 ед.

Задачи I типа

Задача № 14. Определите возможные варианты генотипов и фенотипов клеток эндосперма семян кукурузы по содержанию витамина А при скрещивании женских цветков растения с содержанием витамина А во всех зернах початков 7,50 ед. (назовем их условно женскими растениями (УЖР), т. к. в анализируемом скрещивании их пыльца не участвует) с мужскими цветками растений, зерна которых содержат в клетках эндосперма 2,50 ед. витамина А (назовем их условно мужскими растениями (УМР), поскольку в анализируемом скрещивании участвует только их пыльца). Известно, что женские цветки, УМР растений давших пыльцу, опылялись растением, семена которого содержат в клетках эндосперма 7,50 ед. витамина А.

Решение. Триплоидные клетки эндосперма возникают из оплодотворенного диплоидного вторичного ядра зародышевого мешка УЖР гаплоидным спермием УМР. Исходя из условия задачи, можно установить, что материнское растение УЖР с фенотипом 7,50 ед., имеющее генотип клеток эндосперма УУУ, по генотипу соматических клеток, может быть только доминантной гомозиготой. В результате мейоза, все мегаспоры получают доминантную аллель У, поэтому все вторичные ядра (диплоидные) зародышевых мешков имеют две аллели УУ. Следовательно, генотип материнского растения – УУ.

Генотип отцовского растения УМР можно определить следующим образом. Фенотип 2,50 ед. витамина А свидетельствует о генотипе эндосперма УМР Ууу, причем спермии для образования семян отцовского растения внесли заведомо доминантную аллель. Поэтому не вызывает сомнений, что генотип соматических клеток отцовского растения (УМР) уу, его гаметы несут рецессивную аллель, а клетки вторичного ядра зародышевого мешка имеют две аллели уу. Произведем запись скрещивания:

Р: ♀ УУ (эндосперм УУУ) × уу (эндосперм Ууу);

G♀: У (УУ вторичное ядро); G♂: у (спермий);

F₁: все клетки Уу (эндосперм УУу).

Ответ. Все зерна в эндосперме будут содержать по 5,0 ед. витамина А, клетки эндосперма будут иметь генотип Ууу, а генотип всех соматических клеток гибридных растений будет Уу. В ходе решения этой задачи были использованы элементы задач I и II типа.

1.3.6 Плейотропное действие гена

Методические указания

Плейотропное действие гена – это явление одновременного влияния наследственного фактора на несколько признаков.

Это действие может быть рецессивным, доминантным и сверхдоминантным.

Ген А – доминантная аллель, контролирующая платиновую окраску меха у лисиц, но одновременно она обладает плейотропным эффектом, являясь рецессивным летальным геном в гомозиготном состоянии, приводящим к гибели зародышей на стадиях эмбрионального развития. $A^L > a$ (доминирует по платиновой окраске) и одновременно $a > A^L$ (рецессивность по летальному эффекту).

Обозначения. A^L – платиновая окраска меха (по плейотропному действию – рецессивная леталь), aa – черно-бурая окраска меха.

Задачи I типа

Задача № 15. Определите генотипы и фенотипы потомков, полученных при скрещивании двух платиновых лисиц, гетерозиготных по гену А. Объясните результаты.

Решение. Скрещиваемые формы гетерозиготны, следовательно расщепление по фенотипу 3 : 1, а по генотипу 1 : 2 : 1: $P: A^L a \times A^L a$;

F_1 теоретически ожидаемое: $\frac{1}{4}A^L A^L$; $\frac{1}{2}A^L a$; $\frac{1}{4}aa$.

F_1 практически получаемое: $\frac{2}{3}A^L a$; $\frac{1}{3}aa$

Поскольку A^L – рецессивная леталь (летальна в гомозиготном состоянии), то доминантные гомозиготы погибнут, в помете останутся только потомки 2 генотипов: гетерозиготы (платиновые) и рецессивные гомозиготы (черно-бурые) в соотношении 2 : 1.

Ответ. В анализируемом скрещивании наблюдается расщепление как по генотипу, так и по фенотипу в отношении 2 : 1. Доминантные гомозиготы погибают. Признак платиновой окраски A^L является доминантным с плейотропным рецессивным летальным эффектом.

Задачи II типа

Задача № 16. При скрещивании платиновых лис в их потомстве всегда наблюдается расщепление $\frac{2}{3}$ платиновых и $\frac{1}{3}$ черно-бурых, а при скрещивании платиновых и чернобурых в потомстве появляется $\frac{1}{2}$ платиновых и $\frac{1}{2}$ чернобурых лис. Объясните результаты.

Решение. Расщепление $\frac{1}{2} : \frac{1}{2}$ (3-я буква «генетического алфавита») свидетельствует о том, что одна из родительских форм гетерозигота,

а другая – рецессивная гомозигота. Гетерозиготы – это платиновые, т. к. они при скрещивании выщепляют чернобурых (рецессивных гомозигот). Необычное расщепление 2 : 1 обусловлено гибелью платиновых гомозигот из-за плейотропного действия гена платиновой окраски (доминантный ген с рецессивным летальным действием A^L).

Ответ. Р: $A^L a \times A^L a$; F_1 : $\frac{2}{4}A^L a$ и $\frac{1}{4}aa$, т. е. 2 : 1 ($\frac{1}{4}A^L A^L$ погибают). Таким образом, расщепление $\frac{2}{3}A^L a : \frac{1}{3}aa$.

1.4 Методология решения задач по моногибридному скрещиванию

Приступая к решению любой задачи (осуществления генетического анализа) необходимо проанализировать ситуацию и дать ответ на три вопроса:

1. Достаточно ли количество полученных потомков для осуществления статистических закономерностей расщепления?

В случае отрицательного ответа (число потомков около минимально возможного количества комбинаций или даже меньше их) единственный возможный метод решения – это прослеживание «следов генов» (путей передачи генов от родителей к потомкам), методы статистики не применимы.

При положительном ответе количество полученных потомков должно в два–три раза превышать минимально возможное число комбинаций (4 для моно-, 16 для дигибридного скрещивания и т. д.). В этом случае статистические законы расщепления могут реализоваться, их используют для анализа и дают ответ на следующий вопрос.

2. Наблюдается ли расщепление среди потомков?

«Нет». Все потомки одинаковы, используется 1-я «буква генетического алфавита»: скрещиваемые родительские формы – гомозиготы.

«Да». Есть два или несколько различных типов потомков. Третий вопрос.

3. Какое наблюдается расщепление?

Расщепление 3 : 1 2-я «буква алфавита»): обе родительские формы – гетерозиготы. Расщепление 1 : 1 (3-я «буква алфавита») – анализирующее скрещивание: один из родителей гетерозигота, второй – рецессивная гомозигота).

1.4.1 Примеры решения задач

Задача № 17. При скрещивании двух красноцветковых растений гороха в потомстве получено 3 белоцветковых и 1 красноцветковое растение. Определить генотипы родителей и потомков, теоретически ожидаемое расщепление в потомстве.

Решение. Попытка проанализировать расщепление 3 : 1 не приведет ни к какому результату. Используем вышеприведенные вопросы. Ответ на первый вопрос должен быть отрицательным: количество потомков недостаточно для использования статистических законов генетики. Анализируем пути передачи генов: наличие рецессивной гомозиготы (растения с белыми

цветками – aa) в потомстве возможно только при условии, если оба родителя имеют эти аллели, т. е. при условии, что они являются гетерозиготными. Из условия неясно, является ли признак белой окраски цветков у гороха рецессивным, однако наличие расщепления в потомстве красноцветковых растений свидетельствует об их гетерозиготности, следовательно белая окраска – рецессивна. Схема скрещивания: P: Aa × Aa → F₁: $\frac{3}{4}A_{-}$ + $\frac{1}{4}aa$.

Ответ. Оба родителя – доминантные гетерозиготы, а среди потомков теоретически ожидается $\frac{1}{4}$ доминантных гомозигот, $\frac{2}{4}$ доминантных гетерозигот (все красноцветковые), а также $\frac{1}{4}$ рецессивных гомозигот (белоцветковые). Причиной появления $\frac{3}{4}$ рецессивных гомозигот – недостаточное количество потомков (всего лишь 4).

Задача № 18. При скрещивании курицы с гороховидным гребнем и петуха с простым листовидным все цыплята имели гороховидный гребень. Определите генотипы родителей и потомков.

Решение. Слово *все* указывает на то, что число потомков было достаточно велико для осуществления статистических закономерностей (по 1-му вопросу – «да») и что расщепления не наблюдалось (по 2-му вопросу – «нет»). Это означает необходимость использования 1-й «буквы генетического алфавита», которая указывает на гомозиготность родительских форм. Схема скрещивания: P: PP × pp → F₁: Pp.

Ответ. Оба родителя гомозиготны (мать доминантна, отец рецессивен), а все потомки – гетерозиготны.

Задача № 19. В результате скрещивания двух растений гороха (красноцветкового с белоцветковым) получили 27 растений с красной и 29 – с белой окраской цветков. Определите генотипы родителей и потомков, предположите результаты самоопыления каждого растения, полученного в потомстве.

Решение. Количество растений, полученных в потомстве (27 + 29), достаточно для моногибридного анализа (1 вопрос – «да»), расщепление есть (2 вопрос – «да»), причем 1 : 1 (3-я «буква генетического алфавита»). Речь идет об анализирующем скрещивании, в результате которого образуется $\frac{1}{2}$ гетерозигот и $\frac{1}{2}$ рецессивных гомозигот. При самоопылении последних все потомки будут белоцветковыми (1-ая буква), а при самоопылении красноцветковых гетерозигот (2 буква) получается расщепление согласно второму закону Менделя (3 : 1 по фенотипу и 1 : 2 : 1 по генотипу). Схема скрещивания: P: Aa × aa → $\frac{1}{2}Aa$ + $\frac{1}{2}aa$ и схема самоопыления: P: aa × aa → F₁: все aa; P: Aa × Aa → F₁: $\frac{3}{4}A_{-}$ + $\frac{1}{4}aa$.

Ответ. Анализирующее скрещивание.

Задача № 20. В результате скрещивания курицы и петуха с окрашенным оперением получено $\frac{3}{4}$ цыплят с окрашенным и $\frac{1}{4}$ с неокрашенным оперением. Определите генотипы родителей и потомков.

Решение. Расщепление, выраженное в долях, указывает на его статистическую достоверность (1 и 2 вопросы – «да»), 3 : 1 – 2-я «буква», т. е. речь идет о скрещивании двух гетерозигот.

Схема скрещивания: P: Cc × Cc → F₁: $\frac{1}{4}CC$ + $\frac{1}{2}Cc$ + $\frac{1}{4}cc$.

Ответ. Родители гетерозиготны, в потомстве расщепление по генотипу 1 : 2 : 1.

1.5 Задачи по моногибридному скрещиванию

1. Мендель скрещивал круглые и морщинистые семена растения гороха. В F_2 были получены 7324 горошины, из них 5474 круглых и 1850 морщинистых. Напишите схему скрещивания с указанием генотипов и гамет. Можно ли установить доминирующий признак?

2. Скрестили серых и белых мышей. В F_1 все мыши серые, а в F_2 – 281 серая и 93 белых. Как наследуются признаки?

3. При скрещивании коричневой норки с серой – потомство коричневое. В F_2 получено 37 коричневых и 12 серых. Какой признак доминирует? Какая часть потомков будет гомозиготной среди коричневых и среди серых? Как их определить? Какие скрещивания для этого необходимы?

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

5. У собак жесткая шерсть доминантна, мягкая рецессивна. Два жесткошерстных родителя дают жесткошерстного щенка. С особью какого генотипа его нужно скрестить, чтобы выяснить, имеет ли он в генотипе аллель мягкошерстности?

6. У крупного рогатого скота вырезка на ухе определяется доминантным геном N, а аномалия вымени – рецессивным геном а. В стаде у одних коров вырезка на ухе, у других – аномалия вымени. Как наиболее быстро очистить стадо от наследственных дефектов?

7. От какого признака легче избавиться в стаде кур: от рецессивного признака листовидного гребня или доминантного – оперенных ног?

8. Нормальное растение гороха скрещено с карликовым, F_1 – нормальное. Определите, какое будет потомство от самоопыления F_1 , от скрещивания F_1 с исходным нормальным, от скрещивания F_1 с исходным карликовым растением.

9. У лошадей есть наследственная болезнь гортани. При беге больные лошади издают характерный хрип. От больных родителей часто рождаются здоровые жеребята. Доминантна или рецессивна эта болезнь?

10. У кроликов шерсть нормальной длины доминантна, короткая – рецессивна. У крольчихи с короткой шерстью родились 7 крольчат: 4 короткошерстных и 3 нормальношерстных. Определите генотип и фенотип отца.

11. У кур розовидный гребень определяется геном R, листовидный – r. Петух с розовидным гребнем скрещен с двумя курами с розовидным гребнем. Первая вывела 14 цыплят, все они с розовидным гребнем; вторая – 9 цыплят, из них 7 с розовидным и 2 с листовидным гребнем. Каковы генотипы всех родителей?

12. У кур породы виандот за стандарт принят розовидный гребень. Все птицы с листовидным гребнем выбраковываются, однако иногда у некоторых кур он появляется. Почему? Как наиболее эффективно избавиться от нежелательного листовидного гребня?

13. На экспериментальной ферме есть две породы кур: леггорн (доминантная белая окраска) и ньюгемпшир (рецессивная красная окраска). Необходимо получить чистопородных цыплят обеих пород и реципрокных гибридов. Как разместить кур и петухов в минимальном количестве секций, чтобы по фенотипу цыплят можно было судить об их происхождении?

14. Жеребец бельгийской породы Годван страдал аниридией – отсутствием радужки. От него получено 143 жеребенка, из них 65 с аниридией. Матери жеребят были здоровы. У жеребца тоже были здоровые родители. Как наследуется признак? Почему он появился у Годвана? Можно ли использовать на племя его здоровых детей?

15. В стаде черно-пестрого скота новый бык. От него получено 26 телят, из них 5 оказались красно-пестрыми. Как выяснить, в чьем генотипе нежелательный ген? Какова вероятность того, что любая из черных телок, полученных от нового быка, будет носителем нежелательного гена красной окраски?

16. От скрещивания комолого быка с рогатыми коровами получено 17 телят комолых и 21 рогатый; у коров-матерей комолых животных в родословных не было. Какой признак доминирует? Каков генотип быка и коров? Не приведет ли это к появлению в следующих поколениях рогатых животных? Может ли от рогатых коровы и быка родиться комолый теленок? Какое может быть потомство от комолой коровы и рогатого быка? Приведите все возможные случаи.

17. У морской свинки курчавая шерсть доминирует над гладкой. Напишите генотипы всех животных в следующих скрещиваниях:

- а) ♀ с курчавой шерстью $\times$ ♂ с гладкой – все потомки с курчавой шерстью;
- б) ♀ с курчавой шерстью $\times$ ♂ с гладкой – $\frac{1}{2}$ потомков с курчавой шерстью, $\frac{1}{2}$ – с гладкой;
- с) ♀ с гладкой шерстью $\times$ ♂ с гладкой – потомки всегда только гладкошерстные.

18. Найдена форма огурцов с неоткрывающимися цветками, но их можно открыть для искусственного опыления. Обозначьте символы генов, приведите генотипы родителей в следующих скрещиваниях:

- а) закрытые цветки $\times$ открытые – F_1 : все цветки открытые;
- б) $F_1 \times F_1$ – F_2 : 145 растений с открытыми цветками, 59 – с закрытыми;
- с) закрытые цветки $\times F_1$ – F_2 : 81 растение с открытыми цветками, 77 – с закрытыми.

19. У кур нормальное оперение доминирует над шелковистым. От двух нормальных по фенотипу гетерозигот получено 98 цыплят. Сколько из них нормальных, сколько шелковистых?

20. Есть петух с нормальным оперением неизвестного происхождения. Как легче определить его генотип?

21. Как легче всего проверить, является ли петух с доминантным гороховидным гребнем гомо- или гетерозиготным (рецессивный признак – листовидный гребень)?

22. По Менделю, серая окраска семенной кожуры у гороха доминирует над белой. Определите генотипы родителей в следующих скрещиваниях:

Родители:	Потомство F ₁ :
серая × белая;	32 с серой, 38 с белой;
серая × серая;	118 с серой, 39 с белой;
белая × белая;	0 с серой, 50 с белой;
серая × белая;	74 с серой, 0 с белой;
серая × серая.	90 с серой, 0 с белой.

23. Черный каракульский баран скрещен с бурыми овцематками. В F₁ получено 28 ягнят черных и 32 бурых. В родословной овцематок черной масти не было. Каков генотип барана и овцематок? Каково теоретически ожидаемое расщепление? Бурые смушки ценятся дороже, не приведет ли использование на племя бурых потомков (из 32) к появлению в последующих поколениях черных ягнят?

24. Альбинизм у растений летален, однако у многих видов он довольно часто проявляется в потомстве нормальных растений. Если альбиносы гибнут, то почему же они не элиминируются полностью из популяции?

25. Эндосперм и пыльца нормальных растений кукурузы при действии йода окрашиваются в синий цвет, а восковидных (рецессивный ген а) – в красный. Кукуруза – ветроопыляемое растение. Если семена из нормальной линии и линии с восковидным эндоспермом посеять рядами: ряд нормальный, ряд восковидный, то какие семена и пыльцевые зерна будут на этих растениях при проведении йодной пробы?

26. Джонс инбридировал 6 растений кукурузы и получил от каждого примерно по 25 семян. Некоторые семена дали зеленые растения, некоторые – альбиносы:

- 1 растение → 5 белых, 19 зеленых;
- 2 растение → 9 белых, 13 зеленых;
- 3 растение → 4 белых, 21 зеленое;
- 4 растение → 4 белых, 15 зеленых;
- 5 растение → 8 белых, 15 зеленых;
- 6 растение → 4 белых, 25 зеленых.

Определите характер наследования альбинизма.

27. Лисицы генотипа Рr имеют платиновую окраску, rr – серебристо-черную. Обычно платиновые лисицы при разведении в себе дают расщепление 2 платиновые к 1 серебристо-черной. Но иногда рождаются чисто-белые щенки, которые вскоре погибают. Каков может быть их генотип?

28. Мыши генотипа уу – серые, Уу – желтые, УУ – гибнут на эмбриональной стадии. Каково будет потомство следующих родителей: желтый × серая; желтый × желтая? В каком скрещивании можно ожидать более многочисленного помета?

29. У норок помимо коричневой бывает и серебристая окраска. Скрещивание серебристых с коричневыми всегда дает расщепление на 1 коричневую и 1 серебристую. При разведении коричневых норок серебристые никогда не выщепляются. Какое должно быть потомство от скрещивания серебристых норок между собой?

30. При скрещивании хохлатых уток утята выводятся только из $\frac{3}{4}$ яиц, а $\frac{1}{4}$ эмбрионов гибнет перед вылупливанием. Среди вылупившихся утят примерно $\frac{2}{3}$ хохлатых и $\frac{1}{3}$ нормальных. Каково будет потомство от скрещивания хохлатых с нормальными утками?

31. В одной из пород овец есть животные серой и черной масти. При разведении черных овец в себе ягнята получают только черные. Скрещивание черных с серыми дает половину ягнят черных, половину серых. При разведении в себе серых овец постоянно получают ягнята серые и черные, причем серых в два раза больше, чем черных. Как наследуются эти окраски?

32. Желтая морская свинка при скрещивании с белой всегда дает кремовых потомков. Скрещивание кремовых свинок между собой всегда дает расщепление 1 желтая : 2 кремовые : 1 белая. Почему?

33. У ночной красавицы при скрещивании растений, имеющих красные и белые цветки, F_1 с розовыми цветками. Какая окраска цветков будет у растений, полученных от обоих возвратных скрещиваний?

34. При скрещивании черного петуха с белой курицей цыплята крапчатые, а в F_2 получается расщепление: 1 черный к 2 крапчатым и 1 белому. Какое будет потомство от скрещивания крапчатых с черными и белыми?

35. При скрещивании горностаевых петуха и курицы получено 46 цыплят. Из них 24 горностаевых, 12 черных и 10 белых. Как наследуется горностаевая окраска? Какими скрещиваниями можно проверить эту гипотезу? Каких надо брать родителей, чтобы получать только горностаевых цыплят?

36. У крупного рогатого скота RR – красная масть, rr – белая, Rr – чалая. Есть чалый бык, а коровы – всех трех окрасок. Какова вероятность появления чалого теленка в каждом из трех возможных скрещиваний?

37. У редиса корнеплод может быть длинным, круглым или овальным. Проведены следующие скрещивания:

Корнеплод родителей:	Корнеплод потомства F_1 :
длинный $\times$ овальный;	159 длинных, 156 овальных
круглый $\times$ овальный;	199 круглых, 203 овальных;
овальный $\times$ овальный.	121 длинный, 119 круглых, 243 овальных.

