

УДК 575(076.1)
ББК 28.04я73
С23

А в т о р ы:

Н. П. Максимова (тема 8), **М. А. Титок** (темы 3, 5, 6, 10),
В. С. Анохина (темы 3, 9, 10), **Е. А. Храмцова** (тема 7),
В. В. Гринев (темы 3, 5, 6), **М. П. Куницкая** (темы 1, 2, 4)

Рекомендовано Ученым советом
биологического факультета
25 октября 2006 г., протокол № 3

Р е ц е н з е н т ы:

доктор биологических наук, профессор *В. А. Прокулевич*;
кандидат биологических наук, доцент *Н. М. Орел*

Сборник задач по генетике : для студентов биол. фак. /
С23 Н. П. Максимова [и др.]. – Минск : БГУ, 2008. – 167 с.
ISBN 978-985-485-933-0.

Приведены задачи по курсу «Генетика» (более 400), в которых в качестве биологических объектов выступают человек, животные, растения, микроорганизмы и вирусы.

Для студентов биологического факультета БГУ.

УДК 575(076.1)
ББК 28.04я73

ISBN 978-985-485-933-0

© БГУ, 2008

ВВЕДЕНИЕ

Сборник задач по генетике состоит из 10 тем и охватывает все основные направления генетики. Каждая тема включает теоретическую часть, принципы решения типовых задач, задачи для самостоятельного решения. Представлено более 400 задач, в которых в качестве биологических объектов выступают человек, животные, растения, микроорганизмы и вирусы, что позволило продемонстрировать общность законов наследственности и установить особенности наследования ряда признаков у организмов разного уровня организации.

В приложении приводится таблица значений χ^2 , таблица генетического кода, сведения об особенностях наследования различных признаков человека.

Основная цель сборника – помочь в усвоении материала по курсу «Генетика», освоить принципы генетического анализа, развить логику генетического мышления у студентов, привить им навыки творческого подхода к изучаемому предмету, пробудить интерес к самостоятельной работе. Решение генетических задач способствует углублению знаний, предоставляет студентам возможность самоконтроля, демонстрирует прикладное значение генетики и ее интеграцию с другими биологическими дисциплинами.

Сборник может быть использован при проведении лабораторных занятий, семинаров, для самостоятельной работы студентов и проверки их знаний.

Тема 1. МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ

Моногибридным называется скрещивание, в котором родительские формы различаются по одной паре альтернативных признаков, контролирующихся аллелями одного гена.

Причина расщеплений, наблюдаемых в моногибридном скрещивании, – случайное свободное комбинирование в процессе мейоза гомологичных хромосом, в которых находятся аллельные гены.

Проанализируем наследование аллелей одного аутосомного гена.

Для этого представим реципрочные скрещивания – прямое ($\text{♀}AA \times \text{♂}aa$) и обратное ($\text{♀}aa \times \text{♂}AA$) – в виде схемы и найдем расщепление по генотипу:

$ \begin{array}{l} P: \quad \text{♀}AA \quad \times \quad \text{♂}aa \\ G_p: \quad \quad A \quad \quad \quad a \\ F_1: \quad \text{♀}Aa \quad \times \quad \text{♂}Aa \\ \text{единообразие} \\ G_{F_1}: \quad 1/2 A : 1/2 a \quad 1/2 A : 1/2 a \end{array} $	$ \begin{array}{l} P: \quad \text{♀}aa \quad \times \quad \text{♂}AA \\ G_p: \quad \quad a \quad \quad \quad A \\ F_1: \quad \text{♀}Aa \quad \times \quad \text{♂}Aa \\ \text{единообразие} \\ G_{F_1}: \quad 1/2 A : 1/2 a \quad 1/2 A : 1/2 a \end{array} $
------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

	1/2 A	1/2 a
1/2 A	1/4 AA	1/4 Aa
1/2 a	1/4 Aa	1/4 aa

F_2 : расщепление по генотипу $1/4 AA : 1/2 Aa : 1/4 aa$

Из схемы следует, что результаты реципрочных скрещиваний не различаются как в F_1 , так и в F_2 .

Используя полученное расщепление по генотипу, определим формулы расщеплений по фенотипу для основных типов аллельных взаимодействий: полного, неполного и кодоминирования.

1. Полное доминирование. Фенотипы гибрида F_1 (гетерозиготы Aa) и одного из родителей, а именно доминантной гомозиготы (AA), совпадают (правило доминирования Г. Менделя). Поэтому в F_2 все особи, в генотипе которых есть доминантный аллель, будут иметь одинаковый фенотип, доминантный: $1/4 AA + 1/2 Aa = 3/4 A-$. Расщепление по фенотипу $3/4 A- : 1/4 aa$ (3 : 1).

2. Неполное доминирование. Признак у гибрида F_1 проявляется не полностью, формируется несхожий с обоими родителями промежуточный фенотип. Следовательно, расщепление в F_2 по фенотипу будет совпадать с расщеплением по генотипу $1/4 AA : 1/2 Aa : 1/4 aa$ (1 : 2 : 1).

3. Кодоминирование. У гибрида F_1 проявляются оба признака, характерные для родительских форм, одновременно. Оба аллеля работают независимо друг от друга. В этом случае расщепление в F_2 по фенотипу будет совпадать с расщеплением по генотипу: $1/4 AA : 1/2 Aa : 1/4 aa$ (1 : 2 : 1).

Кроме рассмотренных выше реципрокных скрещиваний ($\text{♀}AA \times \text{♂}aa$ и $\text{♀}aa \times \text{♂}AA$) существуют возвратные скрещивания (бэкрессы) – скрещивания потомков F_1 с одним из родителей ($Aa \times AA$ или $Aa \times aa$). Частный случай возвратного – анализирующее скрещивание ($Aa \times aa$).

Составим схему возвратных скрещиваний в общем виде и найдем расщепление по генотипу:

$$P: \quad Aa \times AA$$

$$G_p: \quad 1/2 A : 1/2 a \quad A$$

	$1/2 A$	$1/2 a$
A	$1/2 AA$	$1/2 Aa$

F_b : Расщепление по генотипу:
 $1/2 AA : 1/2 Aa$

$$P: \quad Aa \times aa$$

$$G_p: \quad 1/2 A : 1/2 a \quad a$$

	$1/2 A$	$1/2 a$
a	$1/2 Aa$	$1/2 aa$

F_a : Расщепление по генотипу:
 $1/2 Aa : 1/2 aa$

В первом возвратном скрещивании ($Aa \times AA$) при полном доминировании расщепление по фенотипу отсутствует, во втором возвратном (анализирующем) скрещивании ($Aa \times aa$) расщепление по фенотипу в соотношении 1 : 1 наблюдается всегда (при любом типе аллельного взаимодействия).

Сформулируем общие закономерности наследования аллелей одного аутосомного гена.

При скрещивании двух диплоидных гомозиготных форм, доминантной (AA) и рецессивной (aa):

- в первом поколении все потомство единообразно (1-й закон Менделя);
- во втором поколении:
расщепление по генотипу $1 AA : 2Aa : 1 aa$ (1 : 2 : 1),
расщепление по фенотипу:
при полном доминировании – 3 : 1 (2-й закон Менделя),
при кодоминировании и неполном доминировании 1 : 2 : 1;
- в анализирующем скрещивании гетерозиготы:
расщепление по генотипу $1 Aa : 1 aa$ (1 : 1),
расщепление по фенотипу 1 : 1;
- результаты реципрокных скрещиваний не различаются.

Для того чтобы стандартные (3 : 1, 1 : 2 : 1, 1 : 1) расщепления по фенотипу наблюдались в реальных экспериментах, необходимо соблюдение ряда условий:

- равновероятное образование гамет с разными аллелями (A и a) у гетерозиготы;
- одинаковая жизнеспособность гамет;
- случайный характер оплодотворения;
- одинаковая жизнеспособность зигот и организмов с разными генотипами;
- отсутствие влияния на признак условий внешней среды или генотипа.

Несоблюдение этих условий у одного или обоих родителей ведет к нарушению «модельных» расщеплений в потомстве. Рассмотрим в качестве примера наследование доминантных генов с рецессивным летальным действием. Пусть доминантный аллель гена A^1 обладает рецессивным летальным действием, а рецессивный аллель на жизнеспособность зигот не влияет, тогда гомозигота A^1A^1 гибнет, выживают лишь особи с генотипами A^1a и aa и при скрещивании гетерозигот наблюдается расщепление не 3 : 1, а 2 : 1.

Выше были приведены случаи наследования генов, которые имеют только два аллельных состояния (A и a), однако многие гены могут быть представлены более чем двумя аллелями. Это явление называется множественным аллелизмом. Обозначаются аллели одного гена одной буквой с разными индексами (например, A^1, A^2, a^3, a^4 и т. д.). Между аллелями из серии множественных возникают те же типы взаимодействий, о которых уже шла речь, но при этом определенный аллель может быть доминантным по отношению к одному и рецессивным по отношению к другому аллелю (например, $A^1 > A^2 > a^3 > a^4$), причем в диплоидном организме всегда находится по два аллеля одного гена (A^1A^2, A^1a^3, a^3a^3 и т. д.).

Статистическая проверка гипотез. Метод χ^2

Действие условий внешней среды создает дополнительный элемент случайности в расщеплении, которое всегда носит вероятностный характер. В связи с этим для выдвижения правильной гипотезы при решении задач с численными данными необходимо применять специальные математические методы, которые позволяют установить, является ли отклонение от теоретически ожидаемого стандартного расщепления (3 : 1, 1 : 2 : 1, 1 : 1 и т. п.) неслучайным, вызванным закономерным влиянием каких-то факторов, нарушающих расщепление (гипотеза отвергается), или оно случайно

(гипотеза не отвергается). Чаще всего для статистической оценки случайности отклонения в расщеплении применяют метод «хи-квадрат» (χ^2).

Функция χ^2 определяется по формуле

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

где O – наблюдаемое значение; E – ожидаемое.

Наблюдаемые значения даны в условии задачи – это расщепление по фенотипу. Ожидаемые рассчитываются в соответствии с выдвинутой на основании стандартных (модельных) расщеплений гипотезой (H_0). Соответствие выдвинутой гипотезы экспериментальным данным проверяется по таблице Фишера. Чтобы ею воспользоваться, необходимо определить уровень значимости и число степеней свободы. Так, число степеней свободы (df) всегда на единицу меньше числа классов в расщеплении ($df = k - 1$). Уровень значимости (p) отражает риск того, что мы отвергнем истинную гипотезу. H_0 не отвергается, если рассчитанное по формуле фактическое значение χ^2 ниже того, что дано в таблице Фишера в графе $p = 0,05$.

РЕШЕНИЕ ТИПОВЫХ ЗАДАЧ

Полное доминирование

Задача 1. Если в клетках семени гороха есть крахмал, то при подсыхании семя сохраняет круглую форму, при отсутствии крахмала оно становится морщинистым. Доминантный аллель контролирует синтез активного фермента, способствующего превращению сахара в крахмал. Рецессивный аллель детерминирует синтез дефектного фермента или фермент не синтезируется вообще. У гетерозиготного растения синтезируемого количества крахмала достаточно для сохранения круглой формы семян при подсыхании. Определите тип взаимодействия аллелей, расщепление по фенотипу во втором поколении от скрещивания гомозиготных форм с круглыми и морщинистыми семенами, а также в бэкрассах от этого скрещивания.

Решение.

1. Фенотипы доминантной гомозиготы и гетерозиготы совпадают, следовательно, тип взаимодействия аллелей – полное доминирование.

2. Обозначим аллели: пусть A контролирует синтез активного фермента и, соответственно, круглую форму семян, a – отсутствие синтеза фермента (или его неактивную форму) и морщинистую форму семян.

3. Определим генотипы родителей: исходное растение с круглыми семенами будет иметь генотип AA , с морщинистыми – aa .

Составим схему скрещивания:

$$\begin{array}{l}
 P: \quad AA \quad \times \quad aa \\
 \quad \text{круглые} \quad \text{морщинистые} \\
 G_p: \quad A \quad \quad a \\
 F_1: \quad \quad \quad Aa \\
 \quad \quad \quad \text{круглые} \\
 G_{F_1}: \quad 1/2 A, 1/2 a \quad 1/2 A, 1/2 a
 \end{array}$$

	1/2 A	1/2 a
1/2 A	1/4 AA	1/4 Aa
1/2 a	1/4 Aa	1/4 aa

$$\begin{array}{l}
 F_2: \text{ расщепление по генотипу: } \quad 1/4 AA : 1/2 Aa : 1/4 aa \\
 \text{по фенотипу: } \quad 3/4 A - : 1/4 aa \\
 \quad \quad \quad \text{круглые} \quad \text{морщинистые}
 \end{array}$$

Найдем расщепление в бэкрассах.

Схема скрещивания:

$$\begin{array}{l}
 P_1: \quad Aa \quad \times \quad AA \quad P_2: \quad Aa \quad \times \quad aa \\
 \quad \text{круглые} \quad \quad \text{круглые} \quad \quad \text{круглые} \quad \quad \text{морщинистые} \\
 G_p: \quad 1/2 A : 1/2 a \quad \quad A \quad G_p: \quad 1/2 A : 1/2 a \quad \quad a \\
 F_B: \quad 1/2 AA : 1/2 Aa \quad \quad F_A: \quad 1/2 Aa : 1/2 aa \\
 \quad \text{круглые} \quad \quad \text{круглые} \quad \quad \text{круглые} \quad \quad \text{морщинистые}
 \end{array}$$

Ответ. Тип взаимодействия аллелей – полное доминирование, во втором поколении на три части (75 %) растений с круглыми семенами (A–) приходится одна часть (25 %) с морщинистыми (aa). Расщепление по фенотипу в первом возвратном скрещивании отсутствует: все растения будут иметь круглые семена. Расщепление во втором возвратном скрещивании (анализирующем скрещивании гетерозиготы) – 1 : 1, т. е. 50 % растений будут давать круглые и 50 % – морщинистые семена.

Задача 2. У томатов кожица плодов может быть гладкой или опушенной. При скрещивании сортов томатов с гладкими и опушенными плодами в F_1 все растения имели гладкие плоды, а в F_2 1/4 растений были с опушенными и 3/4 с гладкими плодами. Как наследуется опушенность? Определите генотипы родителей и F_1 .

Решение.

1. Определим число генов, контролирующих признак и тип взаимодействия их аллелей: поскольку фенотип F_1 совпадает с фенотипом одного из родителей, а соотношение фенотипов в F_2 3 : 1, можно предположить, что признак контролируется одним геном, тип взаимодействия аллелей которого – полное доминирование. Доминируют гладкие плоды, опушенность – признак рецессивный.

2. Обозначим аллели: A – гладкие, a – опушенные.

3. Определим генотипы P и F_1 : растения с гладкими плодами могут иметь генотип AA или Aa , растения с опушенными плодами – aa . В первом поколении все особи единообразны, значит, исходные растения были гомозиготами, доминантной – AA и рецессивной – aa .

Запишем схему скрещивания:

$$\begin{array}{l}
 P: \quad AA \quad \times \quad aa \\
 \quad \quad \text{гладкие} \quad \quad \text{опушенные} \\
 G_p: \quad A \quad \quad \quad a \\
 F_1: \quad \quad \quad Aa \\
 \quad \quad \quad \text{гладкие} \\
 G_{F_1}: \quad 1/2 A, 1/2 a
 \end{array}$$

	$1/2 A$	$1/2 a$
$1/2 A$	$1/4 AA$	$1/4 Aa$
$1/2 a$	$1/4 Aa$	$1/4 aa$

F_2 : расщепление по генотипу: $1/4 AA : 1/2 Aa : 1/4 aa$
 по фенотипу: $3/4 A- : 1/4 aa$
 гладкие опушенные

Ответ. Наличие или отсутствие опушения контролируется разными аллелями одного гена, гладкие плоды доминируют над опушенными, исходное растение с гладкими плодами имеет генотип AA , с опушенными – aa .

Задача 3. При самоопылении зеленого растения гороха получили 38 зеленых и 11 белых (бесхлорофилльных) проростков. Каков вероятный механизм наследования альбинизма у гороха? Определите генотипы родителей и F_1 . Для проверки гипотезы используйте метод «хи-квадрат».

Решение.

1. Определим число генов и тип взаимодействия их аллелей. Для сравнения реально полученного в F_2 расщепления со стандартным и выдвижения гипотезы найдем соотношение фенотипов в F_2 . Для этого сумму всех особей F_1 (49) разделим на число возможных комбинаций гамет в моногибридном скрещивании (4) и получим ожидаемое число особей в одной комбинации (12,25). Затем разделим число особей в каждом фенотипическом классе на эту величину ($38/12,25 = 3,1$; $11/12,25 = 0,9$). Мы получили соотношение, близкое к стандартному $3 : 1$, характерному для полного доминирования. Сформулируем нулевую гипотезу (H_0): признак контролируется одним геном, тип взаимодействия аллелей которого – полное доминирование, поэтому реальное расщепление в F_1 должно статистически соответствовать соотношению $3 : 1$. На основании данной гипотезы рассчитаем теоретически ожидаемые значения численности по-

томков в каждом классе. Зеленых должно быть $49 \times 3/4 = 36,75$ шт., белых – $49 \times 1/4 = 12,25$ шт. Проверим гипотезу с помощью метода «хи-квадрат»:

$$\chi^2_{\text{факт}} = (38 - 36,75)^2/36,75 + (11 - 12,25)^2/12,25 = 0,17;$$

$$df = k - 1 = 1, \chi^2_{0,05} = 3,84;$$

$$\chi^2_{\text{факт}} \ll \chi^2_{\text{теор}} \Rightarrow H_0 \text{ не отвергается.}$$

2. Определим генотипы P : поскольку при самоопылении зеленых растений в потомстве появляются альбиносы, ген альбинизма (a) рецессивен по отношению к гену зеленой окраски (A), а исходные зеленые растения гетерозиготны.

3. Запишем схему скрещивания:

$P:$	Aa	\times	Aa
	зеленый		зеленый
$G:$	$1/2 A : 1/2 a$		$1/2 A : 1/2 a$
	$1/2 A$		$1/2 a$
$1/2 A$	$1/4 AA$		$1/4 Aa$
$1/2 a$	$1/4 Aa$		$1/4 aa$
$F_1:$	$1/4 AA$	$1/2 Aa$	$1/4 aa$
	$3/4 A-$	$1/4 aa$	
	зеленые	альбиносы	

Ответ. Зеленая и белая окраска растений гороха контролируется разными аллелями одного гена, доминирует зеленая окраска. Исходные растения гетерозиготны (Aa), зеленые растения из первого поколения имеют генотипы AA и Aa , альбиносы – aa .

Неполное доминирование

Задача 4. У львиного зева цветки растений первого поколения от скрещивания родителей с малиновыми (AA) и белыми (aa) цветками всегда розовые. В результате биохимических исследований было показано, что в розовых цветках красного пигмента меньше, чем в малиновых, а в белых его нет совсем. Определите тип взаимодействия аллелей и характер расщепления по фенотипу во втором поколении от скрещивания доминантной и рецессивной гомозигот.

Решение. Из условия известно, что гибриды F_1 имеют промежуточный по сравнению с родителями фенотип (розовые цветки), следовательно, можно предположить, что тип взаимодействия аллелей – неполное доминирование. Расщепление в F_2 по фенотипу в этом случае должно идти в соотношении $1 : 2 : 1$ и состоять из трех классов: $1/4$ растений должно быть с малиновыми цветками, $1/4$ – с белыми и $1/2$ – с розовыми.

Составим схему скрещивания:

$P:$ $AA \times aa$
 малиновые белые
 $G_p:$ $A \quad a$
 $F_1:$ Aa
 розовые
 $G_{F_1}:$ $1/2 A : 1/2 a$

	$1/2 A$	$1/2 a$
$1/2 A$	$1/4 AA$	$1/4 Aa$
$1/2 a$	$1/4 Aa$	$1/4 aa$

$F_2:$ расщепление по генотипу: $1/4 AA : 1/2 Aa : 1/4 aa$
 по фенотипу: $1/4$ малиновые : $1/2$ розовые: $1/4$ белые

Ответ. Тип аллельного взаимодействия – неполное доминирование. В F_2 $1/4$ растений должно быть с малиновыми, $1/2$ – с розовыми и $1/4$ – с белыми цветками.

Задача 5. При скрещивании растений хлопчатника, имеющих цельнокрайние листья, с растениями с рассеченными листьями, было получено 105 растений, листья которых оказались неполностью рассеченными. Во втором поколении 189 растений имели не полностью рассеченные листья, 81 – рассеченные и 95 – цельнокрайние. Как наследуется признак? Каковы генотипы P , F_1 и F_2 ?

Решение.

1. Определим число генов, контролирующих признак и тип взаимодействия их аллелей.

Сначала проанализируем фенотипы родителей и F_1 : если родительские формы различаются парой альтернативных признаков, а гибриды F_1 имеют промежуточный по сравнению с родительскими формами фенотип, то можно предположить, что признак контролируется одним геном с неполным доминированием. Для проверки своего предположения найдем соотношение фенотипов в F_2 . Для этого сумму всех особей F_2 ($\Sigma = 365$) разделим на число возможных комбинаций гамет в моногибридном скрещивании (4) и получим ожидаемое число особей в одной комбинации (91,25). Затем разделим число особей в каждом фенотипическом классе на эту величину ($81/91,25 = 0,89$; $189/91,25 = 2,07$; $95/91,25 = 1,04$). Мы получим соотношение, близкое к $1 : 2 : 1$, характерное для неполного доминирования.

Сформулируем нулевую гипотезу (H_0): признак контролируется одним геном, тип взаимодействия аллелей которого – неполное доминиро-

вание, расщепление в F_2 1 : 2 : 1. Для статистической проверки случайности отклонения экспериментальных данных от теоретически ожидаемых применим метод χ^2 .

$$\chi^2_{\text{факт}} = (95 - 91,2)^2/91,2 + (81 - 91,2)^2/91,2 + (189 - 182,5)^2/182,5 = 1,53;$$

$$n = 3 - 1 = 2, p = 0,05, \chi^2_{\text{табл}} = 5,99;$$

$$\chi^2_{\text{факт}} < \chi^2_{\text{табл}} \Rightarrow H_0 \text{ не отвергается.}$$

2. Обозначим аллели: A – расщеченные, a – цельнокрайние.

3. Определим генотипы P, F_1, F_2 . Растения с расщеченными листьями имеют генотип AA , с не полностью расщеченными – Aa , с цельнокрайними – aa .

4. Составим схему скрещивания:

$$\begin{array}{l} P: \quad \quad \quad AA \quad \times \quad aa \\ \quad \quad \quad \text{расщеченные} \quad \text{цельнокрайние} \\ F_1: \quad \quad \quad Aa \\ \quad \quad \quad \text{не полностью расщеченные} \\ F_2: \quad 1/4 AA \quad : \quad 1/2 Aa \quad : \quad 1/4 aa \\ \quad \quad \text{расщеченные} \quad \text{не полностью расщеченные} \quad \text{цельнокрайние} \end{array}$$

Ответ. Признак контролируется одним геном, тип взаимодействия его аллелей – неполное доминирование.

Кодоминирование

Задача 6. Ген I может быть представлен тремя аллелями: I^A, I^B, i^0 . Аллель I^A контролирует наличие на поверхности эритроцитов антигена A , аллель I^B – антигена B , аллель i^0 – их отсутствие. Аллели I^A и I^B полностью доминируют над i^0 , но кодоминантны по отношению друг к другу. Первую (0) группу крови имеют люди с генотипом i^0i^0 , вторую (A) – с генотипами I^AI^A и I^Ai^0 , третью (B) – I^BI^B и I^Bi^0 , четвертую (AB) – I^AI^B . Родители имеют группы крови A и B , их первый ребенок – нулевую группу крови. Каковы генотипы членов этой семьи? Какова вероятность того, что их следующий ребенок будет иметь кровь группы 0? B ? A ? AB ?

Решение.

1. Определим генотипы родителей. Один из родителей имеет группу крови A , фенотип I^A – (возможны два варианта генотипа: I^AI^A или I^Ai^0), второй – группу крови B , фенотип I^B – (возможные генотипы I^BI^B или I^Bi^0). Поскольку в F_1 появился ребенок с генотипом i^0i^0 , то родители гетерозиготны: генотип родителя с группой крови A – I^Ai^0 , с группой крови B – I^Bi^0 .

2. Составим схему скрещивания:

$$P: \quad I^A i^0 \quad \times \quad I^B i^0$$

$$G: \quad 1/2 I^A : 1/2 i^0 \quad \quad 1/2 I^B : 1/2 i^0$$

	$1/2 I^A$	$1/2 i^0$
$1/2 I^B$	$1/4 I^A I^B$	$1/4 I^B i^0$
$1/2 i^0$	$1/4 I^A i^0$	$1/4 i^0 i^0$

F_1 : расщепление по генотипу: $1/4 I^A i^0 : 1/4 I^B i^0 : 1/4 I^A I^B : 1/4 i^0 i^0$
по фенотипу: $1/4 A : 1/4 B : 1/4 AB : 1/4 0$

Ответ. В приведенном скрещивании вероятность рождения первого ребенка $i^0 i^0$ – $1/4$; вероятность рождения следующего ребенка с этим же генотипом – $1/4$; вероятность рождения следующего ребенка с группой крови A – $1/4$, B – $1/4$, AB – $1/4$.

Задача 7. Группы крови системы MN у человека контролируются аллелями гена L . Аллель L^M контролирует наличие на поверхности эритроцитов антигена M , аллель L^N – антигена N . Если один из родителей имеет группу крови M , второй – N , то эритроциты их детей несут оба антигена: M и N . Определите тип взаимодействия аллелей и фенотипы детей от брака:

- 1) родителей с группами крови M и N ;
- 2) с группой крови MN .

Решение.

1. Из условия задачи известно, что у гетерозигот проявляется признак как первого, так и второго родителя, следовательно, тип взаимодействия аллелей в этом случае – кодоминирование.

2. Определим генотипы родителей и потомков в первом браке. Генотип родителя с группой крови M – $L^M L^M$, с группой крови N – $L^N L^N$. В результате скрещивания доминантной и рецессивной гомозигот образуется гетерозигота с генотипом $L^M L^N$, ее фенотип – группа крови MN .

3. Запишем схему скрещивания:

$$P_1: L^M L^M \times L^N L^N$$

$$G: L^M L^N$$

$$F_1: L^M L^N$$

4. Во втором браке оба родителя имеют группу крови MN , их генотип $L^M L^N$. У гетерозиготных по гену L родителей с одинаковой вероятностью ($1/2$) образуются гаметы двух типов – L^M и L^N . Найдем ожидаемые генотипы и фенотипы потомков от этого брака, используя решетку Пеннета.

Схема скрещивания:

$$P_2: L^M L^N \times L^M L^N$$

$$G_{p2}: 1/2 L^M, 1/2 L^N$$

	$1/2 L^M$	$1/2 L^N$
$1/2 L^M$	$1/4 L^M L^M$	$1/4 L^M L^N$
$1/2 L^N$	$1/4 L^M L^N$	$1/4 L^N L^N$

$$F_1: \text{расщепление по генотипу: } 1/4 L^M L^M, 1/2 L^M L^N, 1/4 L^N L^N$$

$$\text{по фенотипу: } 1/4 M, 1/2 MN, 1/4 N$$

Ответ. Тип взаимодействия аллелей гена L , контролирующего группы крови системы MN , – кодоминирование. В браке родителей с группами крови M и N все дети будут с группой крови MN . В браке родителей с группой крови MN 25 % потомков будут иметь группу крови M , 50 % – группу крови MN и 25 % – N .

Множественный аллелизм

Задача 8. У тыквы известна серия множественных аллелей гена D , контролирующего окраску стебля: D (темно-зеленый) $>$ D^S (зеленый) $>$ d (светло-зеленый). Тип взаимодействия аллелей этого гена – полное доминирование. Определите фенотипы родителей и расщепление по фенотипу от скрещивания растений Dd и $D^S d$.

Решение. Определим фенотипы родителей: растения с генотипом Dd имеют темно-зеленую окраску стебля, $D^S d$ – зеленую. Эти гетерозиготные родительские формы образуют по два типа гамет: Dd – гаметы D и d , $D^S d$ – гаметы D и d с частотой $1/2$ каждая. Расщепление по генотипу и фенотипу найдем по решетке Пеннета.

Схема скрещивания:

$$P: \quad Dd \quad \times \quad D^S d$$

темно-зеленый зеленый

$$G_p: 1/2 D, 1/2 d \quad \quad 1/2 D^S, 1/2 d$$

	$1/2 D^S$	$1/2 d$
$1/2 D$	$1/4 DD^S$	$1/4 Dd$
$1/2 d$	$1/4 D^S d$	$1/4 dd$

$$F_1: \text{расщепление по генотипу: } 1/4 DD^S : 1/4 D^S d : 1/4 Dd : 1/4 dd$$

$$\text{по фенотипу: } 1/2 \text{ темно-зеленых, } 1/4 \text{ зеленых и } 1/4 \text{ светло-зеленых}$$

Ответ. Родительские растения имеют темно- и светло-зеленую окраску стебля в первом поколении: 50 % растений будут с темно-зеленой окраской стебля, 25 % – с зеленой и 25 % – со светло-зеленой.

Задача 9. Для определения характера наследования окраски шерсти у кошек были проведены следующие скрещивания:

а) при скрещивании кошек с сиамской окраской и альбиносов с кошками дикого типа в F_1 все котята дикого типа, а в F_2 – $3/4$ котят имели окраску дикого типа и $1/4$ – сиамскую или альбиносную соответственно;

б) при скрещивании кошек с сиамской и альбиносной окраской в первом поколении все котята были сиамские. Во втором произошло расщепление по окраске: $3/4$ кошек были сиамские и $1/4$ альбиносы.

Решение.

1. Все приведенные в задаче скрещивания моногибридные (расщепления в F_2 соответствуют «модельному» $3 : 1$). В связи с этим можно предположить, что окраска шерсти у кошек контролируется серией множественных аллелей одного гена. Обозначим его через C и, анализируя данные в задаче скрещивания, определим тип аллельных взаимодействий.

2. Рассмотрим серию скрещиваний а). Поскольку при скрещивании кошек дикого типа с сиамскими и альбиносами получены аналогичные результаты, можно сделать вывод о доминировании окраски дикого типа над сиамской и альбиносной.

Обозначим аллели: C – окраска дикого типа, c^s – сиамская, c^a – альбиносная. Приведем в качестве примера одну из схем этой серии скрещиваний – кошек дикого типа с сиамскими.

Схема скрещивания:

$$\begin{array}{l}
 P: \quad CC \quad \times \quad c^s c^s \\
 \text{дикого типа} \quad \text{сиамский} \\
 F_1: \quad \quad Cc^s \\
 \text{дикого типа} \\
 G_{F_1}: \quad 1/2 C, 1/2 c^s
 \end{array}$$

	$1/2 C$	$1/2 c^s$
$1/2 C$	$1/4 CC$	$1/4 Cc^s$
$1/2 c^s$	$1/4 Cc^s$	$1/4 c^s c^s$

F_2 : расщепление по генотипу: $1/4 CC : 1/2 Cc^s : 1/4 c^s c^s$

по фенотипу: $3/4$ дикого типа : $1/4$ сиамские

3. Проанализируем скрещивание б) (сиамских кошек с альбиносами). Фенотипы гибридов F_1 и одной из родительских форм совпадают, расщепление в F_2 идет в соотношении $3 : 1$, следовательно, сиамская окраска полностью доминирует над альбиносной. Поскольку в F_1 наблюдается единообразие, родительские особи гомозиготны, генотип кошки с сиамской окраской – $c^s c^s$, альбиноса – $c^a c^a$.

Схема скрещивания:

$$P: \begin{array}{cc} c^s c^s & \times & c^a c^a \\ \text{сиамская} & & \text{альбинос} \end{array}$$

$$F_1: c^s c^a$$

сиамские

$$G_{F_1}: 1/2 c^s, 1/2 c^a$$

	$1/2 c^s$	$1/2 c^a$
$1/2 c^s$	$1/4 c^s c^s$	$1/4 c^s c^a$
$1/2 c^a$	$1/4 c^s c^a$	$1/4 c^a c^a$

$$F_2: \text{расщепление по генотипу: } 1/4 c^s c^s : 1/2 c^s c^a : 1/4 c^a c^a$$

$$\text{по фенотипу: } 3/4 \text{ сиамских} : 1/4 \text{ альбиносов}$$

Ответ. Сиамская и альбиносная окраска шерсти у кошек контролируется серией множественных аллелей гена C , причем тип взаимодействия этих аллелей – полное доминирование. C (дикого типа) $>$ c^s (сиамская) $>$ c^a (альбиносная).

Летальное действие гена

Задача 10. У крупного рогатого скота ген A в гетерозиготном состоянии вызывает укороченность головы и ног, но улучшает мясные качества породы. Животные породы Декстер (Aa) имеют рыхлое телосложение, Керри (aa) – нормальное, а доминантные гомозиготы AA («бульдоги») погибают или в эмбриональный период, или вскоре после рождения из-за аномалий скелета, прежде всего черепа. Определите характер наследования признака и расщепление по фенотипу в скрещиваниях породы Декстер между собой и Декстер с Керри.

Решение. Доминантные гомозиготы гибнут, следовательно, тип телосложения контролирует доминантный ген с рецессивным летальным действием.

Представим наследование этого признака в виде схемы:

$P_1:$	Aa	\times	Aa
	Декстер		Декстер
$G_p:$	$1/2 A$		$1/2 a$

	$1/2 A$	$1/2 a$
$1/2 A$	$1/4 AA$ гибнут	$1/4 Aa$ Декстер
$1/2 a$	$1/4 Aa$ Декстер	$1/4 aa$ Керри

$P_2:$	Aa	\times	aa
	Декстер		Керри
$G_p:$	$1/2 A$		$1/2 aa$

	$1/2 A$	$1/2 a$
a	$1/2 Aa$ Декстер	$1/2 aa$ Керри

$$\text{Расщепление по генотипу: } F_B: 1/4 AA : 1/2 Aa : 1/4 aa; F_a: 1/2 Aa : 1/2 aa$$

Ответ. Тип телосложения контролирует доминантный ген с рецессивным летальным действием. Расщепление по фенотипу при скрещивании животных породы Декстер между собой идет в соотношении 2 Декстер и 1 Керри, Декстер с Керри – 1 Декстер и 1 Керри.

Задача 11. Клетки растений-альбиносов не способны синтезировать хлорофилл, поэтому такие растения погибают на стадии проростков. Альбинизм – рецессивный признак, тип взаимодействия аллелей, определяющих зеленую и альбиносную окраску, – полное доминирование. Какого расщепления следует ожидать от скрещивания гетерозигот по альбинизму при учете растений: а) на стадии проростков; б) взрослых растений?

Решение. Обозначим аллели: пусть A контролирует развитие зеленой окраски, a – альбиносной. Тогда растения с генотипами AA и Aa будут зелеными, aa – альбиносами.

Схема скрещивания:

$$\begin{array}{l}
 P: \quad Aa \quad \times \quad Aa \\
 \quad \text{зеленый} \quad \quad \quad \text{зеленый} \\
 G_p: \quad 1/2 A : 1/2 a \quad \quad 1/2 A : 1/2 a
 \end{array}$$

	$1/2 A$	$1/2 a$
$1/2 A$	$1/4 AA$	$1/4 Aa$
$1/2 a$	$1/4 Aa$	$1/4 aa$

F_2 : расщепление по генотипу: $1/4 AA : 1/2 Aa : 1/4 aa$

Ответ. Расщепление по фенотипу на стадии проростков будет соответствовать модельному $3/4$ зеленых и $1/4$ альбиносов. При учете окраски взрослых растений расщепление отсутствует, все выжившие растения будут зелеными.

ЗАДАЧИ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОГО РЕШЕНИЯ

1. Г. Мендель установил, что у гороха длинностебельность доминирует над короткостебельностью. Обозначим аллель длинностебельности A , короткостебельности – a . Определите типы и соотношения гамет, а также расщепление по генотипу и фенотипу в каждом из следующих скрещиваний: $AA \times Aa$, $Aa \times aa$, $Aa \times Aa$, $AA \times aa$.

2. У золотой рыбки развитие телескопических глаз контролируется действием рецессивного аллеля аутосомного гена. От скрещивания гетерозиготной самки с нормальными глазами с самцом, имеющим телескопические глаза, получено 60 мальков. У скольких из них телескопические глаза?

3. От скрещивания комолого быка с рогатыми коровами, в родословной которых не было комолых животных, получено 17 комолых и 22 рогатых потомка. Определите генотипы быка и коров.

4. Пегий самец скрещен с тремя крольчихами. От первой пегой самки получено 4 пегих и 1 крольчонок со сплошной окраской. От второй самки со сплошной окраской получено 2 кролика со сплошной окраской. От третьей со сплошной окраской получено 2 пегих. Определите генотипы родителей и потомков.