Каков характер наследования признаков? Какое может быть потомство от самоопыления растений, имеющих длинный, круглый корнеплод?

38. Если две сестры – идентичные (однойцевые) близнецы выйдут замуж за двух братьев – идентичных близнецов. Будут ли дети от этих браков похожи друг на друга как идентичные близнецы?

39. Если мать и отец рецесс-положительны, то может ли быть их дочь рецесс-отрицательна?

40. Если мать имеет группу крови M, а отец – N, то какие дети у них будут?

41. Мужчина с полидактилией (лишние пальцы) женился на нормальной пятипалой женщине. У них все 5 детей с полидактилией. Один из них женится на нормальной женщине, у них несколько детей. Сколько детей будут с полидактилией?

2 ДИГИБРИДНОЕ И ПОЛИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЯ

Методические указания

Обозначения. У кур ген С отвечает за окраску оперения, а ген Р – за форму гребня; С – окрашенное оперение, с – белое; Р – гороховидный гребень, р – простой листовидный; $C > c$, $P > p$.

Задачи I типа

Одним из методов решения задач I типа (прямые задачи на определение генотипов и фенотипов потомков по известным генотипам родителей) является анализ типов гамет, формируемых родителями, и вероятностей их комбинирования.

2.1 Анализ формирования гамет и генетический анализ

методов получения потомства

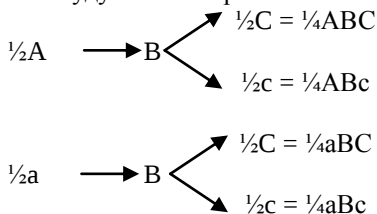
Самый распространенный способ расчета вероятностей формирования гамет – *дихотомический*.

Задача № 21. Определите, какие типы гамет и с какой вероятностью будут формировать организмы следующих генотипов:

1) AaBBcc; 2) BBccEePp; 3) aaEeBBpp.

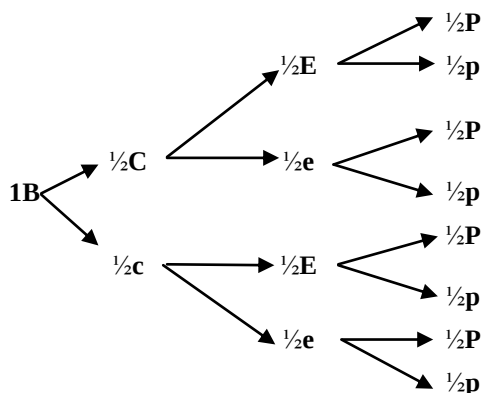
Решение. Все закономерности полигибридного скрещивания являются закономерностями моногибридного, но возведенными в степень, соответствующую числу анализируемых генов. Например, гетерозигота образует два типа гамет, дигетерозигота – два в квадрате (4), тригетерозигота – два в кубе (8) и т. д.

1. Очевидно, что гетерозигота Aa будет формировать два типа гамет (A и a) с вероятностью 0,5 каждая, BB – один тип и Cc – два типа гамет. Отсюда определяется общее число гамет ($2 \cdot 1 \cdot 2 = 4$) и вероятность образования каждого типа гамет ($\frac{1}{2} \cdot 1 \cdot \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$). Получаются все возможные типы гамет по дихотомическому методу, учитывая, что A и a будут комбинироваться с C и c:



Ответ: $\frac{1}{4}ABC$; $\frac{1}{4}ABc$; $\frac{1}{4}aBC$; $\frac{1}{4}aBc$.

2. По гену В будет только один тип гамет, а по генам С, Е и Р – по два типа с вероятностью 0,5 каждая. Таким образом, число типов гамет – 8 ($1 \cdot 2 \cdot 2 \cdot 2 = 8$), вероятность каждой – $\frac{1}{8}$ ($1 \cdot \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} = \frac{1}{8}$).



Ответ: $\frac{1}{8}BCeP$, $\frac{1}{8}BCEp$, $\frac{1}{8}BceP$, $\frac{1}{8}BCep$, $\frac{1}{8}bCEP$, $\frac{1}{8}bCEp$, $\frac{1}{8}bceP$, $\frac{1}{8}bcep$.

3. По генам а, В и р будет по одному типу гамет и только по гену Е – два типа. В целом этот генотип даст два типа гамет.

Ответ: $\frac{1}{2}aEBp$ и $\frac{1}{2}aeBp$.

Для получения и анализа всех возможных вариантов генотипов и фенотипов наиболее часто используют три метода:

- метод решетки Пеннета;
- дихотомический метод;
- математический (алгебраический) метод.

2.2 Анализ генотипов

Для получения всех возможных комбинаций гамет с целью последующего анализа генотипов и фенотипов строят таблицу (*решетку Пеннета*), в строках которой (по вертикали) обычно располагают все типы женских гамет с учетом их вероятностей, а в колонках (по горизонтали) все типы мужских гамет и их вероятности. На пересечении строк и граф, перемножая вероятности гамет, записывают все генотипы и вероятности их появления.

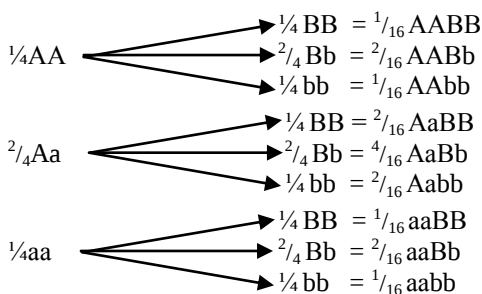
Например, Р: $AaBb \times AaBb$. С учетом всех типов гамет имеем:

	$\frac{1}{4}AB$	$\frac{1}{4}Ab$	$\frac{1}{4}aB$	$\frac{1}{4}ab$
$\frac{1}{4}AB$	$\frac{1}{16} AABB$	$\frac{1}{16} AABb$	$\frac{1}{16} AaBB$	$\frac{1}{16} AaBb$
$\frac{1}{4}Ab$	$\frac{1}{16} AABb$	$\frac{1}{16} AAbb$	$\frac{1}{16} AaBb$	$\frac{1}{16} Aabb$
$\frac{1}{4}aB$	$\frac{1}{16} AaBB$	$\frac{1}{16} AaBb$	$\frac{1}{16} aaBB$	$\frac{1}{16} aaBb$
$\frac{1}{4}ab$	$\frac{1}{16} AaBb$	$\frac{1}{16} Aabb$	$\frac{1}{16} aaBb$	$\frac{1}{16} aabb$

Суммируя все одинаковые генотипы имеем расщепление:

$1 : 2 : 1 : 2 : 4 : 2 : 1 : 2 : 1$.

Такие же результаты можно получить, используя *дихотомический метод*. Для этого используется расщепление $1 : 2 : 1$ по генотипу в случае моногибридного скрещивания гетерозигот по генам А и В.



Математический, или алгебраический, метод является самым удобным. При его использовании исходят из того, что вероятность появления любого генотипа при моногибридном скрещивании является произведением вероятностей образования гамет, участвующих в оплодотворении. Это рассуждение справедливо для каждого гена при ди-, три-, либо полигибридном скрещивании, где будет произведение вероятностей двух, трех или n пар гамет, соответствующих типу скрещивания.

Справедлив и другой более простой вариант рассуждения: вероятность появления в полигибридном скрещивании любой комбинации всех генотипов равна произведению вероятностей генотипов по каждому из анализируемых генов. Для получения результатов дигибридного анализирующего скрещивания $AaBb \times aaBb$ проводится моногибридное анализирующее скрещивание по гену A , затем по гену B . Результаты после перемножения полученного двучлена (по гену A) на двучлен (по гену B): $P: Aabb \times aaBb$.

Скрещивание по гену $A: Aa \times aa$ Скрещивание по гену $B: bb \times Bb$
 F_1 по гену $A: (\frac{1}{2}Aa + \frac{1}{2}aa)$ F_1 по гену $B: (\frac{1}{2}Bb + \frac{1}{2}bb)$

После перемножения двух двучленов получаем потомство дигибридного (в данном случае анализирующего) скрещивания:

$F_1: \frac{1}{4}AaBb + \frac{1}{4}Aabb + \frac{1}{4}aaBb + \frac{1}{4}aabb$.

2.3 Анализ фенотипов

Для анализа фенотипов подходят все три вышеупомянутых метода. Воспользуемся наиболее простым в техническом отношении математическим методом. Проведем скрещивание двух дигетерозигот: $P: AaBb \times AaBb$.

Скрещивание по гену $A: Aa \times Aa$ Скрещивание по гену $B: Bb \times Bb$
 F_1 по гену $A: (\frac{3}{4}A_ + \frac{1}{4}aa)$ F_1 по гену $B: (\frac{3}{4}B_ + \frac{1}{4}bb)$

Произведение двучленов даст потомство:

$F_1: \frac{9}{16}A_B_ + \frac{3}{16}A_bb + \frac{3}{16}aaB_ + \frac{1}{16}aabb$.

Задача № 22. Получите потомство от скрещивания $Aabb \times AaBb$.

Решение. Дигибридное скрещивание необходимо представить в виде двух моногибридных: $(Aa \times Aa)(bb \times Bb)$.

затем на основании знаний «генетического алфавита» получить потомство этих двух моногибридных скрещиваний: первого ($\frac{3}{4}A_ + \frac{1}{4}aa$), затем второго ($\frac{1}{2}Bb + \frac{1}{4}bb$). Перемножив результаты (двучлен по гену А на двучлен по гену В), мы получим всех потомков (с вероятностями их появления) этого дигибридного скрещивания: $P: Aabb \times AaBb \Rightarrow$

$$(\frac{3}{4}A_ + \frac{1}{4}aa)(\frac{1}{2}Bb + \frac{1}{4}bb) = \frac{3}{8}A_Bb + \frac{3}{8}A_bb + \frac{1}{8}aaBb + \frac{1}{8}aabb.$$

Ответ: $F_1: \frac{3}{8}A_Bb + \frac{3}{8}A_bb + \frac{1}{8}aaBb + \frac{1}{8}aabb$.

Задачи II типа

Для решения задач II типа (обратные задачи, требующие определения генотипов родителей и потомков по известному фенотипу потомков) нужно вернуться к трем вышеупомянутым вопросам (см. 1.4). Поскольку расщепления при полигибридном скрещивании гораздо более сложны, то немедленного ответа на третий вопрос получить нельзя. Для их генетического анализа (то есть, для решения задач полигибридного скрещивания) используют один из четырех методов:

- 1) по общему расщеплению ($9 : 3 : 3 : 1$ и т. д.);
- 2) по монофакториальному расщеплению (анализируя расщепление по каждому гену в отдельности с использованием «генетического алфавита»);
- 3) по анализу «следов генов» (иначе, по рецессивным гомозиготам);
- 4) по числу комбинаций (по знаменателям – см. последнюю строку в таблице «генетического алфавита»).

2.4 Примеры решения задач

Задача № 23. При скрещивании кур и петухов, имеющих окрашенное оперение и гороховидную форму гребней, получены цыплята, из которых $\frac{1}{16}$ белые с простым гребнем, $\frac{3}{16}$ белые с гороховидным гребнем, $\frac{3}{16}$ с окрашенным оперением и простым гребнем, а $\frac{9}{16}$ – имеют окрашенное оперение и гороховидный гребень. Определите генотипы родителей и потомков.

Запись условия: с учетом обозначений, принятых выше, запишем условие задачи в виде генетической символики.

$$P: C_P_ \times C_P_ \rightarrow F_1: \frac{9}{16}C_P_ + \frac{3}{16}C_pp + \frac{3}{16}ccP_ + \frac{1}{16}ccpp.$$

Решение. Очевидно, что количество потомков достаточно для проведения статистического анализа (1-ый вопрос – «да»), наблюдается расщепление (2-ой вопрос – «да»). Поэтому для решения задачи можно использовать один из четырех методов.

Расщепление составляет $9 : 3 : 3 : 1$ и является хорошо известным результатом скрещивания двух дигетерозигот. Поэтому можно использовать первый метод решения задачи – по общему расщеплению.

$$\text{Ответ. } P: CcPp \times CcPp \rightarrow F_1: \frac{9}{16}C_P_ + \frac{3}{16}C_pp + \frac{3}{16}ccP_ + \frac{1}{16}ccpp.$$

Задача № 24. При скрещивании белой курицы с гороховидным гребнем и петуха с таким же гребнем, но окрашенным оперением получено следующую

щее потомство: $\frac{3}{8}$ цыплят с окрашенным оперением и гороховидным гребнем, $\frac{3}{8}$ – белых с гороховидным гребнем, $\frac{1}{8}$ – окрашенных с простым гребнем и $\frac{1}{8}$ белых. Определить генотипы родителей и потомков.

Запись условия: $P: ccP_ \times C_P_ \rightarrow F_1: \frac{3}{8}C_P_ + \frac{3}{8}ccP_ + \frac{1}{8}C_pp + \frac{1}{8}ccpp$.

Решение. Учитывая большое количество потомков и наличие расщепления, можно выбрать один из четырех методов решения задач (см. 2.3). Первый метод нельзя использовать, поскольку классическое расщепление $3:3:1:1$ нам неизвестно. Для использования второго метода необходимо представить дигибридное скрещивание в виде двух моногибридных и проанализировать эти два моногибридных скрещивания, т.е. произвести генетический анализ передачи каждого из рассмотренных признаков.

По признаку окраски оперения (ген С) в потомстве получено $\frac{4}{8}$ окрашенных цыплят ($\frac{3}{8}$ окрашенных + $\frac{1}{8}$ окрашенных) и $\frac{4}{8}$ белых: наблюдается расщепление $1:1$. Это указывает на необходимость использования 3-й «буквы генетического алфавита». Исходя из этого, определяем генотипы родительских форм: $cc \times Cc$. Из той же таблицы определяем и генотипы потомков: $\frac{1}{2} Cc + \frac{1}{2} cc$.

По признаку формы гребня (ген Р) среди потомков $\frac{6}{8}$ цыплят с гороховидным гребнем ($\frac{3}{8}$ гороховидных + $\frac{3}{8}$ гороховидных) и $\frac{2}{8}$ – с простым листовидным гребнем ($\frac{1}{8}$ простых + $\frac{1}{8}$ простых): наблюдается расщепление в отношении $3:1$ ($6:2$, или $3:1$). Оно указывает на 2-ю «букву», которая свидетельствует о генотипе родителей ($Pp \times Pp$) и потомков ($\frac{3}{4}P_ + \frac{1}{4}pp$ либо точнее $\frac{1}{4}PP + \frac{2}{4}Pp + \frac{1}{4}pp$). Объединив вместе результаты, полученные по обоим генам, получаем результат.

Ответ. $P: ccPp \times CcPp \rightarrow F_1: \frac{3}{8}CcP_ + \frac{3}{8}ccP_ + \frac{1}{8}Ccpp + \frac{1}{8}ccpp$.

Задача № 25. При скрещивании курицы с гороховидной формой гребня и петуха с окрашенным оперением и простой формой гребня в потомстве получилось четверо цыплят: 1 белый с гороховидным гребнем, 2 окрашенных с гороховидным гребнем и 1 окрашенный с простым гребнем. Определить генотипы родителей и потомков.

Запись условия: $P: C_P_ \times C_pp \rightarrow F_1: 1ccP_ + 2C_P_ + 1C_pp$.

Решение. Если начать решение с использования 2-го метода, то будет получен ответ о расщеплении $3:1$ как по гену С, так и по гену Р. Последнее противоречит условию задачи: имеется pp у отцовской формы, что даст расщепление не $3:1$, а $1:1$. Причина видимого противоречия – недостаточное количество потомков (всего лишь 4 цыплят), что не может обеспечить реализацию статистических генетических закономерностей. Очевидно, что, отвечая на вопрос 1, мы получаем отрицательный ответ. Поэтому необходимо было использовать 3-й метод решения генетических задач по полигибридному скрещиванию (см. 2.3).

Наличие в потомстве белых цыплят (рецессивных гомозигот по гену С, т.е. cc), получивших рецессивные аллели от обоих родителей, свидетельствует о присутствии таких аллелей как у курицы, так и у петуха. Рассуждая подобным образом о цыплятах с простым листовидным гребнем, убедимся

в наличии рецессивных аллелей p тоже у обоих родителей. Отсюда легко определить и генотипы потомков (по «генетическому алфавиту»).

Ответ. $P: CcPp \times Ccpr \rightarrow F_1: 1ccPp + 2C_Pp + 1C_pr$.

2.5 Задачи по ди- и полигибридному скрещиванию

1. Определите, какое будет расщепление в потомстве анализирующего скрещивания гибридных растений гороха (F_1).

2. Посеяна желтая морщинистая горошина неизвестного происхождения. Какие могут быть по окраске и форме семена растения, выросшего из этой горошины, из зеленой морщинистой?

3. У плодов арбуза корка может быть зеленая или полосатая, форма плода – длинная или круглая. Гомозиготное растение с длинными зелеными плодами скрещено с гомозиготным же, имеющим круглые полосатые плоды. В F_1 плоды круглые зеленые. Какие будут F_2 ? Что повлияет в F_2 на форму с длинными полосатыми плодами? Что получится в F_1 и F_2 при скрещивании сортов с круглыми зелеными и длинными зелеными плодами?

4. У морской свинки курчавая шерсть определяется геном R , гладкая – r , короткая – L , длинная – l ; черная окраска шерсти – B , белая – b . Какое будет F_1 и F_2 при скрещивании свинок, различающихся по аллелям всех трех генов? Что получится при скрещивании гибрида F_1 с гладко- и длинношерстной белой свинкой?

5. Самец морской свинки, имеющий длинную черную курчавую шерсть, скрещен с самкой, шерсть которой курчавая короткая и белая. В нескольких пометах этой пары получено 15 курчавых короткошерстных и черных свинок, 13 курчавых длинношерстных черных, 4 гладких короткошерстных черных и 5 гладких длинношерстных черных. Каковы генотипы родителей? Какое ожидается отношение различных классов? Докажите статистически, соответствует ли расщепление ожидаемому отношению.

6. Черные морские свинки с курчавой шерстью при скрещивании друг с другом дали двух потомков – курчавого белого и гладкого черного. Какое потомство можно ожидать в дальнейшем от этих свинок?

7. У собак черная окраска шерсти определяется геном B , коричневая – b , сплошная – S , пегая – s .

а) коричневый отец и черно-пегая мать имеют 5 щенков: 1 черный, 1 коричневый, 1 черно-пегий и 2 коричнево-пегих. Каковы генотипы родителей?

б) у черных родителей 6 щенков – все черные. Каковы возможные генотипы родителей? Можно ли это определить с такой же точностью, как в первом случае?

8. У кур черная окраска оперения определяется геном E , бурая – e , наличие хохла – C , отсутствие – c . Бурый хохлатый петух скрещен с черной курицей без хохла. В их потомстве половина цыплят черных хохлатых и половина бурых хохлатых. Каковы генотипы родителей: петуха и курицы?

9. Курица и петух черные хохлатые. От них получено 13 цыплят: 7 черных хохлатых, 3 бурых хохлатых, 2 черных без хохла и 1 бурый без хохла. Каковы генотипы петуха и курицы?

10. У флоксов белая окраска цветков определяется геном W, кремовая – w; плоский венчик – $\frac{1}{2}$, воронковидный – $\frac{1}{2}$. Растение с белыми воронковидными цветками скрещено с растением, имеющим кремовые плоские цветки. В потомстве $\frac{1}{4}$ растений с белыми плоскими цветками, $\frac{1}{4}$ – с белыми воронковидными, $\frac{1}{4}$ – с кремовыми плоскими и $\frac{1}{4}$ – с кремовыми воронковидными. Определите генотипы исходных растений.

11. Растение флокса с белыми воронковидными цветками скрещено с растением, имеющим кремовые плоские цветки. Из 76 потомков 37 имеют цветки белые плоские и 39 – кремовые плоские. Определите генотипы исходных растений.

12. У томатов красная окраска плода определяется доминантным геном R, желтая – r; нормальный рост растения – D, карликовый – d. Есть сорта желтоплодный нормальный и красноплодный карликовый. Как с этим исходным материалом целесообразнее получить гомозиготные формы: красноплодную нормальную и желтоплодную карликовую? Какую получить легче?

13. У дурмана пурпурная окраска цветков P доминирует над белой p, а колючие семенные коробочки S – над гладкими s. Пурпурноцветковое гладкое растение, скрещенное с белоцветковым колючим, дало 320 пурпурноцветковых колючих и 312 пурпурноцветковых гладких. Каковы будут фенотипы и генотипы потомков, полученных от скрещивания этих двух типов F₁ между собой?

14. Скрещены гомозиготные растения дурмана:

а) пурпурные цветки и колючие коробочки × белые цветки и гладкие коробочки;

б) пурпурные цветки и гладкие коробочки × белые цветки и гладкие коробочки. F₁ от скрещивания № 1 скрещено с F₁ от скрещивания № 2. Какое получится потомство?