5. У овец черная окраска шерсти рецессивна по отношению к белой. От скрещивания гетерозиготных барана и ярки родился белый ягненок. Какова вероятность того, что следующий ягненок тоже будет белым? Черным?

6. Ген, контролирующий коротконогость у кур, вызывает одновременно укорочение клюва. При этом у гомозиготных цыплят клюв так мал, что они не в состоянии пробить яичную скорлупу и гибнут, не вылупившись из яйца. В потомстве от скрещивания коротконогих кур получено 300 цыплят. Сколько из них коротконогих?

7. Ирландские сеттеры могут быть слепыми в результате действия рецессивного гена. Пара животных с нормальным фенотипом имела помет из пяти щенят, два из которых были слепыми. Установите генотипы родителей и генотипы слепых и нормальных щенят. Один нормальный щенок из этого помета должен быть продан для дальнейшего размножения. Какова вероятность того, что он гетерозиготен по гену, определяющему слепоту?

8. От скрещивания гнедых лошадей с альбиносами рождаются жеребята с золотистой окраской туловища при почти белой гриве и хвосте (паломино). При скрещивании лошадей с окраской «паломино» в первом поколении получили следующее расщепление: 11 гнедых, 25 паломино, 13 альбиносов. Каков вероятный механизм наследования окраски «паломино»? Каковы генотипы родителей? Для проверки вашей гипотезы используйте метод «хи-квадрат».

9. У кур породы Виандотт в качестве стандарта принят розовидный гребень. Все птицы с листовидным гребнем выбраковываются, однако иногда у некоторых птиц он появляется. Почему? Предложите более эффективный способ избавления от нежелательного признака.

10. При скрещивании между собой чистопородных белых кур все потомство было белой окраски, при скрещивании чистопородных черных кур – черной. Потомство от скрещивания белой и черной особей оказалось голубой окраски. Какое оперение будут иметь потомки белого петуха и голубой курицы? Черного петуха и голубой курицы?

11. Серповидноклеточная анемия у аборигенов Африки обусловлена доминантным геном S , который в гомозиготном состоянии вызывает гибель особей от анемии. Гомозиготы ss не страдают от анемии, но гибнут

от малярии. Гетерозиготы Ss не болеют малярией и не склонны к анемии. Какова доля жизнеспособного потомства у гетерозиготных родителей?

12. У сероглазых родителей сын с голубыми глазами. Голубые глаза были также у деда мальчика со стороны матери и у брата его отца. Составьте родословную этой семьи по цвету глаз, определите, как наследуется этот признак.

13. У мышей существует серия множественных аллелей окраски шерсти. По порядку доминирования аллели можно расположить так: A^Y (желтая) $>$ A^L (агути со светлым брюшком) $>$ A (агути) $>$ a^t (черная с подпалинами) $>$ a (черная). Ген желтой окраски A^Y летален в гомозиготном состоянии. Определите фенотипы потомков в следующих скрещиваниях: $A^Y A \times A^Y a$, $A^L A \times A^Y a$, $A^L a \times A^L a^t$?

14. Составьте родословную семьи со случаем диабета. Здоровые муж и жена (двоюродные сибсы) имеют больного ребенка. Мать мужа и отец жены (родные сибсы) здоровы. Брат мужа и две сестры жены здоровы. Общий дед страдал диабетом. Все родственники со стороны отца мужа (дядя, тетя, двоюродная сестра, дед и бабушка) и матери жены (тетя, двоюродный брат, дед и бабушка) здоровы. Определите характер наследования болезни и отметьте на схеме тех членов семьи, гетерозиготность которых не вызывает сомнения.

15. У дурмана пурпурная окраска стебля обусловлена геном P , зеленая окраска – геном p . Фенотип гетерозигот зависит от условий внешней среды. При выращивании растений на ярком свете аллель P полностью доминирует над p ($P > p$). В условиях пониженного доступа света наблюдается промежуточное наследование: PP – пурпурный стебель, Pp – красный, pp – зеленый.

1) Какой цвет стебля будет иметь потомство от скрещивания растений с красным и зеленым стеблем при выращивании на ярком свете?

2) Какой цвет стебля будут иметь растения, полученные от того же скрещивания, если их выращивать в условиях уменьшенного доступа света?

3) Цветки гомозиготного растения с пурпурным стеблем опылены пыльцой растения с зеленым стеблем. Какой фенотип будет иметь F_1 при выращивании на ярком свете? При уменьшенном доступе света?

16. Дрозофила в норме имеет серую окраску тела, но если в пищу личинкам добавляют нитрат серебра, окраска тела мух будет желтой. В то же время есть мутантные линии, в которых мухи желтые при любом составе пищи (линия *yellow*). Какого потомства следует ожидать в F_2 от скрещивания мух из линии дикого типа, выращенных на питательной среде с $AgNO_3$ и мух из линии *yellow*, если потомков выращивать в нормальных условиях?

17. У мальчика группа крови 0, у его сестры *AB*. Что можно сказать о группах крови и генотипах их родителей?

18. В браках людей, имевших группу крови *MN*, у 151 ребенка были обнаружены следующие группы крови: 39 детей с группой крови *N*, 70 детей с группой крови *MN*, 42 ребенка с группой крови *M*. Как наследуются группы крови *N*, *M* и *MN*? Для проверки вашей гипотезы используйте метод «хи-квадрат».

19. Дедушка Коли со стороны матери имеет группу крови *AB*, все остальные бабушки и дедушка – 0. Какова вероятность того, что у Коли группа крови *A*, *B*, *AB*, 0?

20. Родители имеют I и III группы крови, первый ребенок имел I группу крови. Какова вероятность того, что второй ребенок будет иметь I группу крови?

21. Скрещены два растения люпина, имевшие серую и черную окраску семян. У растений первого поколения все завязавшиеся семена серой окраски. Какие генетические выводы можно сделать из этих данных? Как проверить вашу гипотезу?

22. Мраморная окраска шерсти у собак определяется доминантным геном с рецессивным летальным действием *M*. Какие типы гамет и в каком соотношении появятся у гладкоокрашенной собаки? А у собаки, гетерозиготной по гену *M*? Какого потомства можно ожидать от скрещивания мраморной и гладкоокрашенной собаки? Какова вероятность появления мраморных щенков у родителей с мраморной окраской?

23. Желтоцветковые примулы образуют только желтоцветковые растения, красноцветковые – только красноцветковые. При скрещивании этих линий между собой получают растения с красными цветками. Какое предположение о наследовании окраски цветков у примул можно сделать и какие скрещивания необходимо поставить для проверки этого предположения? Какие результаты вы ожидаете получить?

24. У кошек короткая шерсть доминирует над ангорской (длинношерстной). Короткошерстная кошка, скрещенная с ангорским котом, принесла четыре короткошерстных и два ангорских котенка. Какое предположение можно сделать о генотипах исходных кошек?

25. При скрещивании растений люпина с белыми и бежевыми семенами у растений F_1 все семена оказались бежевыми, а во втором поколении примерно $3/4$ растений имели бежевые семена, а $1/4$ – белые. Объясните результаты скрещивания, определите генотипы родительских форм, а также гибридов первого и второго поколений.

26. В 1905 г. У. Бэтсон повторил опыт Г. Менделя по скрещиванию гомозиготных растений гороха с желтыми и зелеными семенами. Семена

растений F_1 имели желтую окраску семядолей, а в F_2 было получено 3903 семени с зелеными и 11 902 с желтыми семядолями. Подтвердил ли опыт Бэтсона справедливость закона расщепления? Проверьте вашу гипотезу, используя метод «хи-квадрат».

27. При скрещивании красных (полных альбиносов) и серых разновидностей гольцов в F_1 все рыбки имели серую окраску, в F_2 – 211 серую и 83 красную окраску. Как наследуется окраска у гольцов? От скрещивания двух случайно выбранных гибридов второго поколения, имевших серую окраску, было получено 28 красных потомков. Каковы генотипы всех рыб, участвующих в скрещиваниях?

28. Два года подряд персидская (длинношерстная) кошка скрещивалась с неизвестным котом. В первый год у кошки родилось четыре короткошерстных и один длинношерстный котенок, а на следующий год два короткошерстных и два длинношерстных. Определите фенотип и генотип неизвестного кота, если известно, что у кошек короткая шерсть (L) доминирует над длинной (l). Какого потомства следует ожидать от скрещивания короткошерстной кошки из первого помета с персидским котом?

29. Пыльца кукурузы, содержащая крахмал, окрашивается йодсодержащим реактивом в синий цвет, пыльца, содержащая декстрин, – в красноватый. Определите генотип растения, давшего 3437 синих и 3480 красноватых пыльцевых зерен.

30. По данным Takamura Takejiro с соавторами, рецессивный ген, контролирующий дефектность фермента халкон-флавоноизомеразы, в гомозиготном состоянии приводит к накоплению в лепестках цикламена желтого пигмента халкона. Какого расщепления следует ожидать от скрещивания гомозиготных белоцветковых и желтоцветковых цикламенов в первом и втором поколениях и в обоих возвратных скрещиваниях?

31. У. Бэтсон (1902) и Д. Херст (1905) опубликовали результаты скрещивания белых леггорнов с различными черными породами кур. В общей сложности они получили в F_1 несколько сотен белых цыплят, в F_2 – 440 белых и 146 черных, в возвратном скрещивании белых гибридов с черными птицами – 252 белых и 262 черных цыпленка. Объясните полученные результаты, определите генотипы родителей и потомков, запишите схемы скрещиваний.

32. При скрещивании кошек породы Сфинкс (с полным отсутствием шерсти) с котами дикого типа все котята были дикого типа. В возвратном скрещивании нормальных котов из F_1 с кошками без шерсти было получено 18 обычных котят и 22 – без шерсти. Решили проверить, какое расщепление получится в F_2 . Получили 28 котят. Сколько из них будет иметь пушистую шкурку?

33. Две черные самки мыши скрещивались с коричневым самцом. Одна самка в нескольких пометах дала 20 черных и 17 коричневых потомков, а вторая в общей сложности 33 черных. Определите генотипы родителей и потомков.

34. У морских свинок гладкая шерсть определяется рецессивным геном, розеточная – доминантным. Скрещивание двух свинок с розеточной шерстью дало 36 особей с розеточной шерстью и 11 с гладкой. Сколько среди них гомозиготных особей? Морская свинка с розеточной шерстью при скрещивании с гладкошерстной особью дала 28 розеточных и 26 гладких потомков. Определите генотипы родительских особей.

35. Какого расщепления по генотипу следует ожидать в F_2 моногибридного скрещивания, если на ранних этапах эмбрионального развития гибнет 10 % зигот Aa и 90 % зигот AA ?

36. У арабидопсиса обнаружен рецессивный ген ($man\ 1$), контролирующий накопление растением различных металлов (Mg, Cu, Zn, Mn). В норме эти металлы растением не накапливаются ($Man\ 1$). Какого расщепления можно ожидать в следующих скрещиваниях: 1) $Man1Man1 \times man1man1$; 2) $Man1man1 \times man1man1$; 3) $Man1man1 \times Man1man1$?

37. В потомстве F_2 от скрещивания дрозофил с нормальными (дикого типа) и уменьшенными глазами у 25 % особей оказались уменьшенные глаза. В первом возвратном скрещивании получено 37 особей с уменьшенными глазами и 39 – с нормальными, во втором возвратном скрещивании – 52 мухи с уменьшенными глазами и 47 дикого типа. Определите генотипы всех мух, участвующих в скрещиваниях.

38. При скрещивании сортов узколистного люпина с синими цветками с розовоцветковыми все гибриды F_1 были с синими цветками. В F_2 было получено 2296 растений с синими и 760 – с розовыми цветками. Определите генотипы родительских растений. Для проверки своей гипотезы используйте метод «хи-квадрат».

39. На ферме 16 дочерей жеребца № 1 были покрыты жеребцом № 2. У пяти из 42 родившихся жеребят извитая шерсть, которая никогда не наблюдалась у родственных им животных. Отец жеребца № 1 был дедом по материнской, а мать – бабкой по отцовской линии жеребца № 2. Как объяснить появление извитости волоса? Исходя из предложенного объяснения, укажите, сколько жеребят с обычным волосяным покровом следовало ожидать среди 42 потомков жеребца № 1. Какая часть жеребят с обычным волосяным покровом будет нести ген извитой шерсти?

40. Бесхвостость у кур может быть обусловлена генетически (доминантным геном), а может быть индуцирована (фенокопия): резким изменением температуры инкубации яиц в течение первой недели; сильной

тряской яиц перед инкубацией; инъекцией инсулина перед инкубацией. К моменту откладки яиц эмбрионы уже развиваются в течение почти 24 ч. Какого потомства следует ожидать от скрещивания гомозиготных по доминантной мутации бесхвостых кур с петухом, имеющим аналогичную фенкопию, если:

- 1) инкубация яиц проходит в нормальных условиях;
- 2) резко менялась температура в течение первой недели инкубации?

41. Предполагают, что у человека волнистые волосы – доминантный признак. В семье трое детей: девочка Катя с прямыми волосами и два ее брата – Саша с прямыми волосами и кудрявый Миша. У матери этих детей, а также у ее отца волосы волнистые, у отца детей волосы прямые. Составьте родословную этой семьи и определите генотипы всех членов семьи.

42. У Володи и его родного брата Коли глаза серые, а у их сестры Наташи – голубые. Мама у этих детей голубоглазая, ее же родители имели серые глаза. Как наследуется голубая и серая окраска глаз? Какой цвет глаз у папы Володи, Коли и Наташи? Каковы генотипы всех членов семьи? Аргументируйте ответ.

43. Кровь большинства людей содержит антиген *Rh*, который наследуется как доминантный признак (резус-положительные люди). В крови других людей нет антигена *Rh* (резус-отрицательный фенотип). Резус-отрицательность наследуется как рецессивный признак. Какие дети могут появиться от брака двух резус-отрицательных родителей? В случае, если один из родителей резус-отрицательный, а другой – резус-положительный? От брака двух резус-положительных родителей? Какая группа крови по резус-фактору может быть у ребенка, если его мать резус-положительна, а отец – резус-отрицательный?

44. Галактоземия (неспособность усваивать молочный сахар) наследуется как аутосомный рецессивный признак. Изменением диеты сразу после рождения можно предупредить развитие болезни и избежать тяжелых последствий нарушения обмена веществ. Какова вероятность рождения больных детей в семье, где один из супругов гомозиготен по гену галактоземии, но развитие у него болезни предупреждено диетой, а второй гетерозиготен – по галактоземии?

45. Слияние нижних молочных резцов наследуется как аутосомный доминантный признак. В одной семье у первенца обнаружили, что нижние резцы срослись. Родители не помнят, была ли у них эта аномалия. Определите возможные генотипы родителей и вероятность рождения следующего ребенка без аномалии (рассмотрите все возможные варианты).

46. Желтая морская свинка при скрещивании с белой всегда дает кремовых потомков. Скрещивание кремовых свинок между собой дает расщепление – 1 желтая : 1 белая : 2 кремовые. Какой тип взаимодействия аллельных генов имеет место в данном случае? Какого потомства следует ожидать при скрещивании кремовой морской свинки с белой? Кремовой и желтой?

47. Кохинуровые норки (светлая окраска меха с черным крестом на спине) получают в результате скрещивания белых норок с темными. Скрещивание между собой темных норок дает темное потомство, а скрещивание между собой белых – белое. На звероферме от скрещивания кохинуровых норок получено потомство: 74 белых, 77 темных, 152 кохинуровые. Какие особи будут гомозиготны? Какова вероятность появления кохинуровых норок в потомстве от скрещивания кохинуровых норок с белыми?

48. В результате многочисленных скрещиваний серо-голубых особей между собой получено 270 телят. Из них 136 телят имели окраску родителей. Определите генотипы и фенотипы остальной части потомства, если известно, что серо-голубые особи рождаются при скрещивании черных и белых животных.

49. Собака со стоячими ушами скрещивалась с собакой с висячими ушами. В первом поколении все щенки были с полустоячими ушами. Какого расщепления следует ожидать от скрещивания этих щенков между собой?

50. Дональд сообщает, что в Шотландии одна шортгорнская корова принесла в один отел пять телят (одного бычка красной, двух телок чалой и двух телок белой мастей). Можете ли вы определить масть быка и коровы, от которых родились эти телята?

51. При скрещивании кур с курчавым оперением и петухов, имеющих нормальное оперение, было получено 80 цыплят с курчавым и 78 с нормальным оперением. При дальнейшем скрещивании кур с курчавым оперением из F_1 друг с другом получено следующее потомство: 30 с курчавым, 18 с нормальным и 16 с сильно курчавым оперением. Как наследуется курчавое оперение у кур? Каковы генотипы всех особей, участвовавших в скрещивании? Какого потомства следует ожидать от скрещивания особей с сильно курчавым оперением и нормальных?

52. Иногда встречаются люди с курчавыми пушистыми волосами, которые называются «шерстистыми». Такие волосы растут быстро, но секутся и никогда не бывают длинными. Признак этот доминантен. До сих пор не зарегистрировано ни одного случая брака двух людей с таким признаком, поэтому фенотип доминантной гомозиготы не известен. Ка-

кие волосы унаследуют дети, у которых отец имеет «шерстистые», а мать нормальные волосы?

53. Акаталазия (отсутствие каталазы в крови) обусловлена редким аутосомным рецессивным геном. Исследования активности каталазы показали, что у гетерозиготных людей она понижена по сравнению с нормой. У обоих родителей и единственного сына в семье активность каталазы оказалась пониженной. Определите вероятность рождения в этой семье следующего ребенка с нормальной активностью каталазы.

54. В локусе *white* дрозофилы известна серия множественных аллелей, определяющая окраску глаз от темно-красного до белого цвета, причем каждый предыдущий аллель по мере убывания интенсивности окраски полностью доминирует над последующим. Приводим часть этой серии аллелей: w^+ (красный цвет глаз) $>$ w^{bl} (кровавый) $>$ w^{co} (коралловый) $>$ w^a (абрикосовый) $>$ w^{bf} (рыжий или цвета буйволловой кожи) $>$ w (белый). Сколько различных генотипов и фенотипов возможно при участии этих аллелей? Запишите их.

55. Окраска шерсти у кроликов контролируется серией множественных аллелей гена *C*, причем C (агути) $>$ c^{ch} (шиншилла) $>$ c^h (гималайский) $>$ c (альбинос). Аллель c^{ch} неполностью доминирует над c^h и c^a . Селекционер скрестил кроликов светло-шиншилловой окраски с гималайскими. При этом было получено 48 крольчат светло-шиншилловой окраски, 25 гималайских и 23 альбиноса. Определите генотипы родителей и гибридов первого поколения. Какого потомства следует ожидать от скрещивания кроликов из F_1 с гималайской и альбиносной окраской?

56. Аллель t^b рецессивен и его присутствие в гомозиготном состоянии обуславливает «мраморную» окраску шерсти у кошек. Аллель T^a обуславливает развитие равномерной окраски и является доминантным по отношению к аллелю дикого типа T (полосатая окраска). Какое потомство может появиться в результате следующих скрещиваний:

- 1) кошка мраморная (tt^b) \times кот без рисунка (T^aT);
- 2) кошка полосатая (TT) \times кот мраморный (t^bt^b);
- 3) кошка без рисунка (T^at^b) \times кот мраморный (tt^b);
- 4) кошка без рисунка (T^aT) \times кот без рисунка (Tt^b).

57. В родильном доме в одну и ту же ночь родилось четыре младенца, обладавшие группами крови 0, *A*, *B* и *AB*. Группы крови четырех родительских пар были: 1) 0 и 0; 2) *AB* и 0; 3) *A* и *B*; 4) *B* и *B*. Четырех младенцев нужно распределить по родительским парам. Как это сделать?

58. Известно, что кровь группы 0 можно переливать всем людям, кровь группы *A* – только лицам *A* и *AB* групп, кровь *B* группы только лицам *B* и *AB* групп, а кровь *AB* группы – только людям *AB* группы. Все-

гда ли возможно переливание крови матери детям? А переливание крови сестры – ее родному брату?

59. В семье мужчины с группой крови AB и женщины с группой крови A было трое детей с группами крови A , AB и B . Определите генотипы родителей и детей.

60. Может ли у матери с группой крови A и отца с группой крови O родиться ребенок с группой крови B ? Объясните ответ.

61. Укажите, какие группы крови могли быть у матерей, имеющих детей с группами крови A , B и AB , и какие группы крови не могли быть у их отцов.

62. У матери I группа крови, а у отца – IV. Могут ли дети унаследовать группу крови одного из родителей?

63. У крупного рогатого скота трансферрины (белки-переносчики железа в организме) детерминируются аутосомным геном, имеющим три кодоминантных аллеля: T^A , T^D , T^E . Определите генотипы и фенотипы телят, появившихся в следующих скрещиваниях:

1) $AD \times AD$; 2) $AA \times AD$; 3) $AD \times AE$; 4) $AA \times AE$; 5) $DE \times AD$.

64. Серая окраска (ширази) у каракульских овец ценится значительно выше, чем черная. При скрещивании серых каракульских овец между собой наблюдалось следующее расщепление при рождении: 3081 ширази и 1115 особей с черной окраской. Однако позже, при переходе ягнят на растительный корм, значительная часть серых ягнят погибла (в основном из-за недоразвития у них рубца). Как наследуется окраска ширази у каракульских овец? Каким способом можно получить серых ягнят с нормальной жизнеспособностью?

65. В зоопарке г. Кейптауна у пары львов родилось два белых детеныша. Определите генотипы родителей, если известно, что белая окраска шерсти – рецессивный признак. Какова вероятность появления у этих же родителей еще одного львенка белого цвета? Двух белых львят сразу?

66. При скрещивании двух сортов ржи, один из которых имел нормальные, а второй – гофрированные листья, все растения F_1 оказались с нормальными листьями. В F_2 обнаружено 434 растения с нормальными и 148 растений с гофрированными листьями. Как наследуется признак? Для проверки своей гипотезы используйте метод χ^2 . Определите генотипы родителей, а также гибридов первого и второго поколений. Каких результатов можно ожидать от скрещивания гибридов F_1 с исходными родительскими растениями?

67. При скрещивании хохлатых уток с нормальными получено 134 хохлатых утенка и 129 нормальных. От скрещивания хохлатых уток между собой появилось 192 хохлатых и 98 нормальных утят. Как наследу-

ется признак хохлатости? Для проверки своей гипотезы используйте метод χ^2 . Определите генотипы родителей и потомков в обоих скрещиваниях.

68. Перед свадьбой здоровые мужчина и женщина обратились в генетическую консультацию с вопросом, какова вероятность рождения у них больного фенилкетонурией (ФКУ) ребенка, если сестра мужчины и брат женщины больны этим заболеванием. Других случаев заболевания в их семьях не регистрировалось. Помогите им найти ответ на этот вопрос.

69. При скрещивании серебристо-черных лис между собой всегда появляются только серебристо-черные, серебристо-черных и платиновых лис – $1/2$ серебристо-черных и $1/2$ платиновых. Платиновые лисы при разведении «в себе» дают расщепление: на $2/3$ платиновых приходится $1/3$ серебристо-черных животных. Однако в последнем скрещивании иногда рождаются чисто-белые щенки, которые вскоре погибают. Определите генотипы животных с разной окраской, запишите схемы скрещиваний.

70. При скрещивании бесхвостых кошек получено 63 бесхвостых котенка и 27 с нормальными хвостами. Какую гипотезу о характере наследования гена, определяющего отсутствие хвоста, можно выдвинуть? Какая средняя величина помета должна быть в скрещиваниях бесхвостых кошек, в соответствии с вашей гипотезой, если известно, что в норме величина помета у кошки составляет 3,88?

Тема 2. ДИ- И ПОЛИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ

Дигибридным называется скрещивание, в котором родительские формы различаются аллелями двух генов, **тригибридным** – трех генов, **полигибридным** – n генов.

Причина наблюдаемых в полигибридном скрещивании расщеплений – случайное комбинирование в мейозе как гомологичных, так и негомологичных хромосом.

В полигибридном скрещивании неаллельные гены наследуются независимо друг от друга (3-й закон Менделя). Этот закон справедлив для генов, находящихся в разных хромосомах или на одной хромосоме далеко друг от друга (на расстоянии более 50 сМ (морганид)).

Проанализируем наследование неаллельных генов.

Рассмотрим самый простой случай: скрещивание двух гомозиготных форм, различающихся по двум парам аллелей ($A-a$, $B-b$), тип взаимодействия аллелей в каждой паре – полное доминирование ($A > a$, $B > b$).

Определим фенотип F_1 и расщепление в F_2 двумя способами:

- 1) по двум парам аллелей одновременно;
- 2) по каждой паре отдельно, независимо от другой пары.

Затем сравним результаты, полученные первым и вторым способами.

1. Доминантная гомозигота ($AABB$) образует гаметы AB , рецессивная гомозигота ($aabb$) – ab . В результате слияния этих гамет появляется только один тип потомков – гибриды $F_1 AaBb$. Дигетерозигота $AaBb$ с одинаковой вероятностью ($1/4$) образует гаметы четырех типов (AB , Ab , aB , ab). От скрещивания особей F_1 (дигетерозигот) между собой получаем F_2 .

Схема скрещивания:

$$\begin{array}{l}
 P: \quad AABB \times aabb \quad \text{или} \quad aabb \times AABB \\
 G_p: \quad AB \quad ab \quad \quad \quad ab \quad AB \\
 F_1: \quad \quad \quad AaBb \\
 G_{F_1}: \quad 1/4 AB, 1/4 Ab, 1/4 aB, 1/4 ab
 \end{array}$$

	$1/4 AB$	$1/4 aB$	$1/4 Ab$	$1/4 ab$
$1/4 AB$	$1/16 AABB$	$1/16 AaBB$	$1/16 AABb$	$1/16 AaBb$
$1/4 aB$	$1/16 AaBB$	$1/16 aaBB$	$1/16 AaBb$	$1/16 aaBb$
$1/4 Ab$	$1/16 AABb$	$1/16 AaBb$	$1/16 AAbb$	$1/16 Aabb$
$1/4 ab$	$1/16 AaBb$	$1/16 aaBb$	$1/16 Aabb$	$1/16 aabb$

Расщепление в F_2 по генотипу ($1 : 2 : 1 : 2 : 4 : 2 : 1 : 2 : 1$):

$1/16 AABB : 2/16 AABb : 1/16 AAbb : 2/16 AaBB : 4/16 AaBb : 2/16 Aabb : 1/16 aaBB : 2/16 aaBb : 1/16 aabb$

Расщепление в F_2 по фенотипу ($9 : 3 : 3 : 1$):

$9/16 A-B- : 3/16 A-bb : 3/16 aaB- : 1/16 aabb$

2. Теперь проведем анализ по каждой паре аллелей отдельно, иначе говоря, рассмотрим два моногибридных скрещивания.

Распишем их схемы:

$$\begin{array}{ll}
 P: \quad AA \times aa & BB \times bb \\
 F_1: \quad Aa & Bb \\
 G_{F_1}: \quad 1/2 A, 1/2 a & 1/2 B, 1/2 b
 \end{array}$$

Расщепление в F_2 по генотипу:

$1/4 AA : 1/2 Aa : 1/4 aa \quad (1 : 2 : 1) \quad \quad 1/4 BB : 1/2 Bb : 1/4 bb \quad (1 : 2 : 1)$

Расщепление в F_2 по фенотипу:

$3/4 A- : 1/4 aa \quad (3 : 1) \quad \quad 3/4 B- : 1/4 bb \quad (3 : 1)$

Для того чтобы найти общее расщепление по двум парам аллелей, перемножим правую и левую части схемы:

$$P: AABV \times aabb$$

$$F_1: AaBb$$

Расщепление в F_2 по генотипу:

$$(1/4 AA : 1/2 Aa : 1/4 aa)(1/4 BB : 1/2 Bb : 1/4 bb) = 1/16 AABV : 2/16 AABb : 1/16 AAbb : 2/16 AaBV : 4/16 AaBb : 2/16 Aabb : 1/16 aaBV : 2/16 aaBb : 1/16 aabb$$

$$(1 : 2 : 1)^2 = (1 : 2 : 1 : 2 : 4 : 2 : 1 : 2 : 1)$$

Расщепление в F_2 по фенотипу:

$$(3/4 A- : 1/4 aa) \times (3/4 B- : 1/4 bb) =$$

$$9/16 A-B- : 3/16 A-bb : 3/16 aaB- : 1/16 aabb$$

$$(3 : 1)^2 = (9 : 3 : 3 : 1)$$

Следовательно, генотип и фенотип F_1 , а также расщепление по генотипу и фенотипу в F_2 дигибридного скрещивания, определенные первым и вторым способами, не различаются. В первом поколении все потомство единообразно, во втором поколении расщепление по генотипу $1 : 2 : 1 : 2 : 4 : 2 : 1 : 2 : 1$, или $(1 : 2 : 1)^2$, расщепление по фенотипу при полном доминировании по всем парам аллелей $9 : 3 : 3 : 1$, или $(3 : 1)^2$.

Аналогичным образом можно найти расщепление по двум парам аллелей в анализирующем скрещивании.

1. Схема анализа по двум парам аллелей одновременно:

$$P: AaBb \times aabb$$

$$G_p: 1/4 AB, 1/4 Ab, 1/4 aB, 1/4 ab \quad ab$$

	1/4 AB	1/4 aB	1/4 Ab	1/2 ab
ab	1/4 AaBb	1/4 aaBb	1/4 Aabb	1/4 aabb

Расщепление в F_a по генотипу и по фенотипу совпадает:

$$1/4 AaBb : 1/4 Aabb : 1/4 aaBb : 1/4 aabb \quad (1:1:1:1)$$

2. Схема анализа по каждой паре аллелей отдельно:

$$P: Aa \times aa \quad Bb \times bb$$

$$G_p: 1/2 A, 1/2 a \quad a \quad 1/2 B, 1/2 b \quad b$$

Расщепление в F_a по генотипу и фенотипу:

$$1/2 Aa : 1/2 aa \quad (1 : 1) \quad 1/2 Bb : 1/2 bb \quad (1 : 1)$$

Перемножим левую и правую части:

$$P: AaBb \times aabb.$$

Общее расщепление в F_a по генотипу и фенотипу:

$$(1/2 Aa : 1/2 aa) \times (1/2 Bb : 1/2 bb) = 1/4 AaBb : 1/4 Aabb : 1/4 aaBb : 1/4 aabb.$$

Результаты анализа показывают, что как по двум парам аллелей одновременно, так и по каждой паре отдельно в F_a при независимом наследовании – $1 : 1 : 1 : 1$, или $(1 : 1)^2$.

Таким образом, сформулируем общие закономерности наследования неаллельных аутосомных генов. При скрещивании двух диплоидных гомозиготных форм, различающихся по n парам аллелей:

- в первом поколении все потомство единообразно (1-й закон Менделя);
- во втором поколении:
 расщепление по генотипу – $(1 : 2 : 1)^n$,
 расщепление по фенотипу:
 при полном доминировании по всем парам аллелей $(3 : 1)^n$ (3-й закон Менделя),
 при неполном или кодоминировании по всем парам аллелей $(1 : 2 : 1)^n$,
 при полном доминировании по n_1 парам аллелей и неполном (или кодоминировании) по n_2 парам $(3 : 1)^{n_1} \times (1 : 2 : 1)^{n_2}$;
- в анализирующем скрещивании $(1 : 1)^n$;
- результаты рецiproкных скрещиваний не различаются.

Следовательно, любое полигибридное скрещивание можно представить как результат n моногибридных, а расщепление в полигибридном скрещивании как произведение расщеплений в n моногибридных.

Любые параметры полигибридного скрещивания можно рассчитать по стандартным параметрам моногибридного скрещивания (табл. 1).

Таблица 1

Расчет параметров для моно-, ди- и полигибридного скрещивания

Определяемый параметр	Тип скрещивания		
	моногибридный	дигибридный	полигибридный
Число типов гамет, образуемых гибридом F_1	2	2^2	2^n
Сумма комбинаций гамет в F_2	4	4^2	4^n
Число генотипов в F_2	3	3^2	3^n
Число фенотипов в F_2 (полное доминирование)	2	2^2	2^n
Число фенотипов в F_2 (неполное и кодоминирование)	3	3^2	3^n
Расщепление по генотипу в F_2	1 : 2 : 1	$(1 : 2 : 1)^2$	$(1 : 2 : 1)^n$
Расщепление по фенотипу в F_2 (полное доминирование)	3 : 1	$(3 : 1)^2$	$(3 : 1)^n$
Расщепление по фенотипу (неполное и кодоминирование)	1 : 2 : 1	$(1 : 2 : 1)^2$	$(1 : 2 : 1)^n$

Примечание: n – число генов, аллелями которых различаются родительские формы (число гетерозиготных пар аллелей).

РЕШЕНИЕ ТИПОВЫХ ЗАДАЧ

Полное доминирование по всем парам аллелей

Задача 1. У собак черный цвет шерсти доминирует над кофейным, а короткая шерсть над длинной. Обе пары аллелей наследуются независимо. Какой процент черных короткошерстных щенков можно ожидать от скрещивания двух особей, гетерозиготных по обоим признакам?

Решение.

Тип взаимодействия по обоим парам аллелей – полное доминирование (по условию). Введем обозначения: пусть A контролирует черную окраску шерсти, a – кофейную, B – короткую шерсть, b – длинную. Оба родителя гетерозиготны по обоим признакам, значит, их генотип – $AaBb$. Расщепление в F_1 можно найти двумя способами, анализируя: 1) две пары аллелей одновременно; 2) каждую пару аллелей отдельно. Решим задачу двумя способами.

1. Выпишем гаметы, которые образуют родительские формы, построим решетку Пеннета и найдем расщепление в F_1 по генотипу и по фенотипу.

Схема скрещивания:

$P:$ $AaBb$ × $AaBb$
 черные × короткошерстные
 $G_p:$ $1/4 AB, 1/4 Ab, 1/4 aB, 1/4 ab$ $1/4 AB, 1/4 Ab, 1/4 aB, 1/4 ab$

	$1/4 AB$	$1/4 aB$	$1/4 Ab$	$1/4 ab$
$1/4 AB$	$1/16 AABB$	$1/16 AaBB$	$1/16 AABb$	$1/16 AaBb$
$1/4 aB$	$1/16 AaBB$	$1/16 aaBB$	$1/16 AaBb$	$1/16 aaBb$
$1/4 Ab$	$1/16 AABb$	$1/16 AaBb$	$1/16 AAbb$	$1/16 Aabb$
$1/4 ab$	$1/16 AaBb$	$1/16 aaBb$	$1/16 Aabb$	$1/16 aabb$

Расщепление в F_1 по фенотипу:

$9/16 A-B- : 3/16 A-bb : 3/16 aaB- : 1/16 aabb$
 черн. кор. черн. длин. кофейн. кор. кофейн. длин.

Из приведенной схемы следует, что черных короткошерстных должно быть $9/16$ (56,25 %).

2. Проанализируем каждый признак отдельно:

Распишем схемы скрещивания:

а) окраска шерсти: $P: Aa \times Aa$ черная черный $F_1: (3/4 A- : 1/4 aa)$ черные кофейные	×	б) длина шерсти: $Bb \times Bb$ короткая короткая $(3/4 B- : 1/4 bb)$ короткая длинная
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	---	--------------------------------------------------------------------------------------------------------------

Как видно из схем скрещивания, черные щенки во втором поколении появляются с частотой $3/4$ (0,75), короткошерстные – также $3/4$ (0,75). Следовательно, частота появления щенков с обоими доминантными признаками – $3/4 \times 3/4 = 9/16$ ($0,75 \times 0,75 = 0,5625$, или 56,25 %).

Ответ. В потомстве F_1 от скрещивания дигетерозиготных по цвету и длине шерсти родителей должно быть $9/16$ (56,25 %) черных короткошерстных щенков.

Задача 2. При скрещивании растений ячменя с двухрядными остистыми колосьями, имеющими черные чешуи, с растениями с четырехрядными безостыми колосьями и белыми чешуями в первом поколении было получено 71 растение с двухрядными безостыми колосьями с черными чешуями. В F_2 произошло следующее расщепление:

- 279 двухрядных безостых с черными чешуями;
- 92 двухрядных безостых с белыми чешуями;
- 99 двухрядных остистых с черными чешуями;
- 97 четырехрядных безостых с черными чешуями;
- 25 двухрядных остистых с белыми чешуями;
- 33 четырехрядных безостых с белыми чешуями;
- 36 четырехрядных остистых с черными чешуями;
- 12 четырехрядных остистых с белыми чешуями.

Как наследуются признаки? Проверьте свою гипотезу с помощью метода χ^2 . Определите генотипы исходных растений и гибридов F_1 .

Решение 1. Проведем анализ по каждому признаку отдельно.