15. 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 плодов? Какие фенотипы соответствуют этим генотипам? Сколько возможно различных гомозиготных форм?

16. Растение тыквы с белыми дисковидными плодами, скрещенное с растением, имеющим белые шаровидные плоды, дает 38 растений с белыми дисковидными, 36 – с белыми шаровидными, 13 – с желтыми дисковидными и 12 – с желтыми шаровидными плодами. Определите генотипы родителей.

17. Растение с белыми дисковидными плодами, скрещенное с растением, имеющим белые дисковидные плоды, дало: 28 растений с белыми дисковидными плодами, 9 – с белыми шаровидными, 10 – с желтыми дисковидными и 3 – с желтыми шаровидными. Определить генотипы ро-

дителей. Какое получится потомство при самоопылении растений каждого фенотипического класса?

18. При скрещивании белой хохлатой курицы с черным без хохла пестухом цыплята хохлатые и имеют пестрое (белое с черными крапинками) оперение. Определите расщепление в F_2 . Что получится, если гибриды F_1 скрестить с обеими исходными формами?

19. От скрещивания двух сортов земляники, один из которых имеет усы и красные ягоды, а у второго ягоды белые и усы отсутствуют, растения F_1 имеют усы и розовые ягоды. Можно ли вывести сорт с розовыми ягодами и безусый?

20. При возвратном скрещивании гибрида F_1 из задачи 19 с безусым растением, имеющим белые ягоды, получилось следующее расщепление: 11 растений усатых с розовыми ягодами, 16 усатых с белыми ягодами, 13 безусых с белыми ягодами и 18 безусых с розовыми ягодами. Какое ожидается отношение F_2 ? Докажите статистически, соответствует ли полученное расщепление этому отношению.

21. У душистого горошка высокий рост T доминирует над карликовым t , зеленая окраска бобов G – над желтой g , а круглая форма семян R – надморщинистой r . Ответьте на вопросы:

а) какое будет потомство следующих скрещиваний (даны генотипы родителей):

$TTGgRr \times ttGgrr$;

$TTGGRr \times TtGgRr$;

$ttggRr \times TtGgrr$;

$TtGgrr \times ttGgRr$;

б) каков будет фенотип гибридов F_1 от скрещивания гомозиготного карликового душистого горошка с зелеными морщинистыми семенами с гомозиготным высоким желтозерным крупнозерным горошком? Какие гаметы будут образовываться у гибрида F_1 ? Каково будет расщепление в F_2 и обоих F_2 ?

22. Высокое красно- и круглоплодное растение томата, скрещенное с карликовым желто- и круглоплодным, дало в потомстве следующее расщепление:

Рост растения	Окраска плодов	Форма плодов	Количество растений
высокое	желтая	круглая	58
высокое	красная	круглая	61
карликовое	желтая	круглая	62
карликовое	красная	круглая	59
высокое	желтая	длинная	19
высокое	красная	длинная	20
карликовое	желтая	длинная	21
карликовое	красная	длинная	20

23. У кур белое оперение доминирует над окрашенным, оперенность голени – над голоногостью, гороховидный гребень – над листовидным. Скрещена гомозиготная белая с оперенными ногами и гороховидным гребнем

курица с окрашенным голоногим с листовидным гребнем петухом. Какая часть белых оперенных с гороховидным гребнем потомков F_2 от этого скрещивания не даст расщепления при скрещивании с окрашенными голоногими с простым гребнем птицами?

24. Если кареглазый (доминант) мужчина-левша (рецессив) женится на голубоглазой женщине, лучше владеющей правой рукой, чем левой, и у них родится голубоглазый ребенок-левша, то что можно сказать о генотипе матери, отца и ребенка?

25. На одного резус-отрицательного ребенка, имеющего группу крови MN, претендуют две родительские пары: а) мать резус-отрицательная с группой крови М и отец резус-положительный с группой крови М; б) мать резус-положительная, отец тоже резус-положительный с группой крови М. Какой паре принадлежит ребенок?

26. Если отец глухонемой (рецессивный признак) с белым локоном надо лбом (доминантный признак), мать здорова и не имеет белой пряди, а ребенок родится глухонемой и с белым локоном надо лбом, можно ли сказать, что он унаследовал признаки от отца?

27. Мать имеет свободную мочку уха (доминантный признак) и гладкий подбородок, а отец – несвободную мочку уха и треугольную ямку на подбородке (доминантный признак). У сына свободная мочка уха и треугольная ямка на подбородке, а у дочери те же признаки, что и у матери. Напишите возможные генотипы родителей и детей.

28. Отец с курчавыми волосами (доминантный признак), без веснушек и мать с прямыми волосами и веснушками (доминантный признак) имеют троих детей. Все дети имеют веснушки и курчавые волосы. Напишите генотипы родителей и детей.

29. Если женщина с веснушками и волнистыми волосами, отец которой был без веснушек и с прямыми волосами, выходит замуж за мужчину с веснушками и прямыми волосами (его родители имели такие же признаки), то какие дети у них могут быть?

3 ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ

3.1 Общие понятия

На один признак могут влиять многие гены и, наоборот, один ген часто влияет на многие признаки. Действие гена может быть изменено соседством других генов или условиями внешней среды.

Когда один ген влияет на развитие нескольких признаков, то это явление называется *плейотропным, или множественным действием гена*. Плейотропия – это способность гена воздействовать на несколько признаков одновременно. Данное явление обусловлено тем, что обмен веществ представляет собой сложные, часто разветвленные метаболические цепи реакций синтеза, превращения или распада. Каждое звено этой цепи контролируется отдельным геном. Учитывая разветвленность цепей, мутации многих генов могут затрагивать не один какой-то признак, а несколько, тем самым влияя на жизнеспособность мутантов.

Причиной плейотропии может быть также и нарушение синтеза всего лишь единичного фермента, участвующего во многих биохимических реакциях. Однако нельзя смешивать явления плейотропии со взаимодействием генов.

В главе 1 уже были рассмотрены типы и механизмы *аллельных взаимодействий*, т.е. взаимодействия друг с другом аллелей одного гена

Явление, когда за один признак отвечает несколько генов (аллелей), и называют взаимодействием генов. Если речь идет об аллелях разных генов, то такие взаимодействия называют *неаллельными*.

Выделяют следующие типы неаллельных взаимодействий:

- кооперация, или новообразование;
- комплементарность;
- эпистаз;
- криптомерия;
- полимерия.

3.2 Кооперация (новообразование)

Методические указания

Явление кооперации рассматривается на примере наследования формы гребня у кур (см. ниже), где имеется 2 дискретных гена, контролирующих 2 различных признака. При совместном действии доминантных аллелей этих генов происходит их кооперирование и появляется новый третий признак (новообразование).

Следует обратить внимание на принципиальное сходство кооперации и кодоминантности. Различие между ними состоит только в том, что при кооперации взаимодействуют аллели разных генов, а при кодоминантности – аллели одного и того же гена.

Кооперация, или новообразование – это такой тип взаимодействия двух или нескольких генов, при котором их доминантные аллели, имеющие собственное фенотипическое проявление, при совместном действии обуславливают появление нового третьего признака.

Расщепление во втором поколении – 9 : 3 : 3 : 1.

Обозначения: у кур за форму гребня отвечает два гена: R – розовидная форма, P – гороховидная форма, rrr – простая листовидная форма гребня, а при наличии обоих доминантных аллелей – форма гребня ореховидная.

Задачи I типа

Задача № 26. Какие потомки появятся в результате следующих скрещиваний: 1) Rr Pp × rr Pp; 2) Rr PP × Rr pp.

Решение. Воспользуемся математическим методом:

1) по гену 1 – анализирующее скрещивание (3-я «буква генетического алфавита»). В потомстве получится $\frac{1}{2}$ гетерозигот и $\frac{1}{2}$ рецессивных гомозигот.

По гену 2 – скрещивание двух гетерозигот (2-я «буква»). Это даст $\frac{3}{4}$ потомков доминантного фенотипа, включающих по генотипу $\frac{1}{4}$ доминантных гомозигот и $\frac{2}{4}$ гетерозигот, а $\frac{1}{4}$ потомков – рецессивных гомозигот.

Запись условия: P: RrPp × rrPp;

по гену 1: (Rr × rr) по гену 2: (Pp × Pp)

F₁: ($\frac{1}{2}$ Rr + $\frac{1}{2}$ rr) ($\frac{3}{4}$ P- + $\frac{1}{4}$ pp) → $\frac{3}{8}$ RrP- + $\frac{3}{8}$ Rrpp + $\frac{1}{8}$ rrP- + $\frac{1}{8}$ rrpp.

Ответ. В результате первого скрещивания получится $\frac{3}{8}$ потомков с ореховидным гребнем, $\frac{3}{8}$ – с розовидным, $\frac{1}{8}$ – с гороховидным, $\frac{1}{8}$ – с простым листовидным гребнем.

2) по гену 1 наблюдается скрещивание двух гетерозигот (см. выше), а по гену 2 – скрещивание двух различных гомозигот (1-я «буква»), которое дает только гетерозигот.

Запись условия: P: RrPP × Rrpp;

по гену 1: (Rr × Rr) по гену 2: (PP × pp)

F₁: ($\frac{3}{4}$ R- + $\frac{1}{4}$ rr) (Pp) → $\frac{1}{2}$ R-Pp + $\frac{1}{4}$ rrPp.

Ответ. В результате второго скрещивания получится $\frac{3}{4}$ потомков с ореховидным и $\frac{1}{4}$ – с гороховидным гребнем.

Задачи II типа

Задача № 27. При скрещивании кур с гороховидным гребнем и петухов с ореховидным гребнем в потомстве получилось $\frac{3}{8}$ цыплят с ореховидными, $\frac{3}{8}$ с гороховидными, $\frac{1}{8}$ с розовидными и $\frac{1}{8}$ с простыми листовидными гребнями. Определите генотипы родителей и потомков.

Решение. Эта задача решается аналогично задаче № 24, как задача на дигибридное скрещивание. По гену 1 получим расщепление 1 : 1 (анализирующее скрещивание), а по второму – 3 : 1 (скрещивание двух гетерозигот).

Ответ. P: rrPp × RrPp → F₁: $\frac{3}{8}$ RrP- + $\frac{3}{8}$ rrP- + $\frac{1}{8}$ Rrpp + $\frac{1}{8}$ rrpp.

3.3 Комплементарное взаимодействие

Методические указания

Комплементарное взаимодействие обусловлено дополнительными (комплементарными) генами, которые могут вызывать проявление признаков только при совместном действии, дополняя работу друг друга. Сам по себе ни один из этих генов фенотипического проявления (в классическом случае комплементарного взаимодействия!) не имеет.

Комплементарность – самый распространенный тип взаимодействия генов, поскольку по этому механизму обеспечивается контроль цепей биосинтетических реакций. Известно, что синтез большинства сложных соединений представляет собой процесс многоэтапный, каждый этап которого, контролируемый особым ферментом, детерминируется отдельным геном. Таким образом контролируется наследование пурпурной окраски цветков у душистого горошка, красной и пурпурной окраски семян у кукурузы, синтез алкалоидов и других сложных соединений. Если синтез пурпурного пигмента контролируется двумя генами (см. ниже), то мутация каждого из них нарушает синтез пигмента и вызывает белую (бесцветную) окраску цветов. Поэтому естественно, что синтез пигмента и окраска цветков возможны только при наличии обеих доминантных аллелей.

Комплементарность – тип взаимодействия двух или нескольких генов, при котором признак проявляется только при совместном действии всех доминантных аллелей, каждая из которых не имеет собственного фенотипического проявления.

Расщепление во втором поколении – 9 : 7. Встречаются случаи, когда один из генов может иметь фенотипическое проявление, что изменяет характер расщепления (например, 12:3:1). Если же оба гена имеют фенотипическое проявление, то это уже взаимодействие по типу кооперации.

Обозначения. Пример дигибридного скрещивания: у душистого горошка за окраску цветков отвечают два гена: А и В (часто их обозначают буквами С и R), в то же время: aa bb, А_ и В_ – это белая окраска цветков (пигмент не синтезируется, доминантные аллели генов А и В никак не проявляются), наличие обеих доминантных аллелей А_В_ – это пурпурная окраска цветков.

Пример тригибридного (полигибридного) скрещивания: у кукурузы за пурпурную окраску зерен отвечает несколько генов и среди них – А, С, Р. При отсутствии доминантного гена Р (т. е. рецессивная гомозигота rr) окраска будет красной, а при отсутствии доминантных аллелей А либо С, зерна будут белыми (aa cc rr тоже белые).

Задачи I типа

Задача № 28. Какое потомство и в каком соотношении появится от скрещиваний двух нижеуказанных белоцветковых форм душистого горошка: 1) Aa bb × aa Bb; 2) AA bb × aa Bb.

Решение:

1) По первому и второму гену анализирующее скрещивание, т. е. дигибридное анализирующее скрещивание. Поэтому ответ можно записать сразу: $P: Aabb \times aaBb \rightarrow F_1: \frac{1}{4}AaBb + \frac{1}{4}aaBb + \frac{1}{4}Aabb + \frac{1}{4}aabb$. Очевидно, что только первый генотип будет с пурпурными цветками, а все остальные – белоцветковые.

Ответ. Среди потомков от первого скрещивания будет $\frac{1}{4}$ с пурпурными цветками и $\frac{3}{4}$ белоцветковых растений.

2) Во втором скрещивании по гену А скрещиваются две гомозиготы (1-я «буква генетического алфавита»), в результате чего все потомки будут гетерозиготны. По гену В – скрещивание анализирующее, что даст расщепление 1 : 1.

Запись скрещивания: $P: AA_{bb} \times aaBb \rightarrow$

$F_1: Aa (\frac{1}{2}Bb + \frac{1}{2}bb) = \frac{1}{2}AaBb + \frac{1}{2}Aabb$, т. е. половина потомков будет иметь пурпурные и половина белые цветки.

Ответ. От второго скрещивания двух белоцветковых растений получатся $\frac{1}{2}$ растений душистого горошка с пурпурными и $\frac{1}{2}$ с белыми цветками.

Задачи II типа

Задача № 29. При скрещивании двух белоцветковых растений душистого горошка в первом поколении получили $\frac{3}{4}$ растений с белыми цветками и $\frac{1}{4}$ – с пурпурными. Каковы были генотипы родительских форм и потомков?

Запись условия: Поскольку возможно большое количество вариантов генотипов растений с белыми цветками, то для родительских форм нельзя записать ни одного генетического символа. Имеем:

$P: \text{белое} \times \text{белое} \rightarrow F_1: \frac{3}{4} \text{ белые} + \frac{1}{4} A_B_.$

Решение. Нужно ответить на 3 вопроса (см. 1.4), а также выбрать один из четырех методов решения (см. 2.3). В анализе было использовано достаточно большое количество растений (ответ «да» на 1-й вопрос), а также наблюдается расщепление (ответ «да» на 2-й вопрос). Методы 1, 2 и 3 не могут быть использованы. Рассмотрим четвертый метод на примере задачи № 22 из раздела 2.3. Все коэффициенты, характеризующие полигибридное расщепление ($\frac{27}{64}$, $\frac{9}{16}$, $\frac{3}{16}$, $\frac{3}{8}$, $\frac{1}{8}$ и т. д.) получены как произведение элементарных коэффициентов расщепления по каждому гену (1, $\frac{1}{4}$ либо $\frac{1}{2}$). Особое значение имеют знаменатели, потому что именно они показывают число комбинаций потомков (число фенотипов либо генотипов). Поэтому метод и называется методом знаменателей. Задачу решим путем разложения дигибридного коэффициента $\frac{1}{4}$ на два элементарных коэффициента: по гену А и по гену В, т. к. он стоит при «простом» члене с известными аллелями $A_B_$. Но не $\frac{3}{4}$, который стоит при члене с неизвестными аллелями и представляет собой сумму трех качественно отличных друг от друга комбинаций генотипов. Разложить $\frac{1}{4}$ можно следующим образом: $\frac{1}{4} = \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2}$, либо $\frac{1}{4} = \frac{1}{4} \times 1$. Согласно таблице «генетического алфавита» видим, что коэффициент $\frac{1}{2}$ соответствует 2-й «букве», что указывает на анализирующее скрещивание по обоим генам.

Запись скрещивания и схема решения:

P: белое $\times$ белое;

F₁: $\frac{1}{4}$ A-B- + $\frac{1}{2}$ белых;

$\frac{1}{4} = \frac{1}{2}$ (по гену A) $\cdot \frac{1}{2}$ (по гену B).

По гену A коэф. $\frac{1}{2} \rightarrow$ 3-я «буква генетического алфавита». Значит:

родители (по A) $\rightarrow$ Aa $\times$ aa;

потомки(по A) $\rightarrow \frac{1}{2}$ Aa + $\frac{1}{2}$ aa.

По гену B коэф. $\frac{1}{2} \rightarrow$ 3-я «буква». Значит:

родители (по B) $\rightarrow$ Bb $\times$ bb;

потомки(по B) $\rightarrow \frac{1}{2}$ Bb + $\frac{1}{2}$ bb.

Для интеграции данных по обоим генам у родителей следует учесть, что родительские формы имеют белую окраску цветков. Поэтому ни материнская, ни отцовская форма не могут быть гетерозиготными одновременно по обоим генам, поскольку эта форма была бы пурпурной. Отсюда генотипы: P: Aabb $\times$ aaBb.

Для восстановления генотипа потомков перемножим два вышеуказанных двучлена по гену A и B и получим: $\frac{1}{4}$ AaBb + $\frac{1}{4}$ aaBb + $\frac{1}{4}$ Aabb + $\frac{1}{4}$ aabb.

Ответ. Мы установили генотипы обеих белоцветковых родительских форм (см. выше) и генотипы потомков, которые распадаются на два фенотипа: $\frac{1}{4}$ с пурпурными (Aa Bb) и $\frac{1}{2}$ с белыми цветками.

Задача № 30. В результате скрещивания пурпурноцветкового растения с белоцветковым в потомстве было получено $\frac{3}{8}$ пурпурно- и $\frac{5}{8}$ белоцветковых форм. Каковы генотипы родительских форм и потомков?

Запись условия: P: A_B_ $\times$ белое $\rightarrow$ F₁: $\frac{3}{8}$ A_B_ + $\frac{5}{8}$ белых.

Решение. Используем для анализа и разложения коэффициент $\frac{3}{8}$: $\frac{3}{8} = \frac{3}{4}$ (по гену A) $\cdot \frac{1}{2}$ (по гену B). Можно, конечно же и наоборот, $\frac{3}{4}$ (по гену B) $\cdot \frac{1}{2}$ (по гену A), потому что гены ведь реально в организме не помечены A и B. Просто из двух генов по одному $\frac{3}{4}$ и по другому $\frac{1}{2}$.

По гену A $\frac{3}{4}$ (2-я «буква генетического алфавита»). Значит:

родители: P: Aa $\times$ Aa; и потомки: $\frac{1}{2}$ A- + $\frac{1}{4}$ aa.

По гену B $\frac{1}{2}$ (3-я «буква»): Значит:

родители: P: Bb $\times$ bb и потомки: $\frac{1}{2}$ Bb + $\frac{1}{2}$ bb. Отсюда, генотип родителей – AaBb $\times$ Aabb, а генотип потомков – произведение двучлена на двучлен: $\frac{3}{8}$ A-Bb + $\frac{3}{8}$ A-bb + $\frac{1}{8}$ aaBb + $\frac{1}{8}$ aabb.

Ответ. Установленные генотипы родителей и потомков приведены выше. Последние распадаются на два типа фенотипов: $\frac{3}{8}$ с пурпурными цветками, а все остальные $\frac{5}{8}$ – с белыми.

Задача № 31. При скрещивании двух белозерных растений кукурузы в потомстве получено $\frac{1}{8}$ с пурпурными зернами, $\frac{1}{8}$ – с красными и $\frac{1}{2}$ белозерных. Каковы генотипы родителей и потомков?

Запись скрещивания: P: белое $\times$ белое; F₁: $\frac{1}{8}$ A_C_P_ + $\frac{1}{8}$ A_C_pp + $\frac{1}{2}$ белых.

Решение. Коэффициент $\frac{1}{8}$ (а не $\frac{1}{2}$!) разлагаем на три (тригибридное скрещивание) элементарных сомножителя (согласно таблице «генетического

алфавита» это могут быть только $\frac{1}{2}$ [$\frac{1}{4}$ или $\frac{3}{4}$ значения не имеет, т. к. важны знаменатели!, число комбинаций, т. е. номер буквы генетического алфавита], $\frac{1}{2}$ или 1). Возможно два варианта: либо $\frac{1}{8} = \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2}$, либо $\frac{1}{8} = \frac{1}{4}$ [либо $= \frac{3}{4}$] $\frac{1}{2} \cdot 1$. Необходимо проверить оба варианта, хотя с учетом числителя и видно, что больше подходит 1-й вариант (если бы был второй, то чаще всего коэффициент был бы не $\frac{1}{8}$, а $\frac{3}{8}$).

Вариант 1: $\frac{1}{8} = \frac{1}{2}$ (по А) ($\frac{1}{2}$ по С) ($\frac{1}{2}$ по Р)

Проверим вариант 1 по выше принятой схеме. По гену А – $\frac{1}{2}$ (3-я «буква»). Значит родители: Р: Аа × аа; потомки: F₁: $\frac{1}{2}$ Аа + $\frac{1}{2}$ аа.

По гену С – $\frac{1}{2}$ (3-я «буква»). Значит родители: Р: Сс × сс; потомки: F₁: $\frac{1}{2}$ Сс + $\frac{1}{2}$ сс.

По гену Р – $\frac{1}{2}$ (3-я «буква»). Значит родители: Р: Рр × рр; а потомки: F₁: $\frac{1}{2}$ Рр + $\frac{1}{2}$ рр.

Для определения генотипа родителей необходимо учесть, что семена у обеих форм белые. Это значит, что доминантные аллели генов А и С не вступили в комплементарное взаимодействие, что доминантные аллели генов находятся у разных родителей, один у отца, другой у матери. Отсюда *генотипы родителей*: Р: АаСсРр × ааСсрр. Гетерозиготой по гену Р может быть и отцовская форма (в этом случае материнская – рецессивная гомозигота). Более точный ответ по условию задачи дать невозможно. В реальных условиях эксперимента для ответа на данный вопрос необходимо провести анализирующее скрещивание обеих форм по гену Р.

Генотипы потомков получим как произведение трех двучленов: ($\frac{1}{2}$ Аа + $\frac{1}{2}$ аа) ($\frac{1}{2}$ Сс + $\frac{1}{2}$ сс) ($\frac{1}{2}$ Рр + $\frac{1}{2}$ рр) = $\frac{1}{8}$ АаСсРр + $\frac{1}{8}$ АаСсрр + $\frac{1}{8}$ АаСсРр + $\frac{1}{8}$ ааСсРр + $\frac{1}{8}$ АаСсрр + $\frac{1}{8}$ ааСсРр + $\frac{1}{8}$ ааСсрр. По фенотипу только первый генотип даст пурпурную окраску семян, второй – красную, а все остальные – белую, что вполне соответствует условию задачи.

Ответ. Восстановленные генотипы родителей дадут восемь генотипов потомков, распадающихся на три фенотипа: $\frac{1}{8}$ с пурпурными, $\frac{1}{8}$ с красными и $\frac{1}{2}$ с белыми семенами в початках кукурузы.

Вариант 2: $\frac{1}{8} = (\frac{1}{4} \text{ по А}) (\frac{1}{2} \text{ по С}) 1 \text{ по Р}$ предоставляется возможность проверить самостоятельно, чтобы убедиться, что только первый вариант удовлетворяет условию задачи.

3.4 Эпистаз

Методические указания

Эпистаз – это тип взаимодействия генов, при котором доминантная аллель одного гена подавляет действие аллелей другого гена (как доминантных, так и рецессивных).

Эпистаз можно сравнить с полным доминированием, однако, в первом случае – это неаллельное взаимодействие (взаимодействие аллелей разных генов), а во втором – взаимодействие аллелей одного гена.

При эпистазе во втором поколении (при скрещивании двух дигетерозигот) наблюдается расщепление 13 : 3 или 12 : 3 : 1. Иногда выделяют еще рецессивный эпистаз. В случае *рецессивного эпистаза* расщепление – 9 : 3 : 4 и его чаще называют криптомерией (см. ниже раздел 3.5)

Обозначения. У кур за окраску оперения отвечают многие гены и среди них гены С и I. Ген С – окрашенное (черное, красное и др.) оперение, а ген с – белое (неокрашенное) оперение. Оба этих гена проявляются только при отсутствии гена-ингибитора I, который подавляет их проявление (т. е. при наличии обоих рецессивных аллелей ii, которые сами по себе не проявляются).

Задачи I типа

Задача № 32. Какой цвет оперения будет наблюдаться в потомстве от скрещивания белого петуха и белой курицы следующего генотипа: Р: СС Ii × СС Ii.

Решение. Используя математический метод получения потомства и видя, что по первому гену оба родителя являются гомозиготами (1-я «буква»), а по второму – гетерозиготами (3-я «буква»), получим первое поколение: F₁: СС (¾Ii + ¼ii) = ¾ССIi + ¼ССii.

Ответ. В результате этого скрещивания в первом поколении будет получено ¾ белых цыплят и ¼ с окрашенным оперением.

Задачи II типа

Задача № 33. При скрещивании белой курицы и белого петуха в первом поколении получено 7/8 цыплят белых и 1/8 – черных. Каковы были генотипы родителей и потомков?

Запись условия: Р: белая × белый; F₁: 7/8 белых + 1/8 С_ ii.

Решение. Поскольку количество потомков достаточно для использования методов генетического анализа и наблюдается расщепление, то используем метод знаменателей. Коэффициент 1/8 разложим на два сомножителя (скрещивание дигибридное – два гена): 1/8 = 1/4(¾) · 1/2.

По гену С – ¾ (2-я «буква»). Значит родители: Р: Сс × Сс; потомки: F₁: ¾С- + ¼сс. По гену I – 1/2 (3-я «буква»). Значит родители: Р: Ii × ii; потомки: F₁: ½Ii + ½ii.

Генотипы родителей получаем, объединив восстановленные генотипы по обоим генам Р: СсIi × Ссii, а генотипы потомков – перемножив двучлен на двучлен: ¾С-Ii + ¾С- ii + ¼сс Ii + ¼сс ii. Проанализировав фенотипы полученных потомков, убедимся, что только вторая форма имеет черные перья, а все остальные – белые. Однако у нас ¾ черных, а не 1/8, как это требуется по условию задачи (т. е. ¾ белых и ¾ черных вместо 7 : 1). Это означает неправильный вариант коэффициентов по генам, необходимо было взять ¾ по второму гену и 1/2 по первому гену, что дало бы расщепление 7 : 1.

Ответ. Одна родительская форма – дигетерозигота, другая – гетерозигота только по второму гену, а по первому – рецессивная гомозигота Р: ссIi × СсIi. В потомстве 7/8 цыплят с белым оперением и 1/8 – с черным:

¾С-Ii + 1/8С-ii + ¾ссIi + 1/8ссii.
белые черные белые белые

3.5 Криптомерия

Методические указания

Криптомерию часто определяют как рецессивный эпистаз. Различия можно уловить только на молекулярно-биохимическом уровне. В случае рецессивного эпистаза некий гипотетический продукт, синтезируемый под контролем рецессивного гена в гомозиготном состоянии, подавляет действие другого гена (его рецессивных и доминантных аллелей). Существует и другой, можно сказать «позитивный», противоположный эпистазу вариант трактовки этого взаимодействия, что и позволяет его дифференцировать от эпистаза.

Криптомерия – это тип взаимодействия генов, при котором доминантная аллель одного гена (ген-проявитель) необходим для проявления активности другого гена (т. е. некий гипотетический продукт, синтезируемый под контролем доминантных аллелей одного гена, необходим для «активации» продуктов другого гена).

Фенотипическое проявление одного гена возможно только при наличии доминантных аллелей и невозможно при наличии рецессивных аллелей другого гена.

Обозначения. У фасоли гены В и Р детерминируют окраску семян так, что В – красная окраска, а в – желто-коричневая, но проявляется она только при наличии гена Р (ген-проявитель). Если же имеются аллели рр, то семена белые (окраска не проявляется).

Задачи I типа

Задача № 34. С какой окраской семян появится фасоль в результате скрещивания двух нижеуказанных форм с желто-коричневой и красной окраской: $vvRr \times VvRr$.

Решение. Используем математический метод.

По гену В анализирующее скрещивание: $P: vv \times Vv$ (3-я «буква»), откуда $\rightarrow F_1: \frac{1}{2}Vv + \frac{1}{2}vv$.

По гену Р скрещивание двух гетерозигот: $P: Rr \times Rr$ (2-я «буква»), откуда $\rightarrow F_1: \frac{1}{2}P- + \frac{1}{4}pp$.

Перемножив двучлен на двучлен получаем потомство:

$\frac{3}{8}Vv P- + \frac{3}{8}vv P- + \frac{1}{8}Vv pp + \frac{1}{8}vv pp$
(красные) (желто-кор.) (белые) (белые)

Ответ. В первом поколении получено $\frac{3}{8}$ красnoseмянных, $\frac{3}{8}$ с желто-коричневыми семенами и $\frac{1}{4}$ белосемянных растений.

Задачи II типа

Задача № 35. В первом поколении от скрещивания белосемянной и красnoseмянной форм фасоли получено $\frac{3}{8}$ с красными семенами, $\frac{1}{8}$ с желто-коричневыми и $\frac{1}{2}$ с белыми семенами. Будут ли белосемянные потомки давать расщепление?

Запись условия: $P: B_P_ \times _ _ pp \rightarrow \frac{3}{8}B_P_ + \frac{1}{8}bb P_ + \frac{1}{2}_ _ pp$.

Решение. Количество потомков достаточно для генетического анализа расщепления, однако ни первый, ни второй метод решения задач не могут быть использованы. Согласно третьему методу (поиск «следов» генов) можно установить, что оба родителя имели по одной рецессивной аллели (в потомстве есть рецессивная гомозигота bb). Этого недостаточно для решения задачи, поэтому используем четвертый метод (по знаменателям).

Коэффициент $\frac{3}{8}$ (а не $\frac{1}{2}$ или $\frac{1}{4}$) разложим на два сомножителя: $\frac{3}{8} = \frac{3}{4} \cdot \frac{1}{2}$. Распределение элементарных коэффициентов по генам облегчено наличием у отцовской формы pp . Отсюда вытекает, что анализирующее скрещивание было по гену P ($\frac{1}{2}$ по P), ($\frac{3}{4}$ по гену B):

родители: $P: Bb Pp \times Bb pp$; $\rightarrow$ Потомки: $F_1: (\frac{3}{4}B - + \frac{1}{4}bb) (\frac{1}{2}Pp + \frac{1}{2}pp) =$
 $= \frac{3}{8}B - Pp + \frac{1}{8}bb Pp + \frac{3}{8}B - pp + \frac{1}{8}bb pp$
(красные) (желто-кор.) (белые) (белые)

Расщепления не дают только гомозиготы. Проанализировав генотипы двух белосемянных форм, полученных в потомстве, убедимся, что только четверть из них ($\frac{1}{8}$ из общей суммы $\frac{4}{8}$), а именно $bb pp$, не будут в дальнейших поколениях давать расщепления.

Ответ. Только $\frac{1}{4}$ белосемянных потомков не будут давать расщепления в дальнейших поколениях, а $\frac{3}{4}$ белосемянных – будут.

3.6 Полимерия

Методические указания

Полимерия – это тип взаимодействия неаллельных генов, при котором два или несколько генов, обладающих одинаковым фенотипическим эффектом, контролируют один признак. Они называются полигенами.

При этом различают два типа полимерии: кумулятивную и некумулятивную.

В случае некумулятивной полимерии для проявления признака достаточно одной доминантной аллели, поэтому наблюдается расщепление $15 : 1$, $63 : 1$, $255 : 1$ и т. д.

В случае кумулятивной полимерии степень проявления признака зависит от «дозы гена» (от числа доминантных аллелей) и прямо пропорциональна их количеству. Гены, взаимодействующие по типу кумулятивной полимерии, контролируют количественные (мерные) признаки: рост, массу, длину, яйцеклосность, удой молока, процент жира, содержание белка и т. д. Эти признаки обладают непрерывной изменчивостью, всегда приводится среднее статистическое значение и величина ошибки.

Обозначения. Все полигены обладают одинаковым действием на контролируемый признак, существует две системы их обозначений. Если за какой-то признак, контролируемый генами, взаимодействующими по типу полимерии, отвечает три полигена, то их можно обозначить двумя способами: либо $AA BB CC$ (эта система обозначений будет подчеркивать, что речь идет

о трех дискретных генах), либо $A_1A_1 A_2A_2 A_3A_3$, что будет подчеркивать одинаковый характер и одинаковую степень (силу) воздействия каждого из этих трех дискретных генов на контролируемый признак.

Задачи I типа

Задача № 36. Предположим, что у тыквы за массу плодов отвечают три полигена, взаимодействующих по типу кумулятивной полимерии.

При скрещивании материнской формы со средней массой плодов $3 (\pm 0,24)$ кг и отцовской с массой плодов $1,5 (\pm 0,12)$ кг получены гибриды первого поколения, а на их основе – второго. Необходимо определить, какое расщепление будет наблюдаться во втором поколении от этого скрещивания: какой массы будут плоды и в каком соотношении они будут появляться.

Запись скрещивания: $P: AA BB CC (3 \text{ кг}) \times aa bb cc (1,5 \text{ кг});$

$F_1: Aa Bb Cc (2,25 \text{ кг}) \times Aa Bb Cc (2,25 \text{ кг});$

$F_2: 6D_{(+0p)}; 5D_{(+1p)}; 4D_{(+2p)}; 3D_{(+3p)}; 2D_{(+4p)}; 1D_{(+5p)}; 0D_{(+6p)},$

где D – доминантные аллели, цифра слева от D – количество доминантных аллелей; p – рецессивные аллели, цифра возле p – количество рецессивных аллелей. Количество фенотипических классов определяется как $n-1$ (где n – число аллелей).

Решение. В случае кумулятивной полимерии в проявление признака вносят одинаковый вклад каждая доминантная аллель наравне с другими аналогичными и каждая рецессивная наравне с рецессивными аллелями. Это видно и по массе плодов тыквы первого поколения: средняя арифметическая $(3 \text{ кг} + 1,5 \text{ кг}) / 2 = 2,25 \text{ кг}$. Однако степень влияния доминантных $(3 : 6)$ не равен доле вклада рецессивных $(1,5 : 6)$. Поэтому для расчета средней массы плодов каждого из 7 фенотипических классов во втором поколении используется один из двух наиболее простых методов (в зависимости от арифметического удобства).

Первый метод: степень проявления признака, контролируемого рецессивными гомозиготами, считается минимальной и рассчитывается доля «дополнительного вклада», вносимого каждой доминантной аллелью. Например, $3 \text{ кг} - 1,5 \text{ кг} = 1,5 \text{ кг}$. Поскольку эта разница контролируется 6 доминантными аллелями, то доля каждой аллели составит $1,5 \text{ кг} : 6 = 0,25 \text{ кг}$ «дополнительного вклада» на 1 доминантную аллель по сравнению с рецессивной.

Второй метод: рассчитывается абсолютная доля вклада каждой доминантной $(3 \text{ кг} : 6D = 0,5 \text{ кг на } 1D)$ и каждой рецессивной $(1,5 \text{ кг} : 6p = 0,25 \text{ кг на } 1p)$ аллелей. Для расчета массы плодов тыквы, например растений фенотипического класса $4D (+2p)$, умножаем долю вклада $1D (0,5 \text{ кг})$ на их число (4), а долю вклада $1p (0,25)$ на их число (2). Тогда получим: $[0,5 \cdot 4] + [0,25 \cdot 2] = 2,5 \text{ кг}$.

Следующий этап – определение расщепления. Коэффициенты для каждого фенотипического класса представляют собой коэффициенты разложения бинома Ньютона при $n = 4$ (для дигибридного скрещивания, т. е. для случая полимерии, контролируемой двумя парами генов, или четырьмя ал-

шерстных, 3 голубых короткошерстных и 4 белых короткошерстных. Определить генотипы родителей и характер наследования окраски и длины шерсти.

6. Две линии кукурузы с семенами, неокрашенными алейроном, при скрещивании друг с другом дают в F_1 семена с окрашенным алейроном, а в F_2 получается расщепление: 9 окрашенных семян к 7 неокрашенным. Как выявить разные генотипы среди одинаковых фенотипов в F_2 ? Для ответа на этот вопрос любое растение из F_2 можно подвергать самоопылению или использовать одновременно его пыльцу для опыления любых других растений, в том числе и исходных линий.

7. При скрещивании черной курицы с белым петухом все цыплята черные. В анализирующем скрещивании получено 28 белых и 10 черных цыплят. Как наследуется окраска оперения? Каковы генотипы всех форм?

8. У душистого горошка два белоцветковых растения, разных по происхождению, при скрещивании дали в F_1 пурпурноцветковые гибриды. В F_2 на 9 растений с пурпурными цветками – 7 с белыми. Как получить генотип, который будет служить анализатором для любого другого генотипа, встречающегося в этом скрещивании?

9. При скрещивании двух сортов левкоя, один из которых имеет махровые красные цветки, а второй – махровые белые, в F_1 все гибриды имеют простые красные цветки, а в F_2 наблюдается расщепление: 68 растений с махровыми белыми цветками, 275 – с простыми красными, 86 – с простыми белыми и 213 – с махровыми красными цветками. Как наследуются окраска и форма цветка?

10. Скрещиваются два сорта земляники: безусая с красной ягодой и безусая с белой ягодой. F_1 – все растения усатые с красной ягодой, F_2 – 331 растение усатое с красной ягодой, 98 растений усатых с белой ягодой; 235 – безусых с красной ягодой; 88 – безусых с белой ягодой. Определить генотипы исходных сортов и характер наследования окраски ягоды и усатости.

11. При скрещивании двух сортов тыквы, имеющих белые плоды, F_1 – белоплодное, а в F_2 получается следующее расщепление: 12 белоплодных к 3 желтоплодным и 1 с зелеными плодами. Определите характер наследования окраски и генотипы всех форм. Как называется такой тип наследования?

12. В следующих скрещиваниях тыкв, различных по окраске плодов, определить генотипы родителей и потомков:

а) белоплодное $\times$ желтоплодное; в потомстве 78 растений с белыми плодами, 61 с желтыми и 19 с зелеными;

б) белоплодное $\times$ зеленоплодное; в потомстве 145 растений с белыми плодами, 72 с желтыми и 66 с зелеными;

с) белоплодное $\times$ белоплодное; в потомстве 851 растение с белыми плодами, 218 с желтыми и 68 с зелеными.

13. При скрещивании двух белозерных растений кукурузы F_1 – белозерное, а в F_2 получено 138 белых семян и 39 пурпурных. К какому типу наследования относится этот случай? Определите генотипы всех форм. Какое будет потомство в обоих F_2 ?

14. При скрещивании двух пород кур: 1-я порода с белым оперением и хохлом, 2-я – с белым оперением, но без хохла – в F_1 все цыплята оказа-

лись белыми хохлатыми. В F_2 получено следующее расщепление: 39 белых хохлатых, 4 рыжих без хохла, 12 белых без хохла и 9 рыжих хохлатых. Объясните, как наследуются анализируемые признаки?

15. Скрещиваются два сорта льна, один из которых имеет розовую окраску цветка и нормальные лепестки, а другой – белую окраску и нормальные лепестки. В F_1 окраска цветка розовая, лепестки нормальные. В F_2 расщепление: 40 розовых нормальных, 8 розовых гофрированных, 4 белых гофрированных и 14 белых нормальных. Как наследуются окраска цветка и тип венчика?

16. У кур С и О – доминантные гены окрашенности оперения, I – доминантный ингибитор окраски. Генотипы пород следующие: белый леггорн – COI , белый виандот – COi , белая шелковистая – CoI . Каковы будут F_1 и F_2 от всевозможных скрещиваний между этими породами?

17. У пастушьей сумки стручок может быть треугольным и округлым. При скрещивании любой гомозиготной формы с треугольным стручком с растением, имеющим округлый стручок, в F_1 всегда получаются треугольные стручки. Определите генотипы растений в скрещиваниях, которые дают следующие расщепления в F_2 : а) 15 растений с треугольными стручками, 1 с округлыми; б) 3 растения с треугольными стручками, 1 с округлыми.

18. Уши кроликов породы баран длиной 30 см, у других пород 10 см. Предположим, что различия в длине ушей зависят от двух пар генов с однозначным действием. Генотип баранов – $L_1L_1L_2L_2$, обычных кроликов – $l_1l_1l_2l_2$. Определите длину ушей кроликов F_1 и всех возможных генотипов в F_2 .

19. Овцы одной породы имеют длину шерсти в среднем 40 см, а другой – 10 см. Предположим, что различия между этими породами зависят от трех пар генов с однозначным действием. Каковы будут F_1 и F_2 ?

20. У человека врожденная глухота может определяться генами d и e. Для нормального слуха необходимо наличие в генотипе обеих доминантных аллелей (DE). Определите генотипы родителей в следующих двух семьях: а) оба родителя глухие, а их 7 детей имеют нормальный слух; б) у глухих родителей 4 глухих ребенка.

21. В браке двух здоровых людей появился глухонемой ребенок-альбинос. Объясните, почему это могло произойти, и напишите генотипы родителей и ребенка.