1. Число рядов зерен:

P : двухрядный \times четырехрядный
 F_1 : $\quad \quad \quad$ двухрядный
 F_2 : 495 двухрядных : 178 четырехрядных

H_0 : признак «число рядов зерен» контролируется одним геном, двухрядность полностью доминирует над четырехрядностью, расщепление в F_2 соответствует стандартному 3 : 1.

$$\chi_{\text{факт}(3:1)}^2 = 0,65; df = k - 1 = 1; \chi_{0,05}^2 = 3,84.$$

$$\chi_{\text{факт}}^2 \ll \chi_{\text{теор}}^2 \Rightarrow H_0 \text{ не отвергается.}$$

Обозначим аллели: A – двухрядный, a – четырехрядный колос.

2. Наличие/отсутствие остей:

P : ост. \times б/ост.
 F_1 : $\quad \quad$ б/ост.
 F_2 : 501 б/ост. : 172 ост.

H_0 : признак «наличие/отсутствие остей» контролируется одним геном, безостость полностью доминирует над остистостью, расщепление в F_2 соответствует стандартному 3 : 1.

$$\chi_{\text{факт}(3:1)}^2 = 0,11; df = k - 1 = 1; \chi_{0,05}^2 = 3,84.$$

$$\chi_{\text{факт}}^2 \ll \chi_{\text{теор}}^2 \Rightarrow H_0 \text{ не отвергается.}$$

Обозначим аллели: B – безостые, b – остистые колосья.

3. Окраска чешуи:

P : черная × белая

F_1 : черная

F_2 : 511 черных : 162 белых

H_0 : признак «окраска чешуи» контролируется одним геном, черная окраска полностью доминирует над белой, расщепление в F_2 соответствует стандартному 3 : 1.

$$\chi_{\text{факт}(3:1)}^2 = 1,00; df = k - 1 = 1; \chi_{0,05}^2 = 3,84.$$

$$\chi_{\text{факт}}^2 \ll \chi_{\text{теор}}^2 \Rightarrow H_0 \text{ не отвергается.}$$

Обозначим аллели: C – черные, c – белые чешуи.

Схемы скрещивания:

а) число рядов зерен:	б) остистость:	в) окраска чешуи:
P : $AA \times aa$	$bb \times BB$	$CC \times cc$
двухрядн. четырехрядн.	остист. безост.	черн. бел.
F_1 : Aa	Bb	Cc
двухрядн.	безост.	черн.
F_2 : $3/4 A- : 1/4 aa$	$3/4 B- : 1/4 bb$	$3/4 C- : 1/4 cc$
двухрядн. четырехрядн.	безост. остист.	черн. бел.

Решение 2. Проведем анализ общего расщепления по трем признакам. При независимом наследовании признаков расщепление в F_2 полигибридного скрещивания должно подчиняться формуле $(3 : 1)^n$. В данном случае $n = 3$, следовательно, формула принимает вид: $(3 : 1)^3$.

$$(3 A- : 1 aa)(3 B- : 1 bb)(3 C- : 1 cc) = 27 A-B-C- : 9 A-bbC- : 9 aaB-C- : 9 A-B-cc : 3 aabbC- : 3 A-bbcc : 3 aaB-cc : 1 aabbcc$$

$$H_0: (27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1).$$

$$\chi_{\text{факт}}^2 = 2,69; df = 7; \chi_{0,05}^2 = 14,07.$$

$$\chi_{\text{факт}}^2 \ll \chi_{\text{теор}}^2 \Rightarrow H_0 \text{ не отвергается.}$$

Общая схема скрещивания:

$P: AAbbCC \times aaBBcc$
 двухрядн. остист. черн. четырехрядн. безост. бел.

$F_1: AaBbCc$
 двухрядн. безост. черн.

$F_2: 27 A-B-C-$ (двухрядных безостых с черными чешуями),
 9 $A-B-cc$ (двухрядных безостых с белыми чешуями),
 9 $A-bbC-$ (двухрядных остистых с черными чешуями),
 9 $aaB-C-$ (четырёхрядных безостых с черными чешуями),
 3 $A-bbcc$ (двухрядных остистых с белыми чешуями),
 3 $aaB-cc$ (четырёхрядных безостых с белыми чешуями),
 3 $aabbC-$ (четырёхрядных остистых с черными чешуями),
 1 $aabbcc$ (четырёхрядных остистых с белыми чешуями).

Ответ. Признаки наличия/отсутствия остей, окраски чешуи и числа рядов зерен колоса ячменя контролируются тремя независимо наследующимися неаллельными генами, тип взаимодействия аллелей в каждой аллельной паре – полное доминирование. Генотипы исходных растений $AAbbCC$ и $aaBBcc$, F_1 – $AaBbCc$.

Неполное доминирование по всем парам аллелей

Задача 3. У львиного зева красная окраска цветка не полностью доминирует над белой, узкие листья не полностью доминируют над широкими. Какого расщепления по фенотипу следует ожидать во втором поколении от скрещивания гомозиготных растений – красноцветкового с узкими листьями и белоцветкового с широкими?

Решение.

1. Обозначим аллели генов. Пусть A контролирует развитие красной окраски цветка, a – белой, B – узкие листья, b – широкие.

2. Определим расщепление по каждой паре аллелей отдельно.

Схемы скрещивания:

а) окраска цветка:

$P: AA \times aa$
 красная белая
 $F_1: Aa$
 розовая

б) ширина листа:

$BB \times bb$
 узкий широкий
 Bb
 средний

Расщепление по генотипу в F_2 :

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

$1/4 BB : 1/2 Bb : 1/4 bb$

Расщепление по фенотипу в F_2 :

$1/4$ красн. : $1/2$ роз. : $1/4$ бел.

$1/4$ узк. : $1/2$ средн. : $1/4$ шир.

3. Для того чтобы определить общее расщепление в F_2 по двум признакам, перемножим результаты двух моногибридных скрещиваний.

Общее расщепление по генотипу:

$$(1/4 AA : 1/2 Aa : 1/4 aa) \times (1/4 BB : 1/2 Bb : 1/4 bb) = \\ = 1/16 AABB : 2/16 AABb : 1/16 AAbb : 2/16 AaBB : 4/16 AaBb : \\ : 2/16 Aabb : 1/16 aaBB : 2/16 aaBb : 1/16 aabb.$$

Общее расщепление по фенотипу:

$$(1/4 \text{ красн.} : 1/2 \text{ роз.} : 1/4 \text{ бел.}) \times (1/4 \text{ узк.} : 1/2 \text{ средн.} : 1/4 \text{ шир.}) = \\ = 1/16 \text{ кр. узк.} : 2/16 \text{ кр. средн.} : 1/16 \text{ кр. шир.} : 2/16 \text{ роз. узк.} : 4/16 \text{ роз. средн.} : \\ : 2/16 \text{ роз. шир.} : 1/16 \text{ бел. узк.} : 2/16 \text{ бел. средн.} : 1/16 \text{ бел. шир.}$$

Общая схема скрещивания:

$$P: AABB \quad \times \quad aabb \\ \text{красн. узк.} \quad \text{бел. шир.} \\ F_1: AaBb \\ \text{роз.} \quad \text{средн.}$$

Расщепления в F_2 по генотипу и фенотипу совпадают:

$$1/16 AABB : 2/16 AABb : 1/16 AAbb : 2/16 AaBB : 4/16 AaBb : 2/16 Aabb : \\ \text{красн. узк.} \quad \text{кр. средн.} \quad \text{красн. шир.} \quad \text{роз. узк.} \quad \text{роз. средн.} \quad \text{роз. шир.} \\ 1/16 aaBB : 2/16 aaBb : 1/16 aabb \\ \text{бел. узк.} \quad \text{бел. средн.} \quad \text{бел. шир.} \\ (1 : 2 : 1 : 2 : 4 : 2 : 1 : 2 : 1)$$

Ответ. Расщепление в F_2 по фенотипу: 1/16 растений с красными узкими листьями; 2/16 с красными средней ширины; 1/16 с красными широкими; 2/16 растений с розовыми узкими листьями; 4/16 с розовыми средней ширины; 2/16 с розовыми широкими; 1/16 растений с белыми узкими листьями; 2/16 с белыми средней ширины; 1/16 с белыми широкими.

Кодоминирование по всем парам аллелей

Задача 4. Группы крови системы MN контролируются кодоминантными аллелями гена L . Генотип $L^M L^M$ соответствует группе крови M ; $L^N L^N$ – группе крови N ; $L^M L^N$ – MN . Группы крови системы ABO контролируются аллелями гена I (тип взаимодействия аллелей – полное доминирование и кодоминирование). У людей с группой крови A ($I^A -$) возможны два варианта генотипов – $I^A I^A$ и $I^A i^0$, у людей с группой B ($I^B -$) также возможны два варианта генотипов – $I^B I^B$ и $I^B i^0$, группа крови AB соответствует генотипу $I^A I^B$, группа крови 0 – $i^0 i^0$. Определите фенотип и генотип матери ребенка с группами крови N и B , если известно, что у его отца группы крови M и 0 .

Решение. Проанализируем каждый признак отдельно.

1. Генотип отца – $L^M L^M$, ребенка – $L^N L^N$ (по условию). Поскольку аллель L^M ребенок мог унаследовать только от отца, то аллель L^N он получил от матери, ее генотип $L^N L^N$.

Схема скрещивания:

$$\begin{array}{l} P: L^N L^N \quad \times \quad L^M L^M \\ F_1: \quad \quad L^M L^N \end{array}$$

2. Генотип отца $i^0 i^0$, фенотип ребенка I^B – (по условию). От отца ребенок мог получить только аллель i^0 , значит, его генотип $I^B i^0$. От матери он получил аллель I^B , следовательно, у нее возможны два варианта генотипа – $I^B i^0$ или $I^B I^B$ (I^B –).

Схема скрещивания:

$$\begin{array}{l} P: I^B \text{--} \quad \times \quad i^0 i^0 \\ F_1: \quad \quad I^B i^0 \end{array}$$

3. Составим общую схему скрещивания для двух признаков:

$$\begin{array}{l} P_1: L^N L^N I^B \text{--} \times \quad L^M L^M i^0 i^0 \\ F_1: \quad \quad L^M L^N I^B i^0 \end{array}$$

Ответ. Мать ребенка имеет группы крови N и B ($L^N L^N I^B$ –), у нее возможны два варианта генотипа – $L^N L^N I^B i^0$ или $L^N L^N I^B I^B$.

Полное доминирование по одной паре аллелей и кодоминирование по второй паре аллелей

Задача 5. Женщина с группой крови B , не способная различать вкус фенилтиокарбамида (ФТК), имеет троих детей: с группой крови O , различает вкус ФТК; с группой крови B , различает вкус ФТК; с группой крови AB , не способен различать вкус ФТК. Неспособность различать вкус ФТК – рецессивный признак. Определите генотипы матери, отца и детей.

Решение. Проведем анализ по каждому признаку отдельно.

1. Группы крови (система ABO) контролируются аллелями одного гена: O – $i^0 i^0$; A – $I^A I^A$, $I^A i^0$; B – $I^B I^B$, $I^B i^0$; AB – $I^A I^B$. Из условия следует, что женщина имеет генотип I^B –, первый ребенок $i^0 i^0$, второй – I^B –, третий $I^A I^B$. Аллель I^A третий ребенок мог получить только от отца (его генотип: I^A –). Появление ребенка $i^0 i^0$ свидетельствует о гетерозиготности обоих родителей, следовательно, генотип матери $I^B i^0$, отца – $I^A i^0$. Кроме того, второй ребенок (группа крови B) гетерозиготен по гену I^B , так как от отца он мог получить только аллель i^0 .

Схема скрещивания:

$$P: I^B i^0 \times I^A i^0$$

$$F_1: i^0 i^0, I^B i^0, I^A I^B$$

2. Обозначим аллели гена, контролирующего второй признак: C – способность различать вкус ФТК; c – неспособность.

Из условия следует, что женщина имеет генотип cc , первый ребенок – $C-$, второй – $C-$, третий – cc . Аллель C дети могли унаследовать только от отца, значит, его генотип $C-$. Поскольку третий ребенок не был способен различать вкус ФТК, т. е. имел генотип cc , один аллель c он унаследовал от отца, второй – от матери, поэтому генотип отца – Cc . В свою очередь, так как мать имела генотип cc , первый и второй ребенок (ФТК⁺) могли получить от нее только аллель c , их генотип Cc .

Схема скрещивания:

$$P: cc \times Cc$$

$$F_1: Cc, Cc, cc$$

3. Составим общую (по двум признакам) схему скрещивания:

$$P: I^B i^0 cc \times I^A i^0 Cc$$

$$F_1: i^0 i^0 Cc, I^B i^0 Cc, I^A I^B cc$$

Ответ. Генотип матери – $I^B i^0 cc$, генотип отца – $I^A i^0 Cc$, генотип первого ребенка – $i^0 i^0 Cc$, генотип второго ребенка – $I^B i^0 Cc$, генотип третьего ребенка – $I^A I^B cc$.

Задача 6. Молодая семья ждет ребенка. Генотип жены – $I^B i^0 cc$, генотип мужа – $I^A i^0 Cc$. Какова вероятность того, что по анализируемым признакам он будет полностью похож на папу?

Решение. Проведем анализ по каждому признаку отдельно.

$$P: I^B i^0 cc \times I^A i^0 Cc$$

$$F_1: (1/4 I^A I^B : 1/4 I^B i^0 : 1/4 I^A i^0 : 1/4 i^0 i^0)(1/2 Cc : 1/2 cc)$$

Вероятность появления ребенка с генотипом $I^A i^0 Cc$ – $1/4 \times 1/2 = 1/8$.

Ответ. Вероятность того, что ребенок будет иметь такой же генотип, что и его отец, – $1/8$.

ЗАДАЧИ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОГО РЕШЕНИЯ

1. Скрещиваемые растения гомозиготны, но отличаются друг от друга по трем независимо наследующимся признакам. Из них один признак материнского растения доминантен и два рецессивны. Полученные гибриды размножаются путем самоопыления. Какая доля F_2 окажется

фенотипически подобна «бабушке»? Какая – «дедушке»? Тип взаимодействия аллелей по всем трем генам – полное доминирование.

2. Растение, гетерозиготное по четырем независимо наследуемым генам ($AaBbCcDd$), самоопыляется. С какой вероятностью в первом поколении появятся растения с генотипами: $aabbccdd$, $aaBBccDD$, $aabbCcDd$?

3. Растение имеет генотип $AabbCcDdEE$.

а) Сколько разных типов гамет образует это растение?

б) Сколько разных фенотипов может быть получено в потомстве этого растения, если предположить неполное доминирование по всем парам аллелей?

в) Сколько разных фенотипов может быть получено в потомстве этого растения при условии полного доминирования по всем парам аллелей?

г) Какого расщепления по фенотипу можно ожидать в потомстве этого растения при самоопылении при условии полного доминирования по всем парам аллелей?

4. Ниже приведены результаты скрещивания растений *Pisum sativum*, различающихся по окраске незрелых и форме зрелых бобов. Определите характер наследования признаков и наиболее вероятные генотипы растений в каждом из приведенных скрещиваний.

Фенотипы родительских растений	Расщепление в потомстве F_1			
	Зеленые выпуклые	Зеленые с перетяжкой	Желтые выпуклые	Желтые с перетяжкой
Зеленые выпуклые × зеленые с перетяжкой	63	58	18	20
Зеленые выпуклые × желтые с перетяжкой	27	23	28	22
Зеленые выпуклые × желтые выпуклые	94	34		
Зеленые выпуклые × желтые с перетяжкой	117			

5. При скрещивании растений львиного зева с розовыми зигоморфными цветками между собой было получено следующее расщепление: с красными зигоморфными – 39, с розовыми зигоморфными – 94, с желтыми зигоморфными – 45, с красными пилорическими – 15, с розовыми пилорическими – 28, с желтыми пилорическими – 13. Объясните полученное расщепление, проверьте вашу гипотезу с помощью метода χ^2 . Определите генотипы родителей.

6. У морских свинок черная окраска доминирует над альбиносной, грубошерстность доминантна по отношению к гладкошерстности. Какого потомства следует ожидать от скрещивания гомозиготной черной грубошерстной самки и гладкошерстного самца-альбиноса в F_1 и F_2 ? А от скрещивания морских свинок из F_1 с гладкошерстным родителем-альбиносом?

7. Два черных кролика с короткой шерстью при скрещивании между собой дали двух кроликов: черного с короткой шерстью и белого длинношерстного. Какие признаки рецессивные, какие – доминантные? Как это проверить? Определите генотипы родителей и потомков.

8. От скрещивания черной курицы без гребня с красным петухом, имеющим гребень, все потомки первого поколения имели гребень и черное оперение. Какие признаки рецессивные, какие – доминантные? Какого расщепления по фенотипу следует ожидать среди 148 потомков второго поколения, если гены, контролирующие эти признаки, наследуются независимо?

9. Скрещивали крыс дикого типа (агути, непятнистых, темноглазых) с черными, пятнистыми, красноглазыми. В F_1 все крысы были дикого типа. Их скрещивали с черными, пятнистыми, красноглазыми. Получили следующее потомство (если признак не обозначен, это означает, что он относится к дикому типу): дикого типа – 38, черных – 36, пятнистых – 29, красноглазых черных – 33, пятнистых черных – 39, красноглазых – 34, пятнистых красноглазых – 32, пятнистых красноглазых черных – 35. Объясните полученные результаты. В каком соотношении будут представлены эти фенотипы в потомстве от скрещивания особей первого поколения между собой?

10. Кареглазые близорукие родители имеют трех сыновей: кареглазого с нормальным зрением, кареглазого близорукого и голубоглазого с нормальным зрением. Определите генотипы родителей и детей.

11. У человека антигены системы групп крови ABO находятся не только на поверхности эритроцитов. У одних людей (секреторы) водорастворимые формы этих антигенов выделяются со слюной, а у других (несекреторы) – нет. Наличие антигенов A и B в слюне определяется доминантным аллелем гена Se , отсутствие – рецессивным аллелем этого гена. Какова вероятность рождения ребенка с генотипом $I^A I^B sese$ у родителей $I^A I^A Sese$ и $I^B I^B Sese$?

12. Можно ли исключить отцовство, если мать имеет группы крови O и MN , предполагаемый отец – AB и N , а дети – $O, M; A, M; O, MN$?