22. Цвет кожи человека определяется взаимодействием нескольких пар генов по типу кумулятивной полимерии: цвет тем темнее, чем больше доминантных генов в генотипе. Потомка негра и белого называют мулатом. Если у негритянки (AABB) и белого мужчины (aabb) будут дети, то в какой пропорции можно ожидать появления детей с темной кожей, мулатов и белых?

23. Если два мулата (AaBb) имеют детей, то можно ли ожидать среди них полных негров, белых, мулатов? Какую долю составят дети каждого типа?

24. Можно ли ожидать у супругов-негров детей более светлых, чем они сами?

25. Можно ли ожидать от белых родителей детей более темных, чем они сами?

26. Могут ли два светлокожих негра иметь детей более темных, чем они сами, более светлых? Почему?

27. Чья кожа темнее: AAbb, AaBb, aaBB?

4 НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ, СЦЕПЛЕННЫХ С ПОЛОМ

4.1 Определение (детерминация) пола

Многообразие живых организмов обусловило и разнообразие механизмов определения пола у животных и двудомных растений.

В большинстве случаев пол предопределен генетически. В этой детерминации ведущую роль играет наличие специальных *половых хромосом X и Y* (все остальные – аутосомы), либо определенное соотношение (баланс) X-хромосом и *аутосом*, либо общее число хромосом у данного вида.

Характер наследования аллелей, расположенных в половых хромосомах, отличается от передачи аутосомно наследуемых признаков. Поэтому для проведения генетического анализа необходимо знать и уметь определять локализацию генов, контролирующих наследуемый признак. *Критерий дифференциации (различения и разграничения)* этих признаков – результаты реципрокных скрещиваний, которые одинаковы при аутосомно наследуемых признаках и отличаются, если гены локализованы в половых хромосомах.

4.2 Сцепленное с полом наследование

Сцепленными с полом называются признаки, гены которых локализованы в половых хромосомах (в узком смысле слова – в X-хромосомах). Y-хромосома у разных организмов в большей или меньшей степени генетически инертна, поэтому у так называемого *гетерогаметного пола* образующего два типа гамет, и, чаще всего, имеющего X- и Y-хромосомы, гены X-хромосомы представлены лишь в единственном числе, находятся в *гемизиготном состоянии* (см. схему).



Локализация генов в половых хромосомах

Гетерогаметным полом могут быть самцы (человек, млекопитающие, дрозофилы и пр.) или самки (птицы, бабочки).

У гомогаметного пола, с двумя X-хромосомами и образующего все гаметы одного типа, все гены в половых хромосомах представлены двумя аллелями, как и в аутосомах.

Наследование признаков, сцепленных с полом, имеет две основных особенности:

- 1) различие результатов прямых и обратных (реципрокных) скрещиваний;
- 2) наследование крест-накрест: признак от матери передается сыновьям, от отца – дочерям.

У человека сцеплено с полом наследуются гемофилия, дальтонизм и многие другие признаки. У дрозофилы известно около 200 таких признаков.

4.3 Гетерогаметность мужского пола

Методические указания

Гетерогаметность мужского пола – это наиболее распространенный тип определения пола, который имеет еще несколько названий: тип *Lugaeus* (по названию клопа, у которого впервые открыли этот тип детерминации), *тип дрозофилы*, *тип человека*. Он характерен для всех млекопитающих, большинства позвоночных и многих беспозвоночных животных. В этом случае самцы гетерогаметны, имеют половые хромосомы X и Y, образуют два типа гамет (S с X и S с Y хромосомами), а самки гомогаметны, имеют две X-хромосомы, образуют один тип яйцеклеток (все с X-хромосомами). В результате их оплодотворения спермиями с Y-хромосомами образуются зиготы, снабженные как X-, так и Y-хромосомами (гетерогаметный пол – мужской), а спермии, несущие X-хромосому, при слиянии с женской гаметой дают гомогаметные зиготы (женский пол).

Поэтому для генетического анализа удобно использовать особи мужского пола, где все признаки, находящиеся в гемизиготном состоянии, проявляются.

Обозначения. W – ген белых глаз у дрозофилы; W, w⁺ или просто знак «+» – дикая аллель, красные глаза. Этот признак наследуется моногенно: аллели локализованы только в X-хромосоме, хотя признак окраски глаз у дрозофилы контролируется серией множественных аллелей. Y-хромосому принято обозначать ! или ¬.

Задачи I типа

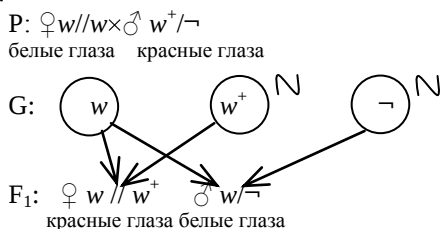
Задача № 37. Какое потомство можно получить от скрещивания белоглазой самки дрозофилы с красноглазым самцом?

Решение. Самка дрозофилы несет две X-хромосомы, поэтому она содержит два гена белоглазости. Генотип самки: ww (w/w). Самец дрозофилы имеет только одну X-хромосому, или один ген окраски (красные глаза). Генотип самца – w+!/ (+/¬).

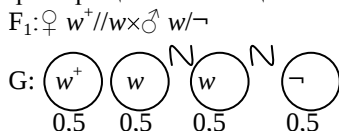
Запись скрещивания: P:

$$\begin{array}{c} \text{♀ } w/w \times \text{♂ } +/\neg \\ \text{белоглазая} \quad \text{красноглазый} \\ \text{Ⓜ } w \quad \text{Ⓜ } + \quad \text{Ⓜ } \neg \end{array}$$

У самки образуется один тип гамет, несущий X-хромосомы, у самца – два, несущие либо X-, либо Y-хромосомы с равной вероятностью (по 0,5: + и –). В результате их комбинирования и слияния получается два типа зигот: с 2-мя X-хромосомами – самки и с XY-хромосомами – самцы. Это потомки первого поколения:



Признак белых глаз передался от матери к «сыновьям», а красных глаз – от отца к «дочерям»: признаки наследуются крест-накрест. Проанализируем их дальнейшую передачу при скрещивании самцов и самок F₁ между собой.



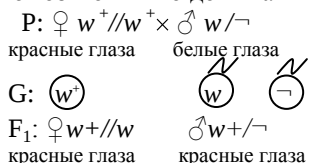
Составляем решетку Пеннета и определяем типы потомков:

Типы гамет	0,5 +	0,5 w
0,5 w	0,25 +//w ♀ красноглазые	0,25 w//w ♀ белоглазые
0,5 –	0,25 +/– ♂ красноглазые	0,25 w/– ♂ белоглазые

Ответ. В потомстве появляется ½ самцов и ½ самок; и у тех, и у других половина с белыми глазами, половина с красными, т. е. расщепление I : I : I : I. Но если абстрагироваться от пола, то суммарное расщепление по окраске глаз – 1 : 1 (½ белоглазых и ½ красноглазых). Это совершенно другое расщепление, по сравнению с моногибридным расщеплением признаков, не сцепленных с полом, где оно составляет 3 : 1.

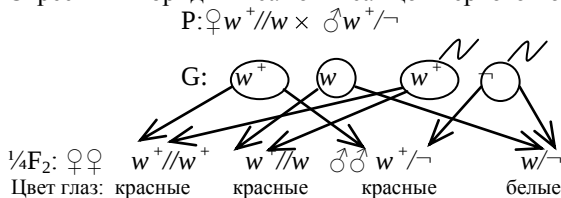
Задача № 38. Какое потомство появится от скрещивания двух линий дрозофилы: красноглазых самок и белоглазых самцов?

Решение. Это скрещивание является обратным (реципрокным) по отношению к вышеописанному. Рассуждения аналогичные. Поскольку речь идет о линиях, то самки гомозиготны по доминантному признаку красных глаз:



У самок-матерей обе X-хромосомы несут доминантные аллели, значит красный цвет глаз проявляется у всех потомков: и у самцов, и у самок.

Скрестим гибридных самок и самцов первого поколения и получим F_2 :



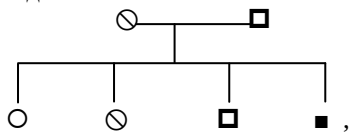
Ответ. Во втором поколении суммарное расщепление соответствует второму закону Менделя – 3 : 1. Таким образом, в случае признаков, сцепленных с полом, расщепление в реципрокных скрещиваниях отличается: в первом (прямом) – 1 : 1, во втором (обратном) – 3 : 1. В случае анализа аутосомно наследуемых признаков результат не зависит от направления скрещивания и всегда соответствует законам Менделя – 3 : 1.

Задача № 39. Какое потомство можно ожидать в браке, где отец и мать имеют нормальное зрение, но мать гетерозиготна (носитель гена дальтонизма)?

Решение. Обозначим ген нормального зрения + (D), ген дальтонизма d. Мать гетерозиготна $+//d$, потому что является носительницей гена дальтонизма, хотя по фенотипу имеет нормальное зрение. Отец $+/-$. Записываем:



Ответ. При оплодотворении с равной вероятностью могут появиться и девочки, и мальчики. Девочки все с нормальным зрением (из них половина – носительницы гена дальтонизма); мальчики с равной вероятностью могут быть с нормальным зрением и дальтоники. Если составить родословную, то она может выглядеть так:



где $\bigcirc$ – нормальное зрение, гомозигота; $\bigcirc$ – нормальное зрение (носительница), гетерозигота; $\blacksquare$ – нормальное зрение, гомизигота; $\blacksquare$ – дальтоник, гемизигота.

Задачи II типа

Задача № 40. При скрещивании красноглазых самцов и самок дрозофилы получили: 72 красноглазых самки, 35красноглазых и 34 белоглазых 34 самца. Определить генотипы родителей и потомков.

Решение. Условие задачи с использованием генетической символики: оба родителя имеют доминантные аллели: $P: \text{♀ } w^+// - \times \text{♂ } w^+/-$.

Для потомков можно записать: $F_1: \text{♀ } 72 w^+// -; \text{♂♂ } 35 w^+/- \text{ и } 34 w/-$.

Самцы получают свою единственную X-хромосому от матери. $\frac{1}{2}$ самцов имеют красные глаза и $\frac{1}{2}$ – белые, поэтому можно сказать, что у матери одна X-хромосома несет доминантную аллель, а вторая – рецессивную, т. е. самка гетерозиготна $w^+//w$. Из 72 самок $F_1 \frac{1}{2}$ являются гомозиготными $w^+//w^+$, $\frac{1}{2}$ – гетерозиготными $w^+//w$.

Ответ. $\frac{1}{4}$

$$P: \text{♀ } w^+//w \times \text{♂ } w^+/-$$

$$F_1: \text{♀ } \underbrace{\frac{1}{4} w^+//w^+; \frac{1}{4} w^+//w}_{72}; \text{♂ } \underbrace{\frac{1}{4} w^+/-; \frac{1}{4} w/-}_{34}^{35}$$

Задача № 41. Все потомство от скрещивания красноглазых самцов и самок дрозофилы погибло, кроме одного самца, глаза которого оказались белыми. Определить генотипы родителей и ожидаемого потомства.

Решение. Самец свою единственную X-хромосому получил от матери, следовательно, она была гетерозиготна. Записав ее генотип, можем получить ожидаемое F_1 (см. задачу № 1).

Ответ. $P: \text{♀ } w^+//w \times \text{♂ } w^+/-$;

F_1 (ожидаемое): $\text{♀ } \frac{1}{4} w^+//w^+; \frac{1}{4} w^+//w; \text{♂ } \frac{1}{4} w^+/-; \frac{1}{4} w/-^{++}$

F_1 : (практически полученное): один $\text{♂ } w/-$.

Задача № 42. У мужа и жены нормальное зрение, а сын – дальтоник. Каковы генотипы родителей?

Решение. Можем записать фенотипы родителей и сына:

$P: D// - \times D/-$ [или $P: D- \times D!$]

$F_1: d/-$ [или $F_1: d!$]

Очевидно, что сын-дальтоник получил свою единственную X-хромосому с рецессивным геном d от матери. Следовательно, мать является гетерозиготой по гену дальтонизма.

Ответ. Генотип матери Dd , а отца $D!$.

Задача № 43. У здоровой женщины брат-дальтоник. Может ли у нее быть сын с цветной слепотой?

Решение. Ген дальтонизма рецессивен и локализован в X-хромосоме, можно записать генотип брата – $d!$.Свою единственную X-хромосому с геном дальтонизма он получил от матери, которая является носителем дальтонизма. Фенотип этой женщины $D-$. Другая X-хромосома может быть с геном дальтонизма (вероятность $\frac{1}{2}$) или с геном нормального зрения (веро-

ятность $\frac{1}{2}$). Во втором случае все сыновья будут здоровыми. В первом случае $\frac{1}{2}$ сыновей, которые получают хромосому с геном D, будут иметь нормальное зрение, а $\frac{1}{2}$ сыновей, получившие от матери X-хромосому с рецессивным геном d, будут дальтониками.

Для корректности ответа можно определить вероятность появления у этой женщины сына-дальтоника – это произведение вероятности получения гена d женщиной и вероятности по передаче: $\frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$.

Ответ. С вероятностью $\frac{1}{4}$ можно ожидать появление сына-дальтоника у нормальной женщины, имеющей брата-дальтоника.

Задача № 44. У здоровых родителей четверо детей. Один сын болен гемофилией и умирает в 14-летнем возрасте. Другой сын и две дочери здоровы. Какова вероятность заболевания у их детей (у внуков анализируемых родителей)?

Решение. Эту задачу удобно решать графически по методу анализа родословных.



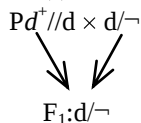
Умерший сын ген гемофилии h получил от матери (от отца – Y-хромосому), значит мать – гетерозигота Hh – носительница гена гемофилии и с вероятностью $\frac{1}{2}$ передаст его своим детям. У дочери, получившей ген гемофилии, потомство может быть таким же, как у матери; у дочери, не получившей этого гена, все потомство будет здоровым. Второй сын здоров, значит он не получил от матери гена гемофилии и его дети этого гена не получают.

Ответ. Сын здоров, поэтому все его дети также будут здоровы. Вероятность заболевания детей дочерей равна произведению вероятности получения гена гемофилии от матери и вероятности его передачи своим детям: $\frac{1}{2} \cdot \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$.

Задача № 45. В семье, где отец-дальтоник и мать с нормальным зрением, рождается мальчик-дальтоник. Кто носитель гена заболевания?

Решение. Аллель дальтонизма рецессивна и локализована в X-хромосоме. Поэтому мальчик мог получить ее только с X-хромосомой от матери, а от отца – Y-хромосому.

Ответ. Болезнь унаследована от матери – ее носительницы:



4.4 Гетерогаметность женского пола

Методические указания

В случае гетерогаметности особи женского пола имеют половые хромосомы X и Y, а самцы – две X-хромосомы. Очень часто, чтобы отличать этот случай от гетерогаметности мужского пола, половые хромосомы обозначают соответственно буквами Z и W.

Генетический анализ проводится по гетерогаметному полу, но на этот раз – это женский пол.

Обозначения. У кур В – аллель пестрого оперения, b – аллель темной равномерной окраски.

Задачи II типа

Задача № 46. Получите потомство от скрещивания пестрой курицы с темным петухом.

Решение. У самки только одна X-хромосома, значит, в ее генотипе присутствует лишь один ген окраски – В ($\text{♀ } B/\neg$). У самца две X-хромосомы, два гена окраски. Он с рецессивным признаком, поэтому и является гомозиготой b/b.

Записываем: $P: \text{♀ } B/\neg \times \text{♂ } b/b$

	Пестрая	темный
G:	$\text{B} \quad \neg$	$b \quad b$
	0,5 0,5	
F ₁ :	$\text{♀ } b/\neg$; $\text{♂ } B/b$	
	Темная пестрый	

Ответ. При оплодотворении с равной вероятностью могут появиться темные самки b/¬ и пестрые самцы B/b.

Задача № 47. Фактор k у кур является рецессивным и сцепленным с полом. Все зиготы, не имеющие нормальной аллели K, умирают до вылупления. Самец, гетерозиготный по этому фактору, скрещенный с нормальной курицей, дал 120 живых цыплят. Какая часть из них должна оказаться самцами, а какая самками?

Решение. У кур гетерогаметным полом является самка, она гемизигота, значит $\text{♀ } K/\neg$, ♂ – гомогаметен и гетерозиготен K/k. Запишем:

	Норма	норма
P:	$\text{♀ } K/\neg$ × $\text{♂ } K/k$	
G:	$K \quad \neg$ $K \quad k$	
	0,5 0,5 0,5 0,5	
F ₁ :	$K/\neg; k/\neg$; $K/K; K/k$	
	0,5 0,5 0,5 0,5	
	Нормальные гибнут до нормальные	
	вылупления	

Ответ. Поскольку самки k/¬ погибают до вылупления, то из 120 живых цыплят 80 – самцы и 40 – самки.

4.5 Голандрические признаки

Методические указания

Голандрические признаки – это признаки, гены которых локализованы в Y-хромосоме. Y-хромосома генетически инертна, у разных видов и в Y-хромосоме могут быть активные участки, контролирующие определенные признаки. В этом случае может быть два варианта.

1 вариант. В Y-хромосоме есть гены, которых нет в X-хромосоме. При этом признак передается только с Y-хромосомой. Если самцы гетерогаметны, то признак передается от самца только самцам, а если самки гетерогаметны, то от самки – только самкам. У человека наличие плавательной перепонки между пальцами нижних конечностей передается только от отца сыновьям, потому что ген этой аномалии локализован лишь в Y-хромосоме.

2 вариант. В Y-хромосоме присутствует ген, который аллелен гену, локализованному в X-хромосоме. В таком случае самки и самцы не различаются по числу генов, контролирурующих исследуемый признак, здесь в значительной степени применим анализ, рассмотренный для аутосом. Однако имеются и отличия. Этот тип наследования называют частично сцепленным с полом.

4.6 Наследование признаков, частично сцепленных с полом

Методические указания

Частично сцепленными с полом называют признаки, гены которых локализованы в обоих половых хромосомах: X и Y. Называют их так потому, что они контролируются генами половых хромосом и наблюдается определенная специфика их наследования.

Задачи

Задача № 48. Проанализируйте характер передачи рецессивного, частично сцепленного с полом, наследственного заболевания от матери к потомкам.

Решение. Р: ♀ X^aX^a × ♂ X^AY^A

$$F_1: \text{♀ } X^A X^a \times \text{♂ } X^a Y^A$$

F₂: ♀ X^AX^a; ♀ X^aX^a; ♂ X^AY^A; ♂ X^aY^A
 больна

Ответ. Болезнь передается от матери через детей и проявляется только у внуков.

Задача № 49. Проанализируйте характер передачи наследственного рецессивного частично сцепленного с полом заболевания от отца к потомкам.

Решение.

$$P: \text{♀ } X^A X^A \times \text{♂ } X^a Y^a$$
$$F_1: \text{♀ } X^A X^a \times \text{♂ } X^A Y^a$$
$$F_2: \text{♀ } X^A X^A; \text{♀ } X^A X^a; \text{♂ } X^A Y^a; \text{♂ } X^a Y^a$$

болен

Ответ. Болезнь передается от отца через детей и проявляется у внуков.

4.7 Определение пола уровнем пloidности хромосомного набора

Методические указания

Если пол определяется числом наборов хромосом, то у диплоидных особей в генотипе – 2 гена, определяющих данный признак, у гаплоидной – лишь один ген. Рассмотрим пример. У пчел самки диплоидны, а самцы исходно гаплоидны, поскольку развиваются партеногенетически без оплодотворения.

Задачи

Задача № 50. У пчел A – аллель, определяющая вырезку крыла; + – аллель, определяющая нормальное крыло. Определить потомство в семье, где самец с вырезкой крыла, а самка гетерозиготна.

Решение. Самка с вырезкой, диплоидна и гетерозигота, значит A//+ ; самец с вырезкой и гаплоиден, значит A:

P: ♀ A//+ × ♂ A/

с вырезкой с вырезкой

G: (A) (+) (A)

0,5 0,5

F₁: ♀♀ A//A; A//+ ♂♂ A/+

с вырезкой с вырезкой с вырезкой норма

Ответ. Самки развиваются из оплодотворенных яиц: 0,5 A//A, 0,5 A//+, т. е. все с вырезкой крыла. Самцы развиваются из яиц без оплодотворения, и поэтому возможно появление 0,5 A/ – с вырезкой и 0,5 +/ нормальнокрылых.

4.8 Зависящие от пола признаки

Методические указания

Признаки, зависящие от пола – это признаки, характер проявления которых зависит от пола особи. Они могут быть доминантными или рецессивными в зависимости от пола особи.

У человека таким признаком является лысость (у мужчин она доминантна, у женщин – рецессивна), у овец – рогатость (доминантна у самцов, рецессивна у самок). В этих случаях одинаковые по генотипу (гетерозиготы) самки и самцы будут различаться фенотипически.

4.9 Признаки, ограниченные полом

Методические указания

Признаки, ограниченные полом, – это признаки, гены которых присутствуют и у самок, и у самцов, но в силу физиологических особенностей организма они проявляются фенотипически только у особей определенного пола. Высокая или низкая удойность молока у крупного рогатого скота –

свойство, контролируемое многими генами, которые передаются по наследству потомкам (как телочкам, так и бычкам) от коров и быков. Удойность и жирномолочность могут проявляться только у коров. Яйценоскость у кур наследуется от обоих родителей, но фенотипически проявляется лишь у самок. Поэтому оценку самцов по исследуемому признаку можно проводить лишь по их дочерям или сестрам (сибс-селекция).

4.10 Задачи по наследованию признаков, сцепленных с полом

1. Проведите возвратные скрещивания гибридов F_1 с родительскими формами в обоих проанализированных скрещиваниях. Какое получится потомство?

2. Скрещивается белоглазая серотелая самка дрозофилы с красноглазым чернотелым самцом. Каковы будут F_1 и F_2 ?

3. У дрозофилы длинные крылья определяются геном vg^+ , короткие – vg ; желтое тело – y , серое – y^+ . Желтотелого короткокрылого самца скрещивают с серотелой длиннокрылой самкой. В F_1 все мухи серотелые и длиннокрылые. В F_2 получено расщепление: 58 самок серотелых длиннокрылых и 21 серотелая короткокрылая, 29 самцов серотелых длиннокрылых, 11 серотелых короткокрылых, 9 желтотелых короткокрылых и 32 желтотелых длиннокрылых. Объясните полученные результаты.

4. Женское растение дремы с узкими листьями опыляют пылью мужского растения с нормальными листьями. В F_1 женские растения с нормальными листьями, а мужские – с узкими. Какое получится потомство, если цветки женских растений F_1 опылить пылью мужского растения, аналогичного отцовскому?

5. Пылью мужского растения дремы с зелеными листьями опыляют цветки женских растений с желто-зелеными листьями. В F_1 женские растения имеют зеленые листья, а мужские – желто-зеленые. Какое будет F_2 ?

6. У кошек желтая окраска шерсти определяется доминантным геном B , черная – b . Гетерозигота Bb имеет черепаховую окраску шерсти. Ген B сцеплен с полом. Какие могут быть котята, если кот черный, а кошка желтая? Если кот черный, а кошка черепаховая? Может ли у кота быть черепаховая окраска?

7. У кур полосатая окраска оперения определяется доминантным, сцепленным с полом, геном B , черная – b , темная окраска кожи зависит от аутосомного гена S , белая – от s ; розовидный гребень – R , листовидный – r . Аутосомный ген C в гетерозиготном состоянии (Cs) обуславливает коротконогость, а в гомозиготном (CC) носит летальный эффект, рецессивная гомозигота (cc) имеет нормальную длину ног.

8. Петух черный темнокожий с листовидным гребнем, курица полосатая белокожая с листовидным гребнем. Какие могут быть цыплята?

9. Черный темнокожий петух с розовидным гребнем скрещен с полосатой темнокожей курицей с листовидным гребнем. Среди цыплят 6 полосатых темнокожих петушков, 2 полосатых белокожих петушка, 5 черных тем-

нокожих курочек и 2 черные белокожие курочки. Все цыплята с розовидным гребнем. Каковы генотипы родителей?

10. Полосатый белокожий петух с листовидным гребнем и черная темнокожая курица с розовидным гребнем дали 18 цыплят. Все они полосатые темнокожие с розовидным гребнем. Попробуйте определить генотипы родителей.

11. Коротконогого полосатого петуха скрещивают с коротконогой черной курицей. Каковы будут F_1 и F_2 ?

12. Коротконогого гетерозиготного по полосатой окраске оперения петуха скрещивают с коротконогой черной курицей. Какое ожидается потомство?

13. От курицы и петуха с неизвестными характеристиками получены цыплята: $\frac{1}{6}$ с нормальными ногами черных курочек, $\frac{1}{6}$ с нормальными ногами полосатых петушков, $\frac{1}{3}$ коротконогих черных курочек и $\frac{1}{3}$ коротконогих полосатых петушков. Определите генотипы и фенотипы родителей.

14. У канареек сцепленный с полом ген В определяет зеленую окраску оперения, b – коричневую. Наличие хохолка зависит от аутосомного гена С, его отсутствие – от с:

а) зеленого хохлатого самца скрещивают с коричневой самкой без хохолка. Каковы будут F_1 , F_2 и оба F_b ? Что получится в обратном скрещивании?

б) зеленого самца без хохолка скрещивают с коричневой хохлатой самкой. Получено следующее потомство: 1 самец коричневый хохлатый, 1 коричневый без хохолка и 2 зеленые хохлатые самки. Каковы генотипы родителей?

в) оба родителя зеленые хохлатые. Птенцов от них получено 2: зеленый хохлатый самец и коричневая без хохолка самка. Определите генотипы родителей.

15. Может ли быть мужчина гетерозиготным по признакам, сцепленным с полом? Объясните почему, напишите формулу генотипа.

16. Может ли признак, сцепленный с полом, передаваться от отца к сыну?

17. Гетерозиготного по тому или иному гену человека называют носителем. Мужчина с цветной слепотой – дальтоник (признак сцеплен с полом) – женится на женщине – носителе цветной слепоты. Можно ли ожидать в этом браке здорового сына, дочери с цветной слепотой?

18. Здоровая женщина, у которой отец – носитель цветной слепоты, выходит замуж за здорового мужчину. Можно ли ожидать, что их дети будут дальтониками?

19. Мужчина-дальтоник женится на здоровой женщине, у них двое детей: сын с цветной слепотой и здоровая дочь. Что можно сказать о генотипе матери?

20. Здоровая женщина, отец которой был дальтоником, выходит замуж за здорового мужчину. Могут ли у нее быть дети-дальтоники? То же, если муж-дальтоник?

21. У мужа и жены нормальное зрение, а сын – дальтоник. Каковы генотипы родителей?

22. У здоровой женщины брат-дальтоник. Может ли у нее быть сын с цветной слепотой?

23. Если альбинизм определяется рецессивным аутосомным геном, а гемофилия – рецессивный сцепленный с полом признак, то могут ли быть мужчины гемофиликами и альбиносами?

24. Напишите генотип здоровой женщины, если ее отец был гемофиликом, а мать – альбиносом.

25. Здоровые мужчина и женщина вступают в брак, может ли у них родиться сын-гемофилик? Напишите генотипы родителей и сына.

26. Здоровый мужчина-альбинос женится на здоровой женщине, отец которой был гемофиликом, а мать – альбиносом. Какие дети могут быть от этого брака, в какой пропорции?

27. У здоровых родителей трое детей. Один сын болен гемофилией и умирает в 14-летнем возрасте. Другой сын и две дочери здоровы. Какова вероятность заболевания у их детей?

28. Какую долю составят здоровые сыновья от брака альбиноса-гемофилика мужчины и женщины-носителя обоих этих генов?

29. Отец и сын в семье гемофилики и кареглазые, а у голубоглазой матери нормальная свертываемость крови. Можно ли сказать, что сын унаследовал все признаки от отца?

30. В некоторых семьях псевдогипертрофическая мускульная дистрофия (смерть в 10–20 лет) зависит от рецессивного сцепленного с полом гена. Болезнь зарегистрирована только у мальчиков. Почему? Если больные мальчики умирают до деторождения, то почему эта болезнь не элиминируется из популяции?

31. У кур известен сцепленный с полом рецессивный ген с летальным эффектом без видимого проявления. Каково будет соотношение полов в потомстве гетерозиготного по этому гену петуха и нормальной курицы?

32. От пары мух дрозофилы получено 420 потомков, из них только 141 самец. Как это можно объяснить?

33. В некоторых случаях часть X-хромосомы оказывается генетически инертной, а Y-хромосома несет те или иные аллели. У человека в Y-хромосоме находится ген, определяющий развитие перепонки между вторым и третьим пальцами ног. Определите, какие будут дети и внуки у мужчины с перепонками между пальцами и женщины, у которой этих перепонки нет.

34. У человека есть наследственное аллергическое заболевание – геморрагический диатез, вызываемый рецессивным геном *a*. Аллели этого гена находятся в X- и Y-хромосоме. Попробуйте определить, какие будут дети и внуки, если родители: а) жена здорова, муж болен (оба гомозиготны); б) муж здоров, жена больна (оба гомозиготны).

35. У рыбы *Aplocheilichthys* самки гомогаметны – XX, а самцы гетерогаметны – XY. Y-хромосома так же, как и X-хромосома, содержит аллели генов. В норме рыбы имеют коричневую окраску, определяемую аллелью B, голубая окраска – b. Y-хромосома всегда содержит аллель B и никогда – b. Следовательно, самцы никогда не бывают голубыми. Проведите скрещивание голубой самки с гомозиготным коричневым самцом и определите, какие будут F1 и F2. В чем отличие этого наследования от аутосомного и сцепленного с полом?

5 СЦЕПЛЕННОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ

Методические указания

Сцепленное наследование – это совместная передача признаков, (детерминирующих их генов) от родителей к потомкам. Причина этого – расположение анализируемых генов в одной паре гомологичных хромосом. Группа генов, наследующихся вместе, называется *группой сцепления*. Эти гены локализованы в одной паре гомологичных хромосом. Если гены передаются вместе всегда, говорят о *полном сцеплении* генов. Однако такое явление встречается очень редко (самцы дрозофилы). Чаще всего в мейозе на межгенном участке с той или иной частотой (вероятностью) происходит кроссинговер, приводящий к нарушению сцепленного наследования и появлению *рекомбинантных (кроссоверных) потомков*, содержащих из двух анализируемых признаков один материнский и второй отцовский. Это явление называется *неполным, или частичным* сцеплением.

Доля кроссоверных потомков в анализирующем скрещивании, выраженная в процентах (*морганидах*), называется *силой сцепления*. Она всегда пропорциональна расстоянию между генами в паре гомологичных хромосом, поэтому используется для построения *генетических, или факториальных карт хромосом*, которые являются относительными, а не абсолютными (в отличие от *физических, например, цитологических карт*).

5.1 Определение силы сцепления

Обозначения. При анализе наследования сцепленных генов используют запись в виде дроби. Записанная в числителе последовательность букв, обозначающих названия генов, отражает линейную последовательность генов в одной из пары гомологичных хромосом (материнской), а в знаменателе – в другой хромосоме (отцовской).

Рецессивные аллели обозначают обычно малыми буквами латинского алфавита (w), а доминантные той же буквой со знаком $+$ в индексе (w^+), либо просто знаком $+$. Поэтому запись $+++$ расшифровывается по-разному в каждой конкретной задаче по сопоставлению с рецессивными гомозиготами.

Для определения силы сцепления проводят скрещивание двух гомозиготных родительских форм. Затем полученный гибрид первого поколения подвергают анализирующему скрещиванию с рецессивной гомозиготой по анализируемым признакам. Все потомство в записи фенотипа будет иметь одинаковый знаменатель – рецессивные аллели. Их обычно не записывают, а указывают только числитель (*фенотипический радикал*).

Задачи I типа

Задача № 51. После скрещивания особи нормальной (++) с особью гомозиготной по генам а и с и последующего анализирующего скрещивания гибрида, получено следующее потомство: ++ 1202; +а 803; с+ 797; са 1198. Определите, сцеплены ли гены а и с, если да, то какова сила сцепления?

Запись условия задачи:

$$\begin{array}{lcl}
 P: & ++ & \times \quad \underline{ca} \\
 & ++ & \quad \quad ca \\
 F_1: & ++ & \times \quad \underline{ca} \\
 & ca & \quad \quad ca \\
 F_a: & ++ & 1202 \\
 & +a & 803 \\
 & c+ & 797 \\
 & ca & 1198.
 \end{array}$$

Решение. Следует подчеркнуть, что буквы ни в коем случае нельзя менять местами, потому что они могут отражать последовательность генов в хромосоме.

На первую часть вопроса ответ должен быть положительным. Если бы гены а и с наследовались независимо (находились в разных хромосомах), то было бы одинаковое количество всех четырех типов потомков, а расщепление 1 : 1 : 1 : 1.

Для определения силы сцепления подсчитаем общее количество потомков ($1202 + 803 + 797 + 1198 = 4000$), число кроссоверных потомков ($803 + 797 = 1600$) и их процент ($1600 : 4000 \cdot 100 \% = 40 \%$). Пара кроссоверных комбинаций всегда меньше 50 %, этим она и отличается от двух родительских.

Ответ. Гены а и с сцеплены (находятся в одной паре гомологичных хромосом), сила их сцепления равна 40 %.

Задачи II типа

Задача № 52. Сила сцепления между генами о и р равна 16 %. Какие потомки и в каком соотношении будут наблюдаться в анализирующем скрещивании гибрида, полученного от следующих родителей: материнская форма нормальна по гену о, но рецессивна по р, а отцовская – рецессивна по о, а нормальна по гену р.

Решение. Сила сцепления составляет 16 %, поэтому присутствует два типа кроссоверных потомков по 8 %. Формы, фенотипически соответствующие материнской и отцовской, будут составлять по 42 %. Их генотипы запишем согласно условию задачи:

$$\begin{array}{lcl}
 P: & \underline{+p} & \times \quad \underline{o+} \\
 & +p & \quad \quad o+ \\
 F_1: & \underline{+p} & \times \quad \underline{or} \\
 & o+ & \quad \quad or \\
 F_a: & ++ & 8 \% \\
 & +p & 42 \% \\
 & o+ & 42 \% \\
 & or & 8 \%
 \end{array}$$

Ответ. В анализирующем скрещивании получено следующее потомство: ++8 %; +p42 %; o+42 %; or8 %.

5.2 Задачи по анализу сцепленного наследования

1. Сколько независимо наследующихся пар признаков может быть у лошадиной аскариды, гороха, человека?

2. Можно ли определить процент кроссинговера между генами А и В в скрещивании $Aabb \times aabb$. Сцепленные гены, в отличие от несцепленных, обозначаются так: $Aabb$.

3. У кролика один из типов пятнистости доминирует над сплошной окраской, а нормальная шерсть – над ангорской. Скрещивают пятнистого кролика с нормальной шерстью с равномерно окрашенной ангорской крольчихой. От скрещивания гибридов F_1 с равномерно окрашенными ангорскими кроликами получено 26 пятнистых ангорских крольчат, 144 равномерно окрашенных ангорских, 157 пятнистых с нормальной шерстью и 23 равномерно окрашенных с нормальной шерстью. Как наследуются пятнистость и длина шерсти по отношению друг к другу?

4. Скрещены две линии мышей: в одной из них животные с извитой шерстью нормальной длины, в другой – с длинной прямой. Гибриды F_1 с нормальной прямой шерстью. В анализирующем скрещивании получилось следующее расщепление: мышат с нормальной прямой шерстью – 27, с нормальной извитой – 99, длинной прямой – 98 и длинной извитой – 24. Как наследуются эти две пары признаков?

5. Высокое растение томата с шаровидными плодами, скрещенное с карликовым растением, имеющим грушевидные плоды, дало 81 высокое шаровидное, 79 карликовых грушевидных, 22 высоких грушевидных и 17 карликовых шаровидных потомков. Другое высокое растение с шаровидными плодами, скрещенное с карликовым растением, имеющим грушевидные плоды, дало 21 высокое грушевидное, 18 карликовых шаровидных, 5 высоких шаровидных и 4 карликовых грушевидных потомка. Каковы генотипы двух исходных высоких растений с шаровидными плодами? Какое потомство дали бы они при скрещивании друг с другом, в каком соотношении?

6. У растения окрашенный цветок доминирует над неокрашенным, а желтая окраска растения рецессивна к зеленой. Два гетерозиготных растения скрещены с рецессивной гомозиготной формой, в результате получено следующее потомство:

Окраска цветка	Окраска растения	Растение 1	Растение 2
окрашенный	зеленая	88	23
окрашенный	желтая	12	170
неокрашенный	зеленая	8	190
неокрашенный	желтая	92	17

Каковы генотипы обоих гетерозиготных растений? Рассчитайте величину кроссинговера. Какое потомство получилось бы от самоопыления каждого из растений и при скрещивании их друг с другом?

7. При скрещивании душистого горошка, гомозиготного по яркой окраске цветков и наличию усов, с растением, гомозиготным по бледной окраске

цветков и отсутствию усов, было получено F_1 , состоящее из растений с яркими цветками и усами. В F_2 от этого скрещивания были получены растения: с яркими цветками и усами – 424, с яркими цветками и без усов – 102, с бледными цветками и усами – 99, с бледными цветками и без усов – 91. При скрещивании ярко цветкового растения без усов с бледно цветковым «усатым» растением было получено ярко цветковое, обладающее усами F_1 . В F_2 оказалось: ярко цветковых с усами – 847, бледно цветковых с усами – 298, ярко цветковых без усов – 300, бледно цветковых без усов – 49. Как наследуются эти признаки?

8. Если гены Ab сцеплены и кроссинговер между ними составляет 20 %, то какова будет пропорция генотипов $aabb$ в F_2 от скрещивания $AAbb \times aaBB$, $AaBb \times AaBb$?

9. Гены AB сцеплены, кроссинговер между ними составляет 40 %. Определите, сколько появится в потомстве дигетерозиготы $AaBb$ при ее самооплодотворении форм, $aabb$ и $A-bb$? Что получится при 10 %-м кроссинговере?

10. У дрозофилы рецессивный ген cut (ct), обуславливающий вырезки на крыльях, и рецессивный ген tan (t), обуславливающий темную окраску тела, расположены в X-хромосоме. Ответьте на следующие вопросы:

а) Можно ли установить расстояние между этими генами, скрещивая гетерозиготную по обоим генам самку с самцом, рецессивным по этим признакам. Каким образом?

б) Можно ли установить расстояние между этими генами, скрещивая такую же самку с самцом, доминантным по обоим признакам? Каким образом?

11. Предположим, что у дрозофилы гены A и B сцеплены с полом и кроссинговер между ними составляет 20 %. Каково будет потомство в следующих скрещиваниях:

♀ $AaBb \times \text{♂} ab$;
 ♀ $Aabb \times \text{♂} ab$;
 ♀ $AaBb \times \text{♂} AB$;
 ♀ $AaBb \times \text{♂} Ab$;
 ♀ $AaBb \times \text{♂} Ab$.

12. Скрещивают две линии дрозофилы $b+pr+$ (серое тело, красные глаза – оба гена из II группы сцепления) и bpr (черное тело, пурпурные глаза). Кроссинговер между генами $b-pr$ составляет 6 %. Попробуйте определить расщепление в F_2 (у самцов дрозофилы не идет). Определите, какое будет F_2 от скрещивания линий $b+pr$ и $bpr+$.

13. У дрозофилы кроссинговер между генами $b-vg$ составляет 20 %. Определите, какое будет F_2 от скрещивания линий $bvg \times b + vg$ и $bvg + \times b + vg$.

14. Объясните: а) почему в задачах № 12 и 13 получаются разные расщепления в F_2 , если у исходных линий берутся разные сочетания аллелей одних и тех же генов; б) почему в этих задачах скрещивания линий $b + pr \times bpr +$ и $bvg + \times b + vg$, в которых гены находятся на разных расстояниях (6 и 20 %), в F_2 получаются одинаковые количественные отношения в расщеплении.

15. У здоровой женщины родилось четыре сына: один – гемофилик (несвертываемость крови), страдающий цветной слепотой (признаки сцеплены с полом); двое других – гемофилики, но с нормальным зрением; последний – здоровый по двум признакам. Какой генотип наиболее вероятен для нее?

16. Почему даже большое число семей с одним ребенком не может дать сведений о сцеплении генов? Почему такие сведения могут дать семьи минимум с двумя детьми?

17. У человека рецессивный ген *c* обуславливает цветовую слепоту (протанопию), а рецессивный ген *d* – мышечную дистрофию Дюшена. Оба признака наследуются сцепленно с полом. По родословной одной многодетной семьи были получены следующие данные: здоровая женщина с нормальным зрением, отец которой страдал мышечной дистрофией, а мать – нарушением цветового зрения, вышла замуж за здорового мужчину с нормальным цветовым зрением. От этого брака родилось 8 мальчиков и 3 девочки. Из них 3 девочки и один мальчик были здоровы и имели нормальное зрение. Из остальных семи мальчиков 3 страдали мышечной дистрофией, 3 – цветовой слепотой и 1 – обоими заболеваниями. По этим данным была дана приблизительная (ввиду малочисленности материала) оценка расстояния между генами *c* и *d*. Укажите это расстояние.