13. Два растения арбуза с длинными зелеными плодами (№ 1 и № 2) скрестили с растениями, имеющими круглые полосатые плоды (№ 3 и № 4). Эти скрещивания дали следующие результаты:

- 1) № 1 × № 3 – в F_1 все растения с круглыми зелеными плодами;
- 2) № 2 × № 4 – в F_1 20 растений с круглыми зелеными, 18 – с круглыми полосатыми, 22 – с длинными зелеными и 25 – с длинными полосатыми плодами.

Как наследуются форма и окраска плодов у арбуза? Определите генотипы исходных растений. Что получится, если скрестить растения № 1 и № 4, растения № 2 и № 3?

14. При скрещивании двух дрозофил с закрученными вверх крыльями и укороченными щетинками получено $4/9$ мух с закрученными вверх крыльями и укороченными щетинками, $2/9$ – с закрученными вверх крыльями и нормальными щетинками, $2/9$ с нормальными крыльями и укороченными щетинками и $1/9$ с нормальными крыльями и нормальными щетинками. Как наследуются признаки формы крыльев и длины щетинок у дрозофилы? Каковы генотипы родителей и потомков? Каких результатов можно ожидать от скрещивания мух дикого типа (с нормальными крыльями и нормальными щетинками) с дрозофилами, имеющими закрученные вверх крылья и укороченные щетинки?

15. У флокса белая окраска цветков контролируется аллелем W , кремовая – аллелем w . Блюдцеобразная форма цветков обусловлена доминантным геном S , воронкообразная форма – его рецессивным аллелем s . Растение флокса с белыми блюдцеобразными цветками скрещивали с растением с кремовыми воронкообразными цветками. Из 76 потомков 37 имели белые блюдцеобразные цветки, 39 – кремовые блюдцеобразные цветки. Укажите генотипы родителей.

16. Имеются три линии дрозофилы: *black* (b) – черное тело, *brown* (bw) – коричневые глаза, *spineless* – отсутствие щетинок. Выведите линию, маркированную этими тремя мутациями (b , bw , sp), если известно, что все три гена наследуются независимо.

17. У дрозофилы рецессивный аллель гена *vestigial* (vg) обуславливает развитие коротких рудиментарных крыльев, доминантный аллель этого гена vg^+ – формирование нормальных крыльев. Рецессивный аллель гена *scarlet* (st) определяет алую окраску глаз, соответствующий доминантный аллель (st^+) – нормальную темно-красную окраску. Ген *vestigial* находится в хромосоме II, а ген *scarlet* в хромосоме III дрозофилы. Во втором поколении от скрещивания самки дрозофилы из линии *scarlet* с самцом из линии *vestigial* получено 552 мухи. Определите число мух в каждом фенотипическом классе. Сколько мух будут иметь те же генотипы, что и родительские мухи?

18. У дурмана пурпурная окраска цветков доминирует над белой, колючие семенные коробочки – над гладкими. Во втором поколении от скрещивания гомозиготных диплоидных растений дурмана с пурпурной окраской цветка и колючими коробочками и белой окраской цветка с гладкими коробочками получено 186 растений. Определите число растений в каждом фенотипическом классе в F_2 . Сколько растений второго поколения будут гомозиготны по признакам «красная окраска цветка» и «гладкие коробочки»?

19. У комара *Culex* доминантный ген *Kuf* (укорочение крыла имаго) расположен в третьей группе сцепления, а рецессивный ген рубиновых глаз *ru* лежит во второй группе сцепления. Скрещивали комаров с короткими крыльями с самками, имеющими рубиновые глаза. С какой вероятностью во втором поколении от этого скрещивания появятся особи с рубиновыми глазами и укороченными крыльями? Сколько процентов этих особей будут гомозиготны по обоим признакам?

20. Нормальный рост у овса доминирует над гигантизмом, а раннеспелость – над позднеспелостью. Признаки наследуются независимо. Как получить линию раннеспелых гигантов, если в нашем распоряжении два сорта овса – раннеспелый с нормальным ростом и позднеспелый гигант?

21. При самоопылении высокорослых растений томатов с рассеченными листьями получено расщепление в следующем соотношении: 924 высокорослых с рассеченными листьями, 317 высокорослых с цельнокрайними листьями, 298 низкорослых с рассеченными листьями, 108 низкорослых с цельнокрайними листьями. Как наследуются признаки? Для проверки своей гипотезы используйте метод χ^2 . Определите генотипы родительских и гибридных растений. При скрещивании одного из исходных родительских растений с растением с низким ростом и цельнокрайними листьями получено 48 семян. Какие растения и в каком соотношении могут быть получены из этих семян?

22. Пятнистый кот с загнутыми ушами спаривался с одноцветной кошкой со стоячими ушами. У кошки родилось четыре котенка: три с белыми пятнами и один одноцветный, все с загнутыми ушами. Во втором поколении этого скрещивания при спаривании двух пятнистых кошек с загнутыми ушами обнаружилось четыре фенотипа: с белыми пятнами и загнутыми ушами, с белыми пятнами и стоячими ушами, одноцветные с загнутыми ушами, одноцветные со стоячими ушами. Определите генотипы всех особей, участвовавших в скрещивании, если известно, что белые пятна на теле кошки возникают при наличии доминантного гена *S*, а загнутые уши – доминантного гена *Fd*.

23. От скрещивания серого гладкошерстного кота с черной ангорской кошкой родилось четыре котенка, все серые гладкошерстные. Какие

признаки рецессивные? С какой вероятностью и в каком поколении можно ожидать появления серой длинношерстной кошечки, если: а) кот был гомозиготен по окраске и длине шерсти; б) гетерозиготен по обоим признакам?

24. Крупный рогатый скот типа африкандер обычно имеет красную масть и рога, но в юго-западной Африке популярна желтая масть. На одной ферме от родителей типа африкандер был получен желтый комолый бык. От скрещивания этого быка с красными рогатыми коровами было получено: 7 желтых комолых, 6 желтых рогатых, 7 красных комолых, 7 красных рогатых телят. Что можно сказать о наследовании желтой и красной масти и комолости у этой породы?

25. У кур оперенность ног детерминирует аллель F , отсутствие оперения на ногах – аллель f , гороховидную форму гребня определяет аллель P , простую – p . Скрещивали петуха с оперенными ногами и гороховидным гребнем с голоногой курицей, имеющей гороховидный гребень. В первом поколении все цыплята имели оперенные ноги, причем приблизительно $3/4$ полученных птиц были с гороховидным гребнем, а $1/4$ – с простым. Каковы генотипы родителей? Какое потомство дала курица-мать при скрещивании ее с одним из потомков, имеющим оперенные ноги и простой гребень?

26. В первом поколении от скрещивания растения тыквы с белыми дисковидными плодами с растением с белыми шаровидными плодами получено 38 растений с белыми дисковидными, 36 – с белыми шаровидными, 13 – с желтыми дисковидными и 12 – с желтыми шаровидными плодами. Как наследуются признаки? Для проверки своей гипотезы используйте метод χ^2 . Определите генотипы родительских и гибридных растений, если известно, что дисковидная форма плода доминирует над шаровидной.

27. При скрещивании кур с белоснежным пухом и гороховидным гребнем с чистопородным петухом, имеющим кремовый пух и простой гребень, получено 123 особи с кремовым пухом и гороховидным гребнем, 94 – с кремовым пухом и простым гребнем, 106 – с белоснежным пухом и гороховидным гребнем и 117 – с белоснежным пухом и простым гребнем. Чтобы выяснить, соответствуют ли эти данные ожидаемым, используйте метод χ^2 .

28. У кур черный цвет оперения обусловлен доминантным геном E , красный – его рецессивным аллелем e . Наличие гребня обусловлено доминантным геном C , отсутствие гребня – его рецессивным аллелем c . Красный петух, имеющий гребень, скрещивается с черными курами без гребня. Половина многочисленного потомства от этого скрещивания

имеет черное оперение и гребень, а половина – красное оперение и гребень. Каковы наиболее вероятные генотипы родителей?

29. Скрещивались две линии тутового шелкопряда, отличающиеся следующими признаками: одна из них дает одноцветных гусениц, плетущих желтые коконы, а другая – полосатых гусениц, плетущих белые коконы. В первом поколении все гусеницы – полосатые и плетут желтые коконы. Во втором поколении наблюдалось следующее расщепление: 6385 полосатых гусениц, плетущих желтые коконы, 2147 – полосатых с белыми коконами, 2099 – одноцветных с желтыми коконами и 691 – одноцветных с белыми коконами. Определите генотипы исходных форм, а также потомков первого и второго поколений.

30. Бурый кобель породы коккер-спаниель скрещивался с черно-белой самкой, давшей пять щенков: одного черного, одного бурого, двух буро-белых и одного черно-белого. Укажите генотипы родителей, если известно, что у охотничьих собак черный цвет обуславливается доминантным геном *B*, бурый – его рецессивным аллелем *b*, сплошная окраска зависит от доминантного гена *S*, белые пятна – от его рецессивного аллеля *s*.

31. На Центральной станции по генетике сельскохозяйственных животных А. С. Серебровский провел следующее скрещивание кур:

<i>P</i> : павловский петух (лохмоногий, черный)	×	орловские куры (голоногие, рыжие)
<i>F</i> ₁ :		34 голоногих черных цыпленка
<i>F</i> ₂ :		118 голоногих черных цыплят
		47 голоногих рыжих цыплят
		49 лохмоногих черных цыплят
		15 лохмоногих рыжих цыплят

Объясните результаты скрещиваний. Определите генотипы родителей. Проверьте ваше предположение с помощью метода χ^2 . Что получится, если особей первого поколения скрестить с родителями?

32. Селекционер скрещивал андалузских кур, имеющих голубую окраску оперения и розовидный гребень, с петухом такого же фенотипа. В первом поколении было получено 3/8 голубых цыплят с розовидным гребнем, 3/16 черных с розовидным гребнем, 3/16 белых с розовидным гребнем, 1/16 черных с простым гребнем, 1/16 белых с простым гребнем, 1/8 голубых с простым гребнем. Как наследуются гены? Определите генотипы исходных кур и петуха.

33. От скрещивания бронзовых с нормальным оперением индеек с такими же по фенотипу индюками получено 15 индюшат: 8 бронзовых с нормальным оперением, 3 бронзовых с волосистым оперением, 2 крас-

ных с волосистым оперением и 2 красных с нормальным оперением. Определите генотипы родителей и потомков. Можно ли проверить соответствие этих данных ожидаемым с помощью метода χ^2 ?

34. Диплоидный гибрид от скрещивания ауксотрофного по лизину мутанта пекарских дрожжей с ауксотрофным по аденину был прототрофным, т. е. способным синтезировать обе аминокислоты. Опишите результаты тетрадного анализа этого гибрида.

35. Две клетки эвгланы (эвгланы гаплоидны) сливаются в одну диплоидную спору. Одна клетка имеет глазок-стигму и желтый хроматофор, другая не имеет стигмы, а хроматофор у нее зеленый. Какого потомства следует ожидать при прорастании этой споры?

36. У коров породы Декстер комолость доминирует над рогатостью, а ген D в гетерозиготном состоянии вызывает укороченность головы, ног и улучшает мясные качества породы, что и отличает животных породы Декстер от других пород крупного рогатого скота. Но в гомозиготном состоянии ген D летален. Ген D доминантен по отношению к d , обуславливающему нормальное развитие тела животного. Комолые коровы породы Декстер скрещивались с рогатым быком той же породы, в результате получено 54 живых теленка. Сколько из них, по вашему мнению, должно быть рогатых декстеров, если коровы гетерозиготны по гену комолости?

37. У человека доминантный ген D определяет наличие на поверхности эритроцитов антигена резус-фактора (фенотип Rh^+), его рецессивный аллель обуславливает отсутствие этого антигена (фенотип Rh^-). Генотип жены – $DdI^B I^B$, мужа – $DdI^A i^0$. Какова вероятность рождения резус-положительного ребенка с IV группой крови у этой супружеской пары?

38. У отца с группами крови M и 0 имеется ребенок с группами крови M и A . Какой генотип может быть у матери ребенка?

39. Для всех шести указанных в таблице случаев определите:

1) фенотипы мужчин, которые в каждом из этих случаев могли бы быть отцами ребенка;

2) фенотипы мужчин, которые не могли бы быть отцами в каждом из случаев.

	1	2	3	4	5	6
Мать	$0, M$	$0, N$	$0, MN$	AB, M	A, N	B, M
Отец	$0, M$	A, M	$0, M$	AB, M	AB, M	$0, MN$

40. Женщина с группами крови A и N подает в суд иск по поводу установления отцовства. Ребенок имеет группы крови 0 и N . Предполагаемый отец ребенка – фенотип B, M . Может ли этот мужчина быть отцом этого ребенка?

41. Полидактилия (шестипалость), близорукость и отсутствие малых коренных зубов передаются как доминантные аутосомные признаки. Какова вероятность рождения детей без аномалий в семье, где оба родителя страдают всеми тремя недостатками, но гетерозиготны по всем трем генам?

42. Голубоглазый близорукий мужчина, мать которого имела нормальное зрение, женился на кареглазой женщине с нормальным зрением. Первый ребенок от этого брака кареглазый и близорукий, второй – голубоглазый, близорукий. Определите генотипы родителей. Возможно ли появление в этой семье голубоглазых детей с нормальным зрением?

Тема 3. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ

Проявление любого признака организма контролируется многими неаллельными генами, которые взаимодействуют между собой. Выделяют три типа взаимодействия генов: **комплементарность**, **эпистаз** и **полимерию**. Все эти типы наследования выявляются в скрещиваниях, в которых исходные родительские формы отличаются лишь по одному признаку. Однако в дальнейшем, в поколении F_2 , появляются расщепления по фенотипу, характерные для ди-, три- и, в общем случае, полигибридного скрещивания, которые, согласно третьему закону Менделя, подчиняются формуле независимого наследования $(3 : 1)^n$, где n – число генов, по которым идет расщепление.

Комплементарность – это такое взаимодействие двух и более неаллельных генов, при котором они, дополняя действие друг друга, определяют появление нового признака, который в случае комплементарного взаимодействия генов именуют новообразованием.

Известно множество примеров наследования признаков по типу комплементарности. По такому типу наследуется окраска кожи у кукурузной змеи. У этих рептилий с диким фенотипом на коже имеется характерный рисунок, образованный чередованием участков с оранжевой и черной пигментацией. За образование оранжевого пигмента отвечает ген O , черного – ген B . При дефекте первого гена (генотип $ooB-$) кожа приобретает черный цвет, при дефекте второго гена (генотип $O-bb$) – оранжевый. Если дефектны оба гена (генотип $oobb$), змея будет альбиносом. При скрещивании гомозиготных оранжевых змей с гомозиготными черными гибриды F_1 будут иметь дикий фенотип, а во втором поколении будет наблюдаться расщепление $9 : 3 : 3 : 1$ (9/16 змей с диким фенотипом, 3/16 – с оранжевой окраской кожи, 3/16 – с черной и 1/16 – с белой).

$P:$ ♀ $OObb$ × ♂ $ooBB$
 оранжевая кожа черная кожа
 $F_1:$ $OoBb$
 дикая окраска
 $F_2:$ 9/16 $O-B-$ (дикая окраска)
 3/16 $O-bb$ (оранжевая окраска)
 3/16 $ooB-$ (черная окраска)
 1/16 $oobb$ (альбинос)

В приведенном выше примере доминантные аллели имеют самостоятельное фенотипическое проявление. Однако возможны ситуации, когда ни доминантные, ни рецессивные аллели не имеют самостоятельного фенотипического проявления. Тогда в F_2 происходит видоизменение расщепления – появляются только два фенотипических класса в соотношении 9 : 7. Например, у тутового шелкопряда *Bombyx mori* окраска кокона определяется наличием в генотипе двух доминантных аллелей A и B , во всех же других случаях коконы будут белыми, так как эти доминантные аллели не имеют самостоятельного проявления. В результате скрещивания двух белококонных пород могут получиться желтококонные гибриды.

$P:$ ♀ $AAbb$ × ♂ $aaBB$
 белые коконы белые коконы
 $F_1:$ $AaBb$
 желтые коконы
 $F_2:$ 9/16 с желтыми коконами (генотипы $A-B-$)
 7/16 с белыми коконами (генотипы $A-bb$, $aaB-$ и $aabb$)

Известны случаи, когда и доминантные, и рецессивные аллели обладают самостоятельным фенотипическим проявлением, тогда расщепление в F_2 наблюдается иное – 9 : 3 : 4. Например, у льна *Linum usitatissimum* аллель A определяет окрашенный венчик, a – неокрашенный (белый), B – голубой, b – розовый. Тогда

$P:$ ♀ $AAbb$ × ♂ $aaBB$
 розовый венчик белый венчик
 $F_1:$ $AaBb$
 голубой венчик
 $F_2:$ 9/16 с голубым венчиком (генотипы $A-B-$)
 3/16 с розовым венчиком (генотипы $A-bb$)
 4/16 с белым венчиком (генотипы $aaB-$ и $aabb$)

При другом типе взаимодействия – **эпистазе** – подавляется действие одного гена другим, ему не аллеломорфным. Ген-подавитель в этом случае называется эпистатическим геном, геном-ингибитором или ге-

ном-супрессором. Тот же ген, проявление которого подавляется эпистатическим, называется гипостатическим геном.

Известны две формы эпистаза: доминантный и рецессивный. Пример доминантного эпистаза: наследование окраски венчика цветка у наперстянки пурпурной *Digitalis purpurea*. У этого растения окраска цветка контролируется, по меньшей мере, двумя независимо наследуемыми генами. Один из них, ген *D*, отвечает за синтез большого количества антоциана, тем самым детерминируя темно-красный цвет венчика. Его рецессивный аллель *d* отвечает за синтез небольшого количества пигмента, благодаря чему венчик приобретает светло-красную окраску. И доминантный, и рецессивный аллели этого гена находятся под контролем второго гена – гена-супрессора *W*, блокирующего отложение пигмента во всем венчике. Рецессивный же аллель *w* этого же гена не влияет на отложение пигмента в цветке. Если скрестить гомозиготный экземпляр наперстянки с темно-красными цветками с гомозиготным растением, имеющим белые цветки, то все особи первого поколения будут белыми из-за эпистатического действия гена *W* на ген *D*. Во втором поколении будет наблюдаться расщепление 12 : 3 : 1. На 12 растений с белым венчиком цветка придется три растения с темно-красными цветками, и одно растение – со светло-красными цветками.

$$\begin{array}{l}
 P: \quad \quad \quad \text{♀ } DDww \quad \quad \quad \times \quad \quad \quad \text{♂ } ddWW \\
 \quad \quad \quad \text{темно-красный венчик} \quad \quad \quad \text{белый венчик} \\
 F_1: \quad \quad \quad \quad \quad \quad \quad DdWw \\
 \quad \quad \quad \quad \quad \quad \quad \text{белый венчик} \\
 F_2: \quad 12/16 \text{ с белым венчиком (генотипы } D-W- \text{ и } ddW-) \\
 \quad \quad \quad 3/16 \text{ с темно-красным венчиком (генотипы } D-ww) \\
 \quad \quad \quad 1/16 \text{ со светло-красным венчиком (генотип } ddww)
 \end{array}$$

Если рецессивный аллель гипостатического гена не имеет собственного фенотипического проявления, то в случае доминантного эпистаза в F_2 наблюдается расщепление не 12 : 3 : 1, а 13 : 3 (например, при наследовании окраски зерен у кукурузы, окраски венчика цветка у львиного зева и т. д.).