5.3 Составление генетических карт хромосом

Методические указания

Для составления генетических карт хромосом (с учетом линейного расположения генов в хромосомах, установленного Морганом) используется правило трех точек: сумма расстояний от крайних генов до среднего равна расстоянию между двумя крайними генами (расстояние 1–2 + расстояние 2–3 = расстоянию 1–3).

Место на хромосоме каждого вновь локализуемого гена определяется относительно локусов двух генов, расположения которых уже известны. Для этого необходимо определить силу сцепления локализуемого гена с двумя другими. Предполагается, что сила сцепления двух исходных генов уже известна из хромосомной карты, а если нет, то определяют три параметра: силу сцепления генов 1–2, силу сцепления генов 2–3 и силу сцепления генов 1–3. Каждую из них определяют по отношению к родительской «конфигурации» хромосом и отдельно для каждого из трех расстояний.

Задачи I типа

Задача № 53. Гибрид, полученный от скрещивания растения гомозиготного по генам *a*, *o* и *p* с нормальным растением по этим признакам, при анализирующем скрещивании дал следующее потомство: +++ 366; +o+ 76; ++ a 47; p+a 73; p++ 8; ро+ 53; роa 369; +оa 8. Сцеплены ли гены *a*, *o* и *p* между собой? Если да, то определите их последовательность расположения и расстояние между ними на карте хромосомы.

Запись скрещивания:

P:	$\frac{+++}{+++}$	×	$\frac{poa}{poa}$
F ₁ :	$\frac{+++}{poa}$	×	$\frac{poa}{poa}$
F _a :	1) +++ 336; 2) +o+ 76; 3) ++a 47; 4) p+a 74; 5) p++ 8; 6) po+ 53; 7) poa 369; 8) +oa 7.		

Решение. Если бы гены наследовались независимо, то в тригибридном анализирующем скрещивании было бы расщепление 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1, т. е. восемь типов потомков в равных долях. Следовательно, эти гены сцеплены (они гена находятся в одной паре гомологичных хромосом). Определим силу сцепления между каждым из них.

По генам р и о (1 и 2) родительские сочетания у гибрида это: ++ и ро, следовательно кроссоверами по эти генам являются потомки № 2, 4, 5 и 8, их сумма равна 76 + 74 + 8 + 7 = 165, что составляет 165 : 1000 · 100 % = 16,5 %.

По генам о и а (2 и 3) сочетания в родительских хромосомах гибрида это: ++ и оа, поэтому кроссоверными потомками являются № 2, 3, 4, 6, их сумма составляет 250 (76 + 47 + 74 + 53), или 25 %.

По генам р и а (1 и 3) сочетания в родительских хромосомах гибрида – ++ и ра. Кроссоверами по эти генам являются потомки № 3, 5, 6, 8, их сумма составляет 115 (47 + 8 + 53 + 7), или 11,5 %.

Определив расстояние между тремя генами, можно установить их последовательность и построить карту хромосомы. Расстояние между генами о и а примерно равно сумме расстояний между генами р-о и р-а. Гены расположены на хромосоме следующим образом: а 11,5 р 16,5 о.

Сумма двух расстояний составляет 28 %, а определенная нами сила сцепления между генами а и о составляет лишь 25 %. Разница в 3 % представляет собой т. наз. *поправку на двойной кроссинговер*. Чтобы понять ее смысл, запишем скрещивание с учетом последовательности генов и выразим абсолютные величины в процентах.

<u>Ответ:</u>	P:	$\frac{+++}{+++}$	×	$\frac{apo}{apo}$
	F ₁ :	$\frac{+++}{apo}$	×	$\frac{apo}{apo}$
	F _a :			
	Родительские формы	+++	36,75 %	
		apo	36,75 %	
	Одинарные кроссоверы между 1 и 2 генами (а-р)	+po	5,00 %	
		a++	5,00 %	
	Одинарные кроссоверы между 2 и 3 генами (р-о)	++o	7,50 %	
		ar+	7,50 %	
	Двойные кроссоверы	+p+	0,75 %	
		a+o	0,75 %	

Примечание. Можем вывести *общие правила для определения силы сцепления трех генов при составлении карт хромосом*. При этом следует учесть, что сила сцепления между генами (процент кроссоверных потомков) не что иное, как реализация вероятности осуществления в мейозе кроссинговера между двумя анализируемыми точками (генами).

1. Для определения *силы сцепления между двумя не крайними генами* необходимо найти сумму вероятностей одинарных и двойных кроссоверов между этими генами. Между 1 и 2 (a–p) – это: $5\% + 5\% + 0,75\% + 0,75\% = 11,5\%$; а между 2 и 3 (p–o) – это: $7,5\% + 7,5\% + 0,75\% + 0,75\% = 16,5\%$.

2. Для определения *силы сцепления между двумя крайними (1 и 3) генами* необходимо к сумме вероятностей одинарных кроссоверов между 1–2 и 2–3 генами добавить удвоенную вероятность двойных кроссоверов (поправка на двойной кроссинговер), так как между точками 1 и 3 у двойных кроссоверов перекрест произошел дважды, но эмпирически он не выявляется, т. к. концы одной хромосомы двойных кроссоверов идентичны материнской (+++ и p +). Концы другой хромосомы двойных кроссоверов идентичны отцовской хромосоме (apo и a + o). Тогда получается суммарное расстояние: $5\% + 5\% + 7,5\% + 7,5\% + 2(0,75\% + 0,75\%) = 28\%$.

3. Теоретическая вероятность появления двойных кроссоверов равна произведению вероятностей одинарных: $0,10 \cdot 0,15 = 0,015 = 1,5\%$ (два по 0,75 %).

Задачи II типа

Задача № 54. Согласно карте хромосом гены А, С и О расположены в указанной последовательности, а сила сцепления между А и С равна 10 %, а между С и О – 20 %. Определите, какие гаметы и в каком соотношении будет образовывать тригибрид.

Решение. Вспомним, что и 10 %, и 20 % включают в себя вероятности одинарных и двойных кроссоверов. Необходимо определить вероятность появления двойных кроссоверов (произведение вероятностей одинарных) и вычесть их из общей суммы. Вероятность двойных кроссоверов составляет: $0,1 \cdot 0,2 = 0,02 = 2\%$, а одинарных – $10\% - 2\% = 8\%$ и $20\% - 2\% = 18\%$. Остальные – родительские.

Запись условия и ответа: А 10 % С 20 % О

Ответ: Р: $\frac{ACO}{aco}$

ГАМЕТЫ:

Родительские формы	ACO	36,0 %
	aco	36,0 %
Одинарные кроссоверы между 1 и 2 генами (a–c)	Aco	4,00 %
	aCO	4,00 %
Одинарные кроссоверы между 2 и 3 генами (c–o)	ACo	9,00 %
	acO	9,00 %
Двойные кроссоверы	AcO	1,00 %
	aCo	1,00 %

5.4 Задачи по составлению карт хромосом

1. Генотип $Aa Bb Cc$, гены В и С сцеплены, кроссинговер между ними составляет 40 %. Определите пропорцию всех типов гамет, образуемых этой тригетерозиготой.

2. Гены А и В сцеплены, перекрест между ними составляет 10 %, а ген С находится в другой группе сцепления. Какие гаметы и в каких соотношениях будет образовывать гетерозигота: а) $AaBbCc$; б) $AaBbCc$.

3. У гороха при скрещивании гомозиготного стелющегося опушенного растения, имеющего белые цветки, с гомозиготным кустистым неопушенным растением, обладающим окрашенными цветками, все растения F_1 оказываются стелющимися, опушенными, с окрашенными цветками. При скрещивании таких растений F_1 с кустистым неопушенным белоцветковым растением в F_2 получено следующее расщепление:

- 61 стелющееся, опушенное, окрашенное;
- 190 стелющихся, опушенных, белых;
- 56 стелющихся, неопушенных, окрашенных;
- 188 стелющихся, неопушенных, белых;
- 59 кустистых, опушенных, белых;
- 195 кустистых, опушенных, окрашенных;
- 62 кустистых, неопушенных, белых;
- 193 кустистых, неопушенных, окрашенных.

Объясните эти результаты.

4. Скрещивают две породы кроликов: у одной – черная шерсть нормальной длины и белый жир, у другой – коричневая короткая шерсть и желтый жир. У гибридов шерсть черная нормальной длины и белый жир. В анализирующем скрещивании получилось расщепление, приведенное в таблице. Составьте карту хромосом.

Длина шерсти	Окраска жира	Окраска шерсти	Количество особей
нормальная	белая	черная	44
короткая	желтая	черная	19
нормальная	желтая	черная	20
короткая	белая	черная	45
нормальная	желтая	коричневая	43
нормальная	белая	коричневая	18
короткая	желтая	коричневая	44
короткая	белая	коричневая	17

5. Определите генотип гетерозиготного родителя, порядок генов и процент кроссинговера, исходя из следующего расщепления в анализирующем скрещивании:

AbC – 104; aBC – 5;
 abc – 180; Abc – 5;
 aBc – 109; abC – 191;
 Abc – 221; ABC – 169.

6. Приведены результаты анализирующего скрещивания дрозофилы. Определите порядок генов и расстояние между ними, а также генотип гетерозиготного родителя.

ec cv+ct – 2125; ec+cv ct – 223;
 ec+cv+ct – 265; ec+cv ct+ – 2207;
 ec cv ct – 3; ec cv+ct+ – 217;
 ec cv ct+ – 273; ec+cv+ct+ – 5.

Обозначения генов: ec+ – нормальные глазные фасетки, ec – крупные и грубые; cv+ – поперечная жилка на крыле есть, cv – жилка отсутствует; ct+ – нормальные крылья, ct – вырезки на крыльях.

7. Приведены результаты анализирующего скрещивания дрозофилы. Определите порядок генов, расстояние между ними, генотип гетерозиготного родителя.

cv+ct+v – 73; cv ct+v – 766;
 cv+ct+v+ – 2; cv ct v+ – 80;
 cv+ct v+ – 759; cv ct+v+ – 158;
 cv+ct v – 140; cv ct v – 2.

Обозначения генов: v+ – красная окраска глаз, v – киноварная; cv+ – поперечная жилка на крыле есть, cv – жилка отсутствует; ct+ – нормальные крылья, ct – вырезки на крыльях.

8. У томатов известны следующие пары признаков: плод округлый (O) и плоский (o), опушенный (p) и неопушенный (P), цветки одиночные (S) и собранные в соцветие (s). Все три гена находятся во второй хромосоме. На основании результатов анализирующего скрещивания определите порядок генов и расстояние между ними, генотипы исходных гомозиготных растений.

ORS – 73; oPS – 110;
 Ops – 348; oPs – 2;
 OpS – 2; opS – 306;
 Ops – 96; ops – 63.

9. У кукурузы следующие признаки: золотистая окраска всходов (v), зеленая окраска всходов (v+); наличие лигул (lg), отсутствие лигул (lg+); нормальная окраска листьев (b), усиленная окраска (b+). По приведенному расщеплению в F₂ определите расположение генов на карте и генотипы гомозиготных исходных растений:

b+v lg – 305; b v lg – 18;
 b+v+lg+ – 22; b v+lg+ – 275;
 b v+lg – 128; b+v+lg – 74;
 b+v lg+ – 112; b v lg+ – 66.

10. Скрещивают растения кукурузы. Одно из них имеет бесхлорофилльные проростки, блестящие листья, пониженную фертильность, а другое – проростки с нормальным содержанием хлорофилла, матовыми листьями и нормальной фертильностью. Гибриды F₁, у которых нормальное содержание хлорофилла, матовые листья и нормальная фертильность, скрещиваются с рецессивной родительской формой. Расщепление в F₂ приведено в таблице на стр. 67:

Проростки	Листья	Фертильность	Число
нормальные	матовые	нормальная	235
нормальные	блестящие	пониженная	62
нормальные	матовые	пониженная	40
бесхлорофилльные	матовые	пониженная	4
бесхлорофилльные	блестящие	пониженная	270
нормальные	блестящие	нормальная	7
бесхлорофилльные	блестящие	нормальная	48
бесхлорофилльные	матовые	нормальная	70

Определите порядок генов и расстояние между ними. Какое ожидается расщепление в F_2 на 1000 растений?

11. У китайской примулы короткий пестик определяется геном l^+ , длинный – l : маджентовый венчик – r^+ , красный – r ; зеленое рыльце – rs^+ , красное – rs . По результатам двух анализирующих скрещиваний, приведенных во второй таблице на стр. 67, определите генотипы исходных растений и постройте карту для трех генов.

Пестик	Цветок	Рыльце	Количество
В первом скрещивании			
короткий	маджентовый	красное	290
короткий	маджентовый	зеленое	151
длинный	красный	зеленое	288
длинный	красный	красное	141
короткий	красный	зеленое	37
короткий	красный	красное	20
длинный	маджентовый	красное	39
длинный	маджентовый	зеленое	21
Во втором скрещивании			
короткий	красный	красное	156
длинный	маджентовый	красное	54
короткий	маджентовый	зеленое	1063
длинный	маджентовый	зеленое	180
короткий	красный	зеленое	39
длинный	красный	зеленое	526
длинный	красный	красное	1032
короткий	маджентовый	красное	634

12. На основании двух нижеприведенных скрещиваний (F_b) установите порядок четырех генов, расстояние между ними и генотип гетерозиготных родителей:

- | | |
|------------------|----------------|
| 1) $+++ - 669$; | 2) $bcd - 8$; |
| $ab+ - 139$; | $b++ - 441$; |
| $a++ - 3$; | $b+d - 90$; |
| $++c - 121$; | $+cd - 376$; |
| $+bc - 2$; | $+++ - 14$; |
| $a+c - 2280$; | $++d - 153$; |
| $a be - 658$; | $+c+ - 64$; |
| $+b+ - 2215$; | $bc+ - 141$. |

13. Скрещивают две линии дрозофилы: в одной линии мухи имеют редуцированные крылья, красные глаза, нормальные щетинки, в другой – нормальные крылья, коричневые глаза, щетинки у мух отсутствуют. В F_1 все мухи с нормальными крыльями, красными глазами и со щетинками, в F_2 получилось расщепление, приведенное в первой таблице на стр. 68:

Крылья особей	Глаза	Щетинки	Количество особей
нормальные	красные	есть	125
нормальные	красные	нет	41
нормальные	коричневые	нет	19
нормальные	коричневые	есть	62
редуцированные	красные	есть	58
редуцированные	красные	нет	22

Объясните полученные результаты (у самцов дрозофилы кроссинговер не идет).

14. Ген сливовой окраски глаз дрозофилы (pm) был отнесен к первой группе сцепления. Для локализации этого гена взята линия bi sn: bi – изрезанное крыло (локус 7,0), sn – опаленные щетинки (локус 21,0). Расщепление среди самцов в F_2 приведено вовторой таблице на стр. 68. Определите локус гена pm.

Глаза	Крылья	Щетинки	Количество
сливовые	нормальные	прямые	401
сливовые	нормальные	опаленные	71
сливовые	изрезанные	опаленные	28
сливовые	изрезанные	прямые	4
красные	изрезанные	прямые	59
красные	изрезанные	опаленные	422
красные	нормальные	опаленные	6
красные	нормальные	прямые	24

6 ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Методические указания

Изменчивость – это свойство живых организмов приобретать признаки, отличные от признаков родителей (приобретать новые и утрачивать старые).

Различают *фенотипическую (модификационную) или ненаследственную* изменчивость, а также *генотипическую*, которая в свою очередь делится на комбинативную (за счет перемешивания хромосом в мейозе и рекомбинации генов в пределах пары гомологичных хромосом при кроссинговере) и мутационную (генные мутации, хромосомные мутации и перестройки, геномные мутации, или изменение числа хромосом).

6.1 Множественный аллелизм

Методические указания

Дикая аллель может мутировать не в одно, а в множество различных состояний. Это явление называют *множественным аллелизмом*, а подобные аллели – *серией множественных аллелей*. Обычно их обозначают одной и той же буквой, но с индексацией.

Такие генетические задачи решаются как и обычные, поскольку каждый диплоидный организм представлен только двумя аллелями из всей серии. Результаты трактуются с учетом того, что между разными аллелями из серии возможны разнообразные аллельные взаимодействия: полное и неполное доминирование, кодоминантность и т. д.

6.1.1 Задачи по множественному аллелизму

1. Напишите возможные генотипы персон, имеющих группы крови: О, А, В, АВ (присутствует кодоминирование). Аллели гена обозначаются I^o , I^A , I^B .
2. Группа крови матери – А, отца – В. Какие группы крови могут иметь их дети?
3. У троих детей в семье группы крови А, В, О. Какие группы крови могут быть у родителей?
4. У матери группа крови – А, у ребенка – В. Можно ли ему переливать кровь матери?
5. Группа крови матери – О, ребенка – А. Какая группа крови может быть у отца?
6. Ребенок имеет группу крови АВ, на него претендуют две пары родителей. У одной отец имеет группу крови А, а мать – В, у другой мать – АВ, а отец – О. Какая пара является родителями?
7. Какие группы крови невозможны для детей, если мать имеет группу крови АВ, а отец – В?
8. У мышей существует серия множественных аллелей окраски шерсти. По порядку доминирования аллели можно записать так: A^y – желтая, A^L – агути со светлым брюхом, А – агути, a^t – черная с подпалинами, а – черная. Ген желтой окраски A^y летален в гомозиготном состоянии. Определите фенотипы и геноти-

пы родителей, фенотипы потомков от следующих скрещиваний: $A^yA^L \times A^yA$, $A^ya \times A^La^t$, $a^a \times A^ya$, $A^La^t \times Aa^t$, $A^LA^L \times A^yA$, $Aa^t \times a^a$; $a^a \times aa$, $A^yA^L \times Aa^t$.

9. Если у некоторых животных есть серия из 4-х аллелей в 1-й хромосоме (C, C¹, C², C³) и другая серия из 2-х аллелей (D и d) во 2-й хромосоме, то как много различных генотипов в отношении этих двух серий аллелей теоретически возможно в популяции?

10. У некоторых растений есть серия из 30 аллелей, определяющих их самостерильность. Сколько разновидностей генотипов растений теоретически возможно в популяции?

11. У некоторого животного в 1-й хромосоме (C, c¹ c²) есть серия множественных аллелей, состоящая из трех членов, а также во 2-й хромосоме (D, d¹, d²) – серия, состоящая также из трех членов. Какие генотипы теоретически возможны в популяции?

12. В популяции камбалы есть серия аллелей, определяющих особенности окраски, состоящая из семи членов (P^o, P^m, P^{mc}, P^{cc}, P^{co}, P^t, P). Какие генотипы рыб возможны в этой популяции?

13. Самка кролика – гибрид от скрещивания альбиноса и черного кролика – скрещивается с самцом горностаевой окраски. Какое будет их потомство?

14. Самка кролика – гибрид от скрещивания матери с черной окраской шерсти и отца с горностаевой. Каково будет потомство от скрещивания ее с самцом-альбиносом?

15. Дрозофилы – мухи дикого типа – имеют серую окраску тела, но в результате мутации могут появиться формы, имеющие желтую и черную окраску тела. При скрещивании таких мутантных чернотелых самок с желтотелыми самцами в потомстве все мухи серые. Аллельны ли эти мутации? Объясните почему. Напишите схему скрещивания с учетом генов и хромосом.

16. У диких норок окраска шерсти коричневая. Человек создал формы с различными окрасками: белой, серой нескольких оттенков, бежевой, черной и т. д. При скрещивании алеутской (черной) норки со стальной голубой или с белым хедлундом получают потомки с окраской меха дикого типа (коричневые). При скрещивании же стальной голубой с белым хедлундом получают потомки с промежуточной голубой окраской. Определите, мутации каких окрасок аллельны?

17. От скрещивания алеутской (черной) норки со стальной голубой получается гибрид с коричневой окраской меха. Какое потомство получится от этого гибрида, если его скрестить с белым хедлундом? (см. задачу 16)

18. У пекарских дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae*) есть ауксотрофные формы, не способные синтезировать аденин. При скрещивании двух различных по происхождению ауксотрофов иногда получается диплоидный гибрид-прототроф (признак дикого типа), а иногда – ауксотроф. Что можно сказать об аллельности этих мутаций?

19. Каково эволюционное значение явления множественного аллелизма?

20. При скрещивании пекарских дрожжей, нуждающихся в лизине и аргинине, всегда получают диплоидные гибриды дикого типа – прототрофы. Что можно сказать об аллельности этих мутаций?

6.2 Задачи по хромосомным мутациям

1. Красноглазая самка *Notch* при скрещивании с белоглазым нормальнокрылым самцом дает потомство, состоящее из белоглазых *Notch* самок и красноглазых нормальнокрылых самок и самцов. Каково будет потомство от скрещивания белоглазой самки *Notch* из F₁ с красноглазым самцом?

2. Расу 1, гомозиготную по сцепленным генам A, B, C, D и E, скрещивают с расой 2, гомозиготной по рецессивным аллелям этих генов. При возвратном скрещивании особей F₁ с гомозиготной рецессивной формой оказывается, что они образуют только четыре типа гамет: ABCDE, ABCDe, abcdE и abcde. Объясните этот случай наследования.

3. В одной из хромосом сперматозоида человека есть нехватка (делеция). Индивид, получивший эту хромосому, становится аномальным. Какие типы потомков может произвести этот индивид, в какой пропорции?

4. Ребенок с синдромом Дауна имеет 46 хромосом вместо 47, постоянно обнаруживаемых при этой болезни (лишняя хромосома № 21). Исследование кариотипа показало, что хромосома № 15 длиннее обычной. У матери больного, а также у тетки и бабушки по материнской линии (с нормальной конституцией) обнаружено 45 хромосом с удлинённой хромосомой № 15. Чем можно объяснить наблюдаемые в этой семье явления?

5. Если зигота человека имеет лишнюю хромосому № 21, то из нее развивается ребенок с болезнью Дауна; если не хватает хромосомы № 21, то зигота гибнет (спонтанный аборт). Мать имеет 45 хромосом, поскольку одна из 21 хромосомы транслоцирована на 15 (это можно изобразить как 15/21). Отец имеет две хромосомы № 15 и две № 21. Какие зиготы по генотипу могут образоваться зиготы у этих родителей, какова дальнейшая судьба этих зигот?

6. В облученной рентгеновскими лучами культуре лейкоцитов периферической крови человека наблюдаются дицентрические хромосомы и ацентрические фрагменты. Как можно представить их происхождение?

7. При облучении клеток человека *in vitro* в анафазе наблюдаются мосты. О чем говорит их образование?

8. У кукурузы гены во 2-й хромосоме расположены в следующем порядке: ген, определяющий белую обертку; ген, определяющий блестящие листья, затем – опушенность; затем – перикарп шоколадного цвета. В одной из линий было найдено, что порядок этих генов другой: белая обертка, опушенность, блестящие листья и перикарп шоколадного цвета. Чем можно объяснить это явление?

9. В некоторой линии кукурузы (см. задачу 8) было найдено, что гены, определяющие опушенность и перикарп шоколадного цвета, были сцеплены с группой генов, которые локализованы в 3-й хромосоме. Объясните это явление.

10. Цитологическое исследование мейоза у некоторых растений кукурузы показало, что хромосомы 4 и 5 образуют кольцо в центре клетки. Чем можно объяснить такую необычную конъюгацию этих хромосом?

11. Изобразите конъюгацию следующих хромосом, номерами обозначены гены:

а) 1, 2, 10, 9, 8, 7, 6, 5, 4, 3, 11, 12;

б) 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12.

12. Изобразите конъюгацию следующих хромосом, номерами обозначены гены:

а) 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9;

б) 1, 2, 3, 6, 7, 8, 9 (номерами обозначены гены).

13. Изобразите конъюгацию следующих хромосом, номерами обозначены гены:

а) 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12;

б) 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 7, 7, 7, 8, 9, 10, 11, 12.

14. Аллель bb^1 гена *bobbed* (уменьшенные щетинки, X-хромосома) у дрозофилы летальна в гомозиготном состоянии. В Y-хромосоме самца всегда присутствует доминантная аллель дикого типа. Каково будет соотношение полов в потомстве при скрещивании гетерозиготных по этому гену родителей?

15. Назовите внутри- и межхромосомные перестройки.

16. На каких организмах удобно изучать хромосомные перестройки цитологическими методами?

17. Какие цитологические картины характерны для гигантских хромосом слюнных желез двукрылых насекомых, если в одной из хромосом присутствует: инверсия, дупликация, потеря участка? Нарисуйте схемы.

18. Нарисуйте схему конъюгации гигантских хромосом слюнных желез двукрылых насекомых, если между двумя хромосомами присутствует транслокация.

19. Какие генетические явления могут служить показателями наличия в генотипе инверсии в гетерозиготном состоянии?

20. Какие генетические явления могут говорить о наличии транслокации хромосом в генотипе?

6.3 Полиплоидия

Методические указания

Полиплоидию часто определяют как изменение числа хромосом кратное гаплоидному, хотя более точно такое явление называют *эуплоидией*. Изменение числа хромосом некратное гаплоидному называют *анэуплоидией*, или *гетероплоидией*. И тогда полиплоидия – это просто изменение числа хромосом.

В мейозе из-за наличия нескольких гомологичных хромосом образуются не только биваленты, но и три-, тетра-, пента-, гексаваленты и т. д., то будут образовываться не только сбалансированные гаметы, содержащие по одному, два и т. д. Это говорит о наличии как сбалансированных гамет, содержащих по одному или несколько полных наборов хромосом, так и несбалансированных гипо- и гиперплоидных гамет.

Принимая во внимание широчайший спектр возможного разнообразия несбалансированных гамет, при генетическом анализе учитывают только варианты формирования сбалансированных гамет, если иное не оговорено в условии задачи.

Количество возможных комбинаций генов у полиплоидов обычно рассчитывают по специальной схеме.

Задачи I типа

Задача № 55. Получите гаметы, образуемые гетерозиготой-тетраплоидом Аааа.

Решение. Изобразим схему тетравалента в мейозе и пронумеруем хромосомы с тем, чтобы учесть все возможные варианты комбинирования и расхождения к полюсам хромосом.

!
Схема тетравалента: $\frac{A \{1! 2\} A}{a \{3! 4\} a}$
!

Типы гамет:

A1–A2=1/6 AA

A1–a3 =1/6 Aa

A1–a4 =1/6 Aa

A2–a3 =1/6 Aa

A2–a4 =1/6 Aa

a3–a4 =1/6 aa

Ответ. Гетерозигота-тетраплоид образует три типа гамет в соотношении: 1/6 AA; 4/6 Aa; 1/6 aa.

Примечание. Потомство от любого скрещивания двух тетраплоидов можно получить по решетке Пеннета или по вероятностям.

6.3.1 Задачи по полиплоидии

1. Определите, какие жизнеспособные гаметы и в какой пропорции образуют тетраплоиды типа Аааа, АААа.

2. Какие гаметы образуют триплоиды типов ААа, Ааа?

3. Какую долю от общего числа гамет составляют жизнеспособные гаметы, образуемые триплоидами типа ААа, ААА, ааа.

4. Какое число хромосом должен иметь фертильный отдаленный гибрид от скрещивания вида с $2n = 18$ хромосомами и вида с $2n = 24$ хромосомами?

5. Определите, какие жизнеспособные гаметы образует гексаплоид типа АААааа, в какой пропорции?

6. Какое расщепление можно ожидать при самоопылении гексаплоида АААааа?

7. Какую долю от общего числа жизнеспособных гамет, образуемых гексаплоидом АААааа, составляют гаметы ааа?

8. Почему полиплоидия уменьшает вероятность нахождения генных мутаций?

9. Тетраплоидное растение клевера с окрашенными цветками, имеющее генотип ААаа, скрещивают со своим белоцветковым родителем (аааа). Каково будет потомство?

10. Какова будет окраска цветков в потомстве от самоопыления тетраплоида с генотипом Рррр (Р – окрашенные, р – белые цветки)?

11. Почему гибрид между двумя видами более фертилен, когда он тетраплоид, и менее фертилен, когда диплоид?

12. Почему легче вести селекцию тетраплоида, если он размножается почкованием или черенкованием?

13. Красноплодное тетраплоидное растение томата неизвестного происхождения при самоопылении дало потомство, расщепляющееся в отношении 3 красноплодных к 1 желтоплодному растению. Что можно сказать о наследовании окраски плодов? Каков генотип исходного растения?

14. Тетраплоидное растение ржи нормальных размеров при скрещивании с тетраплоидным карликовым дало в потомстве 19 растений: 16 растений нормальных и 3 карликовых. Каковы генотипы исходных растений?

15. Красноплодное тетраплоидное растение томата неизвестного происхождения при опылении пыльцой с желтоплодного растения дало 50 % красноплодных и 50 % желтоплодных растений. Определите генотип материнского растения.

16. Чем отличаются автополиплоиды от аллополиплоидов?

17. Как конъюгируют гомологичные хромосомы у гексаплоида? Нарисуйте схемы всех возможных вариантов.

6.4 Задачи по модификационной изменчивости

Методические указания

Все задачи решаются с использованием общепринятых в биологии методов статистики.

Задачи

1. Если известно, что в образце № 105 в колосе пшеницы $X = 17,5$ колоска, а $\sigma = \pm 1,50$ колоска, то мог ли принадлежать этому же образцу колос, имеющий 28 колосков?

2. Какой высоты может быть самая высокая сосна, если $X = 22,5$ м, а $\sigma = \pm 1,5$ м?

3. Определите λ и число классов в вариационном ряду, если известно, что произведено обследование 200 человек и их масса колеблется в пределах от 43,6 до 78,0 кг.

4. Определите размах изменчивости по признаку «процент жира в молоке», если известно, что $X = 3,6$ %, $\sigma = \pm 0,10$ %.

5. Оцените изменчивость признака из задачи № 4 с помощью коэффициента вариации.

6. Определите пределы для средней арифметической генеральной совокупности, если в выборке получены $X = 7,86$ см, $\sigma = \pm 1,32$ см, $n = 500$. Допускается ошибка в прогнозе не чаще, чем 5 раз на 100.

7. Рассчитайте ошибку среднего арифметического $X = 5,0$ см, если известно, что $\sigma = \pm 1,5$ см, $n = 100$.

8. Известно, что масса самцов тушканчиков (*Dipus aegyptius*) равна $165,4 \pm 5,20$ г, а самок – $160,0 \pm 3,10$ г. Можно ли сказать, что они отличаются по массе?

9. Отличаются ли по удоям и жирности молока черно-пестрые коровы-матери и их дочери-помеси, если матери имели процент жира $2,38 \pm 0,06$ и удои $3784 \pm 64,0$ кг, а дочери – $4,97 \pm 0,10$ и удои $3720 \pm 46,0$ кг?

10. Среднесуточное увеличение массы телят составляет 560 г при величине ошибки 8 г (изменчивость телят по массе характеризуется коэффициентом вариации 10 %). Можно ли на основе этих данных установить, сколько телят было в опыте?

11. Разность средних арифметических достоверна, что это означает?

12. Если разность средних арифметических недостоверна, то какие есть пути для того, чтобы сделать ее достоверной?

13. Какие явления природы и жизни человека характеризуются нормальным распределением их вероятностей?

14. Какие закономерности характерны для нормального распределения?

15. На какой закономерности основана возможность работы с отдельными выборками для характеристики всей совокупности?

16. Чем различаются два распределения со следующими параметрами: $X_1 = 3,5$ см, $d_1 = \pm 0,35$ см, $X_2 = 3,5$ см, $d_2 = \pm 0,70$ см? Изобразите их на графике.

17. Что такое доверительные вероятности и чему они равны?

18. Определите пределы для средней арифметической генеральной совокупности, если в выборке получены $\bar{X} \pm m = 437 \pm 15,8$ мг. Допускается ошибка в прогнозе не чаще чем 1 раз на 100.

19. Если группа из 100 особей (выборка) характеризуется $\bar{X} = 10,5$ кг, $d = \pm 1,0$ кг, то при повторном взятии выборки из этой же совокупности может ли получиться среднее арифметическое, равное 10,0 кг?

7 ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ

Методические указания

Популяция – это группа особей одного вида, обладающих общим ареалом и эволюционно выработанными адаптациями к условиям существования. Панмиктическая (менделевская) популяция характеризуется равновероятным оплодотворением любой яйцеклетки любым спермием. Наследование генов в этой популяции характеризуется законом Харди–Вайнберга: $P_2: AA + 2pq Aa + q^2 aa = 1$.

Этот закон отражает генетическую структуру популяций: соотношение в ней различных генотипов. С учетом того, что p и q – это частоты аллелей (доминантной и рецессивной) и $p + q = 1$, можно легко производить расчеты частот аллелей по формуле, зная частоты генотипов или даже фенотипов.

7.1 Методы решения задач

Задача № 56. В популяциях человека средняя частота встречаемости альбиносов – 1 на 40 000. Определите вероятность рождения ребенка альбиноса в браке альбиноса с не альбиноской.

Обозначения. Альбинизм – заболевание, контролируемое рецессивной аллелью a . Следовательно, альбиносы – это рецессивные гомозиготы aa (третий член в формуле Харди–Вайнберга). Частоту A обозначим через p , а частоту рецессивной аллели a – через q .

Запись условия: $P: Aa \times aa \rightarrow F_1: \frac{1}{2}Aa + \frac{1}{2}aa$ (какова их вероятность?).

Решение. Частоты всех генотипов в формуле выражены в долях единицы (не в % и не в абсолютных единицах). Нам известна частота третьего генотипа – $aa = 1/40\,000 = q^2$. Отсюда можно определить частоту рецессивной аллели в популяции как корень квадратный из частоты генотипа aa , она примерно равна $1/141$. Поскольку $p + q = 1$, то частота доминантной аллели равна $140/141$. Находим частоту гетерозигот Aa (второй член формулы): $2pqAa = 2 \cdot 140/141 \cdot 1/141 \approx 1/70$. Вероятность брака альбиноса с неальбиноской будет равна произведению вероятностей их встречаемости в популяции: $Aa \times aa \rightarrow 1/70 \cdot 1/40\,000 = 1/2\,800\,000$. Учитываем, что только $\frac{1}{2}$ детей в этом браке будут альбиносами, умножаем эту вероятность еще на $\frac{1}{2}$ и получаем $1/5\,600\,000$.

Ответ. Вероятность рождения ребенка-альбиноса в браке мужчины-альбиноса с женщиной неальбиноской равна 1 на 5 600 000 рождений.

7.2 Задачи по генетике популяций

1. Взяли 4 растения гороха красноцветковых гетерозиготных (Aa) и 1 красноцветковое гомозиготное (AA). Горох – самоопылитель. Определите соотношение генотипов и фенотипов в F_4

2. Исходное растение – гетерозигота Аа. Определите частоты генотипов в F₇ при самоопылении.

3. Высеяны в равных количествах семена пшеницы краснозерной (АА и Аа) и белозерной (аа). Пшеница – самоопылитель. Какое будет соотношение красных и белых семян через 10 лет?

4. В один сосуд помещено 10 пар мух дрозофилы из линии с рецессивными коричневыми глазами и 50 пар – из линии дикого типа с доминантными красными глазами. Какое будет соотношение фенотипов в F₅ при условии панмиксии? А если исходное соотношение мух – 50 пар с коричневыми глазами и 10 пар дикого типа?

5. Группа состоит из 10 % особей с генотипом АА и 90 % с генотипом аа. Покажите, что в условиях панмиксии в первом же поколении возникает равновесие генотипов АА, аа и Аа, подчиняющееся закону Харди-Вайнберга. Установите частоты (в долях единицы) этих трех генотипов в популяции после установления равновесия.

6. Группа состоит из 80 % особей с генотипом DD и 20 % – с генотипом dd. Показать, что в условиях панмиксии в первом же поколении установится равновесие генотипов DD, dd, Dd. Определите частоты этих трех генотипов после установления равновесия популяции, выразив частоты в долях единицы.

7. Что должно произойти с популяцией, подчиняющейся правилу Харди-Вайнберга, за 10 поколений, если исходное соотношение генотипов 25 % АА, 25 % аа и 50 % Аа?

8. Напишите генотипическую структуру панмиктической популяции в F₃, если исходное соотношение генотипов 2АА : 1Аа : 3аа.

9. Две популяции имеют следующие генотипические частоты: первая – 0,24 АА, 0,32 Аа и 0,44 аа; вторая – 0,33 АА, 0,14 Аа и 0,53 аа. Каково будет соотношение генотипов в следующем поколении при условии панмиксии?

10. Имеются три группы особей со следующей частотой генотипов: 60 % особей РР и 40 % – рр, 50 % особей РР, 30 % – Рр и 20 рр, 30 % особей РР, 40 % – рр и 30 рр. Определить, какие частоты (в %) генотипов РР, Рр, рр установятся во втором поколении в каждой из трех групп при условии панмиксии.

11. Соотношение генотипов в выборке следующее: 1АА и 1аа. Определите генотипическую структуру F₅ в случае самоопыления и панмиксии.

12. Соотношение генотипов в выборке следующее: 10 аа, 1 АА и 10 Аа. Определите генотипическую структуру F₃ в случае самоопыления и панмиксии.

13. Соотношение генотипов в выборке следующее: 10 АА, 1 аа и 1 Аа. Определите соотношение генотипов в F₃ в случае самоопыления и панмиксии.

14. У кого легче отобрать доминантные гомозиготные опушенные растения – у ржи (перекрестник) или у пшеницы (самоопылитель)?

15. В какой популяции больше шансов найти гетерозиготные формы – ржи или пшеницы?

16. При изучении панмиктической популяции было установлено, что гомозиготы по рецессивным генам (а, b, c, d, e) встречаются в популяции

со следующей частотой: $aa - 10\%$, $bb - 1,0\%$, $cc - 0,1\%$, $dd - 0,01\%$, $ee - 0,001\%$. Предлагается вычислить для каждого из пяти генов частоты доминантных и рецессивных аллелей и генотипическую структуру популяции.

17. У крупного рогатого скота породы шортгорн генотип RR имеет красную масть, Rr – чалую и rr – белую. В этой породе было зарегистрировано 4169 красных животных, 3780 чалых и 756 белых. Определите частоты аллелей R и r , выразив их в %.

18. В трех популяциях человека частота генотипов при неполном доминировании аллелей M и N составили:

- в первой популяции: $MM - 25\%$, $NN - 25\%$, $MN - 50\%$;
- во второй популяции: $MM - 49\%$, $NN - 4\%$, $MN - 47\%$;
- в третьей популяции: $MM - 4\%$, $NN - 81\%$, $MN - 15\%$.

Определите частоты аллелей M и N в каждой из этих популяций, выразив их в долях единицы.

19. В панмиктической популяции соотношения трех аллелей следующие: $1A : 1a$, $99B : 1b$ и $1D : 99d$. Определите частоты разных генотипов по каждой паре аллелей.

20. В одной панмиктической популяции частота аллели b равна $0,1$, а в другой – $0,9$. В какой популяции больше гетерозигот?

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гофман-Кадошников, П. Б. Задачник по общей и медицинской генетике / П. Б. Гофман-Кадошников. – М., 1969.
2. Соколовская, Б. Х. Сто задач по генетике и молекулярной биологии / Б. Х. Соколовская. – Новосибирск, 1971.
3. Гуляев, Г. В. Задачник по генетике / Г. В. Гуляев. – М., 1973.
4. Ватти, К. В. Руководство к практическим занятиям по генетике / К. В. Ватти, М. М. Тихомирова. – М., 1972.
5. Льюин, Б. Гены / Б. Льюин. – М.: Мир, 1987.
6. Инге-Вечтомов, С. Г. Генетика с основами селекции / С. Г. Инге-Вечтомов. – М.: Высшая школа, 1989.
7. Инге-Вечтомов, С. Г. Введение в молекулярную генетику / С. Г. Инге-Вечтомов. – М.: Высшая школа, 1983.
8. Айала, Ф. Современная генетика / Ф. Айала, Дж. Кайгер. – М.: Мир, 1987. – Т. 1, 2, 3.
9. Лобашов, М. Е. Генетика / М. Е. Лобашов. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1967.
10. Лобашов, М. Е. Генетика с основами селекции / М. Е. Лобашов, К. В. Ватти, М. М. Тихомирова. – М.: Просвещение, 1970.
11. Гершкович, И. Генетика / И. Гершкович. – М.: Наука.
12. Гершензон, С. М. Основы современной генетики / С. М. Гершензон. – Киев: Наукова думка, 1983.
13. Общая генетика / С. И. Алиханян [и др.]. – М.: Высшая школа, 1985.
14. Мюнтцинг, А. Генетика общая и прикладная / А. Мюнтцинг. – М.: Мир, 1967.
15. Дубинин, Н. П. Генетика / Н. П. Дубинин. – Кишинев, 1985.

Учебное издание

Морозик Михаил Сергеевич
Морозик Павел Михайлович

СБОРНИК ЗАДАЧ ПО ГЕНЕТИКЕ

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКОЕ ПОСОБИЕ

Редактор *И. В. Перковец*
Корректоры *И. В. Перковец, С. М. Курбыко*
Компьютерная верстка *И. В. Перковец*

Подписано в печать 15.02.2012. Формат 60×90 ¹/₁₆.
Бумага офсетная. Гарнитура Times. Ризография.
Усл. печ. л. 5. Уч.-изд. л. 4,2.
Тираж 99 экз. Заказ № 193.

Издатель и полиграфическое исполнение
учреждение образования «Международный государственный
экологический университет имени А.Д.Сахарова»

ЛИ № 02330/993 от 31.08.2011 г.
Республика Беларусь, 220070, г. Минск, ул. Долгобродская, 23

E-mail: info@iseu.by
<http://www.iseu.by>