Наследование окраски шерсти у собак породы лабрадор – пример рецессивного эпистаза. У этой породы три окраски шерсти: черная, коричневая (шоколадная) и золотистая. Исследования показали, что черная окраска шерсти у лабрадоров детерминируется геном *B*, коричневая – его рецессивным аллелем *b*. Кроме того, был обнаружен второй ген, влияющий на отложение пигмента в волосе. Его доминантный аллель *E* позволяет пигменту откладываться по всей длине волоса, в связи с чем, цвет шерсти будет определяться состоянием первого гена. Рецессивный же

аллель *e* этого гена, находясь в гомозиготном состоянии, полностью блокирует отложение пигмента, благодаря чему шерсть приобретает золотистый цвет независимо от генотипа собаки по первому гену. Именно поэтому при скрещивании гомозиготных черных лабрадоров с гомозиготными золотистыми в первом поколении все собаки будут черными, а во втором поколении будет наблюдаться расщепление 9 : 3 : 4; 9/16 собак с черной шерстью (генотипы *B-E-*), 3/16 – с коричневой (генотипы *bbE-*) и 4/16 – с золотистой (генотипы *B-ee* и *bbee*).

$$\begin{array}{l}
 P: \quad \text{♀ } BBEE \quad \times \quad \text{♂ } bbee \\
 \quad \text{черная окраска} \quad \text{золотистая окраска} \\
 F_1: \quad \quad \quad BbEe \\
 \quad \quad \quad \text{черная окраска} \\
 F_2: \quad 9/16 \text{ собак с черной шерстью (генотипы } B-E-) \\
 \quad \quad 3/16 \text{ с коричневой (генотипы } bbE-) \\
 \quad \quad 4/16 \text{ с золотистой (генотипы } B-ee \text{ и } bbee)
 \end{array}$$

Полимерия – явление, при котором развитие того или иного признака обусловлено взаимодействием двух или более доминантных неаллельных генов, сходно воздействующих на развитие этого признака. Такие гены называются полимерными. **Полимерные гены** – гены, которые однозначно влияют на один и тот же признак. Их принято обозначать одной латинской буквой с указанием индекса для разных членов: A_1, A_2, A_3 и т. д.

Явление полимерии открыто шведским генетиком Г. Нильсоном-Эле в 1908 г. при изучении наследования признака окраски зерна у пшеницы. Им обнаружены разные результаты расщепления в F_2 при скрещивании краснозерных с белозерными растениями – 3 : 1, 15 : 1 и 63 : 1, т. е. по типу моно-, ди- и тригибридного скрещивания. При этом было отмечено, что краснозерные растения во втором поколении отличались интенсивностью окраски. Эти закономерности были результатом взаимодействия одного, двух или трех полимерных, однозначно действующих доминантных генов, а их число обеспечивало интенсивность красной окраски. Белое зерно обеспечивается наличием только рецессивных аллелей.

Полимерия бывает кумулятивной и некумулятивной. Кумулятивная полимерия – такой тип взаимодействия между двумя, тремя и т. д. числом генов с однозначным действием, когда степень выраженности признака зависит от числа доминант. Чем больше доминантных аллелей, тем сильнее выражен признак.

При кумулятивной полимерии действие доминантных полимерных генов суммируется, сами гены называют полигенами. В случае кумулятивной полимерии во втором поколении не выделяются расщеплением резко отличающиеся друг от друга качественно различные классы, а на-

блюдаются постепенные переходы в выражении признака, степень которого зависит от числа доминантных и рецессивных генов. По этому типу наследуются количественные (мерные) признаки и некоторые качественные признаки, у которых имеются разные фенотипические проявления. Для наследования количественных признаков по типу кумулятивной полимерии необходимы следующие условия.

1. Непрерывный характер изменчивости обусловлен:

а) генотипом (чем больше доминантных аллелей, тем сильнее выражен признак). Например, признаки, детерминируемые двумя генами вариации, можно выразить следующим образом: $4A$, $3A$, $2A$, $1A$, $0A$ (степень выраженности признака можно описать генетическим значением, которое показывает число доминант в генотипе);

б) факторами внешней среды, обуславливающими вариацию признака у особей одного генотипа. Например, у растений, в генотипе которых содержится четыре доминантных аллеля (генетическое значение $4A$), признак может варьировать в зависимости от таких факторов, как влажность, освещенность, температура и т. д.

Непрерывный характер наследования соответствует нормальному распределению (биномиальной кривой).

2. Для менделеевской схемы наследования у гибридов первого поколения степень выраженности признака соответствует среднему арифметическому значению между двумя родительскими формами. Гибриды второго поколения расщепляются и это расщепление соответствует числу доминант (для двух генов от $4A$ до $0A$).

Поскольку вариация признака подчиняется биному Ньютона, частоты генетических значений (т. е. с какой частотой встречаются особи, содержащие разное число доминант в генотипе) можно рассчитать, используя треугольник Паскаля.

$2A$			$1A$			$0A$			
	1	2	1						
	1	3	3	1					
	1	4	6	4	1				
$4A$			$3A$			$2A$			
	1	5	10	10	5	1			
	1	6	15	20	15	6	1		
$6A$		$5A$		$4A$		$3A$		$2A$	
	1	7	21	35	35	21	7	1	
	1	8	28	56	70	56	28	8	
$8A$		$7A$		$6A$		$5A$		$4A$	
$3A$		$2A$		$1A$		$0A$			

→ признак определяется одним геном (расщепление $1 : 2 : 1$)

→ признак определяется двумя генами (расщепление $1 : 4 : 6 : 4 : 1$)

→ признак определяется тремя генами (расщепление $1 : 6 : 15 : 20 : 15 : 6 : 1$)

→ признак определяется четырьмя генами (расщепление $1 : 8 : 28 : 56 : 70 : 56 : 28 : 8 : 1$)

Треугольник Паскаля можно построить, используя следующие приемы. Каждый цифровой ряд треугольника представляет собой результаты попарного сложения значений предыдущего ряда, при этом каждый ряд начинается и заканчивается значением единицы. Нечетные ряды показывают частоты генетических значений. Первый ряд начинается со значений 1 : 2 : 1, соответствующих частотам (1/4 : 2/4 : 1/4) для расщепления по одному гену ($2A : 1A : 0A$) в моногибридном скрещивании.

При некумулятивной полимерии каждый доминантный ген в отдельности оказывает такое же действие, как и сумма нескольких доминантных полимерных генов. В этом случае характер проявления признаков не меняется в зависимости от числа доминантных генов в генотипе и достаточно одного доминантного аллеля для проявления признака. Например, у кур оперенность ног определяется доминантными аллелями разных генов: A_1 и A_2 . В этом случае оперенные фенотипы имеют в случае гомозиготы генотип $A_1A_1A_2A_2$, а неоперенные – $a_1a_1a_2a_2$. При их скрещивании ($\text{♀}A_1A_1A_2A_2 \times \text{♂}a_1a_1a_2a_2$) в первом поколении все особи будут дигетерозиготные и по фенотипу с оперенными ногами (генотип $A_1a_1A_2a_2$), во втором поколении от скрещивания таких кур будет расщепление:

9/16	A_1A_2-	}	все особи оперенные
3/16	$A_1a_1a_2$		независимо от числа
3/16	$a_1a_1A_2-$		доминантных генов (15/16)
1/16	$a_1a_1a_2a_2$		– неоперенные (1/16)

При кумулятивной полимерии при дигибридном скрещивании у пшеницы расщепление по фенотипу 1 : 4 : 6 : 4 : 1, а при некумулятивной – 15 : 1. Явление некумулятивной полимерии описано В. Шеллом в 1914 г. при изучении наследования формы стручка у пастушьей сумки, у которой треугольная и овальная форма плодов определяется двумя парами неаллельных некумулятивного действия генов.

Проанализируем наследование формы стручка у растения пастушьей сумки.

$P:$	$A_1A_1A_2A_2$	×	$a_1a_1a_2a_2$	
	треугольная форма		овальная форма	
$F_1:$	$A_1a_1A_2a_2$			
	треугольная форма			
$F_2:$	9/16	A_1A_2-	}	(15/16) с треугольной формой
	3/16	$A_1a_1a_2$		
	3/16	$a_1a_1A_2-$		
	1/16	$a_1a_1a_2a_2$		

Таким образом, для образования стручка треугольной формы достаточно присутствия в генотипе одного гена (A_1 или A_2) в доминантном состоянии.

РЕШЕНИЕ ТИПОВЫХ ЗАДАЧ

Остановимся на некоторых сложных моментах, с которыми мы неизбежно столкнемся при решении задач.

Один из таких моментов – определение числа генов, детерминирующих анализируемый признак. Чтобы это выяснить, необходимо последовательно проверить гипотезы о контроле признака двумя, тремя и большим количеством генов. В соответствии с выдвинутой гипотезой о числе генов выборку, т. е. сумму всех полученных особей, делят на число возможных сочетаний гамет, определяемое по формуле 4^n (где n – число генов, по которым предположительно отличаются исходные формы), и таким образом находят величину одного сочетания. Затем определяют расщепление в опыте, для чего число потомков каждого фенотипического класса делят на эту величину. Если полученное при этом соотношение классов похоже на определяемое, то далее проводится обычная статистическая оценка достоверности полученных и теоретически ожидаемых результатов расщепления по методу χ^2 . Если же соотношение не соответствует ни одному из известных расщеплений, тогда выдвигается новая гипотеза, например об участии в расщеплении большего числа генов, которая также проверяется статистически.

Вторая сложность – определение расщепления по фенотипу среди гибридного потомства. В случае дигенного наследования для преодоления этой сложности необходимо запомнить простую схему скрещивания, при котором в F_2 может наблюдаться расщепление $9 : 3 : 3 : 1$ либо его модификации. При этом следует обратить внимание на то, что родители могут быть двух типов, однако, несмотря на это, результаты F_1 и F_2 будут одинаковы.

$P: \text{♀ } AABb \times \text{♂ } aabb$ или $\text{♀ } AAbb \times \text{♂ } aaBB$
 $F_1: AaBb$

$F_2:$

Тип взаимодействия генов	$A-B-$	$A-bb$	$aaB-$	$aabb$	Соотношение
Дигибридное скрещивание	9	3	3	1	$9 : 3 : 3 : 1$
Комплементарное взаимодействие ¹	9	3	3	1	$9 : 3 : 3 : 1$
Комплементарное взаимодействие ²	9	7			$9 : 7$
Комплементарное взаимодействие ³	9	3	4		$9 : 3 : 4$
Доминантный эпистаз ⁴	12		3	1	$12 : 3 : 1$
Доминантный эпистаз ⁵	12		3	1	$13 : 3$
Рецессивный эпистаз	9	3	4		$9 : 3 : 4$
Некумулятивная полимерия	15			1	$15 : 1$
Кумулятивная полимерия ⁶					$1 : 4 : 6 : 4 : 1$

Примечания:

- 1) доминантные аллели имеют собственное фенотипическое проявление, рецессивные аллели не имеют собственного фенотипического проявления;
- 2) доминантные и рецессивные аллели не имеют собственного фенотипического проявления;
- 3) доминантные и рецессивные аллели имеют собственное фенотипическое проявление;
- 4) рецессивный аллель гипостатического гена имеет собственное фенотипическое проявление;
- 5) рецессивный аллель гипостатического гена не имеет собственного фенотипического проявления;
- 6) нет дискретного распределения, распределение непрерывное.

Определенную сложность могут вызывать задачи на неаллельное взаимодействие генов, когда расщепление появляется среди гибридов первого поколения. Логика решения такого типа задач следующая:

- 1) делается вывод о том, что родители не являются гомозиготными особями;
- 2) число типов зигот в первом поколении – отправная точка для определения числа типов гамет, продуцируемых родительскими особями (например, при моногенности признака у гетерозиготы может образовываться не более двух типов гамет и возникать не более четырех ($2 \times 2 = 4$) типов зигот. На основании этого анализируется генотип родителей и предполагается тип взаимодействия генов, определяющих данный признак.

Комплементарное взаимодействие генов

Задача 1. Зеленозерный сорт ржи при скрещивании с белозерным дает в F_1 зеленые семена, а в F_2 – расщепление по окраске: 89 семян зеленых, 28 желтых, 39 белых. Как наследуется окраска семени? Каковы генотипы родителей? Что получится, если скрестить гибриды F_1 с гомозиготным желтозерным и белозерными растениями?

Решение.

Особи отличаются по одному признаку, однако признак не моногенный, поскольку при скрещивании разных по фенотипу родителей и сходстве гибридов F_1 с одним из них в F_2 должно было бы быть расщепление трех зеленых к одному белому. Предположим, что родительские формы различаются более чем по одному гену, например по двум. При этом величина одного сочетания гамет равна $156/16 = 9,75$. Определим примерное расщепление в F_2 : $89/9,75 = 9,12$ (~ 9); $28/9,75 = 2,87$ (~ 3); $39/9,75 = 4$. Получили соотношение фенотипов $9 : 3 : 4$. Проверяем нулевую гипотезу по методу χ^2 . Расчеты показывают, что $\chi^2 = 0,2$ при $p > 0,9$. Следовательно, наблюдаемое отклонение от ожидаемого расщепления случайно и

выдвинутая гипотеза не отвергается. Дигенность признака, особенности его проявления в F_1 и характер расщепления по фенотипу в F_2 указывают на то, что окраска семени детерминируется двумя комплементарно взаимодействующими, независимо наследуемыми генами. Введем обозначение аллелей и запишем генотипы всех форм растений: $A-B-$ – зеленые, $A-bb$ (или $aaB-$) – желтые, $aaB-$ (или $A-bb$) и $aabb$ – белые; генотипы исходных родительских форм – $AABB$ и $aabb$, гибридов – $F_1 AaBb$.

Если скрестить гибриды $F_1 AaBb$ с гомозиготными желтозерными растениями $AAbb$, получится следующее расщепление:

$$\begin{array}{l}
 P: \quad AaBb \quad \times \quad AAbb \\
 G_p: \quad 1/4 AB, 1/4 Ab, 1/4 aB, 1/4 ab \quad Ab \\
 F:
 \end{array}$$

	1/4 AB	1/4 Ab	1/4 aB	1/4 ab
Ab	AABb зеленые	AAbb желтые	AaBb зеленые	Aabb желтые

Расщепление 1 : 1

Если скрестить гибриды $F_1 AaBb$ с гомозиготным белозерным (это могут быть особи с генотипом $aabb$ или $aaBB$), получатся следующие расщепления:

$$\begin{array}{l}
 1) \quad P: \quad AaBb \quad \times \quad aabb \\
 G_p: \quad 1/4 AB, 1/4 Ab, 1/4 aB, 1/4 ab \quad ab \\
 F:
 \end{array}$$

	1/4 AB	1/4 Ab	1/4 aB	1/4 ab
ab	AaBb зеленые	Aabb желтые	aaBb белые	aabb белые

Расщепление 1 : 2 : 1

$$\begin{array}{l}
 2) \quad P: \quad AaBb \quad \times \quad aaBB \\
 G_p: \quad 1/4 AB, 1/4 Ab, 1/4 aB, 1/4 ab \quad aB \\
 F:
 \end{array}$$

	1/4 AB	1/4 Ab	1/4 aB	1/4 ab
aB	AaBB зеленые	AaBb зеленые	aaBB белые	aaBb белые

Расщепление 1 : 1

Ответ. Окраска семени у ржи детерминируется двумя комплементарно взаимодействующими, независимо наследуемыми генами. Генотипы родителей – $AABB$ (зеленая окраска семени) и $aabb$ (белая окраска семени). При скрещивании гибридов F_1 с гомозиготными желтозерными растениями в потомстве наблюдается расщепление 1 : 1 (на одно зеленое растение с генотипом $A-Bb$ приходится одно желтое растение с генотипом $A-bb$). При скрещивании

гибридов F_1 с гомозиготным белозерным растением с генотипом $aabb$ получится расщепление 1 : 2 : 1 (на одно зеленое растение с генотипом $AaBb$ приходится два белых растения с генотипами $aaBb$ и $aabb$ и одно желтое с генотипом $Aabb$). При скрещивании гибридов F_1 с гомозиготным белозерным растением с генотипом $aaBB$ – расщепление 1 : 1 (на одно зеленое растение с генотипом $AaB-$ приходится одно белое растение с генотипами $aaB-$).

Задача 2. При скрещивании двух линий плодовой мушки дрозофилы, одна из которых имела коричневую окраску глаз, а вторая – ярко-красную, все потомство F_1 имело красные глаза. Во втором поколении наблюдалось следующее расщепление: 9/16 мух с красными глазами, 3/16 – с коричневыми, 3/16 – с ярко-красными, 1/16 – с белыми глазами. Объясните полученный результат. Введите генетические обозначения и напишите генотипы всех указанных насекомых.

Решение.

Особи отличаются по одному признаку, однако признак не является моногенным, поскольку в F_2 мы видим четыре фенотипических класса, что указывает на дигенность анализируемого признака. Наличие же в потомстве двух новообразований (красные и белые глаза) указывает на то, что мы имеем дело с комплементарным типом наследования.

На основании этого заключения схему скрещивания можем представить в следующем виде.

$$\begin{array}{l}
 P: \quad \quad \quad \text{♀ } AAbb \quad \quad \quad \times \quad \quad \quad \text{♂ } aaBB \\
 \quad \quad \quad \text{коричневые глаза} \quad \quad \quad \text{ярко-красные глаза} \\
 G_P: \quad \quad \quad Ab \quad \quad \quad \quad \quad \quad \quad aB \\
 F_1: \quad \quad \quad \quad \quad \quad \quad AaBb \\
 \quad \quad \quad \quad \quad \quad \quad \text{красные глаза} \\
 G_{F_1}: 1/4 AB, 1/4 Ab, 1/4 aB, 1/4 ab \\
 F_2:
 \end{array}$$

	1/4 AB	1/4 Ab	1/4 aB	1/4 ab
1/4 AB	AABB красные	AABb красные	AaBB красные	AaBb красные
1/4 Ab	AABb красные	AAbb коричневые	AaBb красные	Aabb коричневые
1/4 aB	AaBB красные	AaBb красные	aaBB ярко-красные	aaBb ярко-красные
1/4 ab	AaBb красные	Aabb коричневые	aaBb ярко-красные	aabb белые

Расщепление по фенотипу: 9/16 – с красными глазами (генотипы $A-B-$), 3/16 – с коричневыми (генотипы $A-bb$), 3/16 – с ярко-красными (генотипы $aaB-$) и 1/16 – с белыми глазами (генотип $aabb$).

Задача 4. При скрещивании двух белозерных растений кукурузы все гибриды первого поколения получились белозерными. Во втором же поколении наблюдалось расщепление: из 177 растений 138 было белозерных, а 39 – с пурпурной окраской зерна. Определите, как наследуется окраска семени? Каковы генотипы родителей? Каково будет потомство в обоих F_2 ?

Решение.

Анализируемые особи отличаются лишь по одному признаку, однако признак не может быть моногенным, так как, несмотря на одинаковый фенотип обоих родительских форм и единообразии гибридов F_1 , в F_2 наблюдается расщепление.

Предположим, что родительские формы различаются по двум генам. Величина одного сочетания гамет равна $177/16 = 11,06$. Определим примерное расщепление в F_2 : $138/11,06 = 12,47$ (~ 13); $39/11,06 = 3,52$ (~ 3). Проверяем гипотезу по χ^2 . Расчеты показывают, что $\chi^2 = 1,2$ при $p > 0,3$. Следовательно, наше предположение верно: исходные родительские формы различаются по двум независимо наследуемым генам, наблюдаемое отклонение от ожидаемого расщепления случайно. Таким образом, формальный анализ наследования изучаемого признака и характер расщепления по фенотипу в F_2 указывают на то, что окраска зерен у кукурузы детерминируется двумя генами, взаимодействующими по типу доминантного эпистаза.

Схема скрещивания:

$$\begin{array}{l}
 P: \quad \text{♀ } PAA \quad \times \quad \text{♂ } iiaa \\
 \quad \text{белозерные} \quad \quad \text{белозерные} \\
 G_P: \quad IA \quad ia \\
 F_1: \quad \quad \quad IiAa \\
 \quad \quad \quad \text{белозерные} \\
 G_{F_1}: 1/4 IA, 1/4 Ia, 1/4 iA, 1/4 ia \\
 F_2:
 \end{array}$$

♀ ♂	1/4 IA	1/4 Ia	1/4 iA	1/4 ia
1/4 IA	PAA белозерные	PAa белозерные	$IiAA$ белозерные	$IiAa$ белозерные
1/4 Ia	PAa белозерные	$PaAa$ белозерные	$IiAA$ белозерные	$Iiaa$ белозерные
1/4 iA	$IiAA$ белозерные	$IiAa$ белозерные	$iiAA$ пурпурные	$iiAa$ пурпурные
1/4 ia	$IiAa$ белозерные	$Iiaa$ белозерные	$iiAa$ пурпурные	$ii aa$ белозерные

Расщепление по фенотипу: 13/16 белозерных и 3/16 пурпурнозерных.

Результаты первого возвратного скрещивания:

$$\begin{array}{l}
 P: \quad \text{♀ } IIAA \quad \times \quad \text{♂ } IiAa \\
 \quad \quad \text{белозерные} \quad \quad \quad \text{белозерные} \\
 G_P: \quad \quad IA \quad \quad 1/4 IA, 1/4 Ia, 1/4 iA, 1/4 ia \\
 F_B:
 \end{array}$$

♀ ♂	1/4 IA	1/4 Ia	1/4 iA	1/4 ia
IA	IIAA белозерные	IIAa белозерные	IiAA белозерные	IiAa белозерные

Все растения будут иметь белые зерна.

Результаты второго возвратного скрещивания:

$$\begin{array}{l}
 P: \quad \text{♀ } iiaa \quad \times \quad \text{♂ } IiAa \\
 \quad \quad \text{белозерные} \quad \quad \quad \text{белозерные} \\
 G_P: \quad \quad ia \quad \quad 1/4 IA, 1/4 Ia, 1/4 iA, 1/4 ia \\
 F_B:
 \end{array}$$

♀ ♂	1/4 IA	1/4 Ia	1/4 iA	1/4 ia
ia	IiAa белозерные	Iiaa белозерные	iiAa пурпурные	iiaa белозерные

Расщепление по фенотипу: 3/4 белозерных, 1/4 – пурпурнозерных.

Ответ. Цвет зерен у кукурузы определяется двумя независимо наследуемыми генами, взаимодействующими по типу доминантного эпистаза. Генотипы исходных родительских форм: $IIAA$ (белые зерна) и $iiaa$ (белые зерна). Генотип гибридов F_1 : $IiAa$ (белые зерна). Генотипы гибридов F_2 : $I-A-$, $I-aa$ и $iiaa$ – все с белым цветом зерен, и $iiA-$ – с пурпурным цветом. В первом возвратном скрещивании все потомки с белыми зернами. Во втором возвратном скрещивании будет расщепление по фенотипу: 3/4 растений белозерных и 1/4 – с пурпурными зернами.

Полимерное взаимодействие генов

Задача 5. У пастушьей сумки плоды бывают треугольной и овальной формы. Признак определяется двумя парами неаллельных не сцепленных генов. При скрещивании двух растений в первом поколении получено расщепление: 15 растений с треугольными плодами к одному растению с овальными плодами. Определить фено- и генотипы P и F ?

Решение.

Расщепление 15 : 1 соответствует расщеплению дигибрида при неаллельном взаимодействии генов по типу некумулятивной полимерии – 15/16 : 1/16. Такое расщепление возможно при скрещивании двух дигетерозигот. Отсюда P -генотип: $A_1A_1A_2a_2 \times A_1a_1A_2a_2$, фенотип треугольные плоды; F -генотип: 15/16 A_1--- + 1/16 $a_1a_1a_2a_2$, фенотип 15/16 треугольные

плоды, 1/16 овальные. Так как в потомстве 15/16 растений одинаковы по фенотипу, то речь идет о некумулятивной полимерии и в этом случае достаточно одного доминантного гена A для проявления треугольной формы плода, а овальная форма характерна для гомозиготного рецессива.

Задача 6. У пастушьей сумки плоды треугольной и овальной формы. При скрещивании двух растений в первом поколении получено 29 растений с треугольными плодами и два – с овальными. Как наследуется форма плода у пастушьей сумки? Каковы фенотипы и генотипы исходных родительских форм? Каковы генотипы гибридов F_1 ?

Решение.

Исходные родительские формы различаются между собой по одному признаку, однако форма плода – не моногенный признак, поскольку наблюдаемое расщепление в F_1 не соответствует ни одному из расщеплений, характерных для моногенных признаков.

Предположим, что форма плода у пастушьей сумки – признак дигенный. Тогда величина одного сочетания гамет будет равна $31/16 = 1,94$. Определим примерное расщепление в F_1 : $29/1,94 = 14,96$ (~ 15); $2/1,94 = 1,03$ (~ 1). Мы получили соотношение, близкое к «модельному» 15 : 1, характерному для некумулятивной полимерии. Сформулируем нулевую гипотезу: признак контролируется двумя независимо наследуемыми генами, взаимодействующими по типу некумулятивной полимерии, поэтому реальное расщепление в F_1 должно соответствовать «модельному» соотношению 15 : 1. На основании данной гипотезы рассчитаем теоретически ожидаемое значение численности потомков в каждом классе. Растений с треугольными плодами должно быть $31 \times 15/16 = 29,06$ шт., а с овальными $31 \times 1/16 = 1,94$ шт. Проверяем гипотезу по методу χ^2 :

$$\chi_{\text{факт}}^2 = ((31 - 29,06)^2/29,06) + ((2 - 1,94)^2/1,94) = 0,13;$$

$$n = k - 1 = 1;$$

$$\chi_{0,05}^2 = 3,4;$$

$$\chi_{\text{факт}}^2 \ll \chi_{0,05}^2.$$

Расчеты показывают, что наша гипотеза верна.

Поскольку в F_1 наблюдается расщепление, то, следовательно, исходные родительские формы гетерозиготны. Для получения 16 вариантов зигот необходимо, чтобы обе родительские формы были дигетерозиготны. В противном случае при всех других вариантах число комбинаций гамет будет меньше 16. Например, если одна родительская форма дигетерозиготна, а вторая гетерозиготна только по одному гену, то возможно лишь 8 сочетаний гамет, но не 16.

Ответ. Фенотип гибридов F_1 : урожайность – 8 г с растения. Фенотипы гибридов F_2 : 1/16 растений будут давать 10 г, 4/16 – 9 г, 6/16 – 8 г, 4/16 – 7 г и 1/16 – 6 г зерна с растения.

Задача 8. Г. Нильсон-Эле при скрещивании форм овса с разной окраской семени получил следующие результаты:

P : ♀ черные семена × ♂ серо-белые семена.

F_1 – все растения имели черные семена, F_2 – 630 растений с черными семенами, 49 растений с серо-белыми семенами. Определите генотипы всех форм.

Решение.

Определим соотношение фенотипов растений во втором поколении. Если меньшее число растений (40) принять за 1, то 630 будет примерно в 15 раз ($630 : 40$) больше, что соответствует расщеплению дигибрида $15/16 : 1/16$. Используя критерий χ^2 , убедимся, что такое предположение близко к фактически полученному результату ($\chi^2 < 3,84$). Отсюда следует, что различия по цвету семян у овса зависят от двух пар неаллельных генов с полимерным взаимодействием. Генотипы P : $A_1A_1A_2A_2$ и $a_1a_1a_2a_2$. Дигенную природу признака подтверждает анализирующее скрещивание, при котором получим расщепление по фенотипу 3 : 1.

Задача 9. У пшеницы белая и красная пигментация зерна контролируется двумя парами аллелей: A_1a_1 и A_2a_2 . Растения, рецессивные по обоим парам аллелей, имеют белые зерна. Наличие одного или более доминантных аллелей обуславливает красную окраску зерна, усиливающуюся при увеличении числа доминантных генов. Какую окраску будут иметь зерна пшеницы в первом поколении и во втором поколении от скрещивания красного гомозиготного по обоим генам растения с белым?

Решение 1.

P : $A_1A_1A_2A_2$ × $a_1a_1a_2a_2$
красное белое

F_1 : $A_1a_1A_2a_2$ × $A_1a_1A_2a_2$
все красноватые

F_2 : $15/16 A$ — + $1/16 a_1a_1a_2a_2$

По решетке Пеннета или используя теорию вероятностей, находим, что в F_2 15 зерен имеют окраску разной интенсивности (содержат хотя бы один доминантный ген A) и одно растение с неокрашенными зернами – $a_1a_1a_2a_2$. Интенсивность окраски и распределение растений по

этому признаку будет $4A + 0a > 3A + 1a > 2A + 2a > 1A + 3a > 0A + 4a$.
 Расщепление в F_2 :

1 зерно красное	$4A + 0a$	– генотип $A_1A_1A_2A_2$
4 светло-красных	$3A + 1a$	– генотип $2A_1A_1A_2a_2$; $2A_1a_1A_2A_2$
6 красноватых	$2A + 2a$	– генотип $1A_1A_1a_2a_2$; $2A_1a_1A_2a_2$; $1a_1a_1A_2A_2$
4 бледно-красных	$1A + 3a$	– генотип $2A_1a_1a_2a_2$; $2a_1a_1A_2A_2$
1 белое	$0A + 4a$	– генотип $a_1a_1a_2a_2$

Решение 2.

$P:$	$A_1A_1A_2A_2$	×	$a_1a_1a_2a_2$
	красное		белое
$G:$	A_1A_2		a_1a_2
$F_1:$	$A_1a_1A_2a_2$	–	100 % красноватое
$F_2:$	при скрещивании $A_1a_1A_2a_2 \times A_1a_1A_2a_2$		
$G:$	по $1/4 A_1A_2, A_1a_2, a_1A_2, a_1a_2$		

Запишем расщепление по генотипу:

$$(1/4 A_1A_1 + 2/4 A_1a_1 + 1/4 a_1a_1) \times (1/4 A_2A_2 + 2/4 A_2a_2 + 1/4 a_2a_2) =$$

$$= 1/16 A_1A_1A_2A_2 + 2/16 A_1A_1A_2a_2 + 1/16 A_1A_1a_2a_2 + 2/16 A_1a_1A_2A_2 + 4/16 A_1a_1A_2a_2 +$$

$$+ 2/16 A_1a_1a_2a_2 + 1/16 a_1a_1A_2A_2 + 2/16 a_1a_1A_2a_2 + 1/16 a_1a_1a_2a_2.$$

Определим их фенотипы:

а) при полном доминировании $A_1 > a_1$ и $A_2 > a_2$ все генотипы с одним и большим числом генов A будут красными (их $15/16$) и только $1/16$ особей с генотипом $a_1a_1a_2a_2$ будет белым (расщепление $15 : 1$). При кумулятивном действии генов: $4A + 0a > 3A + 1a > 2A + 2a > 1A + 3a > 0A + 4a$, и тогда расщепление в F_2 будет:

$1/16$	$A_1A_1A_2A_2$	– красные
$4/16$	$3A + 1a$	– светло-красные
$6/16$	$2A + 2a$	– красноватые
$4/16$	$1A + 3a$	– бледно-красные
$1/16$	$0A + 4a$	– белые

Расщепление по фенотипу $1 : 4 : 6 : 4 : 1$.

Определите окраску зерна F_1 при скрещиваниях: $A_1a_1A_2A_2 \times a_1a_1A_2a_2$, $A_1a_1a_2a_2 \times A_1a_1A_2A_2$. Определить генотипы и фенотипы F_1 семян, полученных при скрещивании растения выросшего из темно-красного зерна с растением, выросшим из:

- красного зерна;
- бледно-красного зерна;
- белого зерна.

Задача 10. У пшеницы белая и красная пигментация зерна контролируется тремя парами аллелей: R_1r_1 , R_2r_2 , R_3r_3 . Растения рецессивные по всем трем парам аллелей имеют белые зерна. Наличие одного или более доминантных генов обуславливает красную окраску зерна (усиливающуюся при увеличении числа доминантных генов).

1. При скрещивании гомозиготного краснозерного растения с белозерным в F_2 получено расщепление: 15 красных к одному белому. Сколько пар доминантных генов имело родительское красное растение?

2. При скрещивании гомозиготной пшеницы с красными семенами с растением, имеющим белые семена, в F_2 получено расщепление: одно растение с белыми семенами на 63 с красными. Сколько пар доминантных генов имело родительское красное растение?

3. Растения, имеющие красные зерна, скрещивали с краснозерными, но менее яркой окраски. В потомстве получили 75 % краснозерных с разной степенью окраски и 25 % белозерных. Определите генотипы скрещиваемых растений и их потомков.

Решение.

В первом поколении расщепление 75 краснозерных : 25 белозерных или 3 : 1, это возможно при скрещивании P с генотипами, у которых не может быть в сумме больше двух доминантных генов. Их генотипы могут быть:

1) $AaA_1a_1 \times aaa_1a_1$;

2) $Aaa_1a_1 \times Aaa_1a_1$;

3) $aaA_1a_1 \times aaA_1a_1$;

4) $Aaa_1a_1 \times aaA_1a_1$.

Таким образом, при полимерии мы можем иметь дело с двумя типами генов и их взаимодействием. По этой теме задачи могут быть прямыми (когда по гено- или фенотипам родителей требуется определить генотипы и фенотипы потомков и их расщепление) и обратными (на основании данных потомства гибридов определить генотипы родителей). Генанализ может касаться как качественных, так и количественных признаков.

Рассмотрим условие

P : красnoseмянная \times белoseмянная
 F_2 : 63 : 1
 красnoseменных : белoseменных

Это соотношение соответствует третьей степени двучлена $(3 + 1)^3$. $(3 + 1)^3 = 27 + 9 + 9 + 9 + 3 + 3 + 3 + 1 = 64$, следовательно, красnoseмянная пшеница имела три пары доминантных генов ($R_1R_1R_2R_2R_3R_3$), а белoseмянная – только рецессивные гены ($r_1r_1r_2r_2r_3r_3$).

ЗАДАЧИ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОГО РЕШЕНИЯ

1. Скрещиваются две линии норок: коричневые и сапфировые. В F_1 все щенки коричневые, а в F_2 произошло расщепление: 46 коричневых, 5 сапфировых, 12 алеутских и 11 платиновых. Объясните расщепление, определите генотипы исходных родительских форм и гибридов F_1 . Что получится, если гибриды F_1 скрестить с норками, имеющими сапфировую окраску?

2. При скрещивании кроликов с шерстью нормальной длины и длинношерстными (ангорскими) в первом поколении все крольчата с шерстью нормальной длины, а в F_2 среди 105 потомков 57 имели нормальную, 27 длинную и 21 очень короткую шерсть. Скрещивание гибридов F_1 с длинношерстными родителями дало расщепление: 39 длинношерстных, 15 короткошерстных и 18 нормальных. Объясните расщепления, определите генотипы всех участников скрещивания.

3. При скрещивании собак черной и белой мастей в первом поколении получено 1/2 белых, 3/8 черных и 1/8 коричневых. Как это можно объяснить? Каковы генотипы родителей и потомков? Каких щенков вы ожидаете получить от скрещивания исходной белой и коричневых собак из F_1 ?

4. При скрещивании двух растений в F_1 произошло расщепление по фенотипу в соотношении 179 : 134 : 23. Каков генотип родителей? Какому типу взаимодействия генов соответствует наблюдаемое соотношение? Определите χ^2 . Приведите пример аналогичного наследования.

5. От скрещивания двух зеленых растений кукурузы получено 78 зеленых и 24 белых растения (альбиносы). При самоопылении одного из исходных зеленых растений получено 318 зеленых и 102 белых растения, а при самоопылении другого исходного зеленого растения – 174 зеленых и 208 белых. Каковы генотипы исходных зеленых растений? Объясните результаты скрещиваний.

6. У кур встречаются четыре формы гребня, обусловленные взаимодействием двух пар генов. Ген R детерминирует розовидный гребень. Ген P – гороховидный. При сочетании этих генов развивается ореховидный гребень. Птицы, рецессивные по обоим генам $rrpp$, имеют простой листовидный гребень. Определите генотипы родителей в следующих скрещиваниях:

а) ореховидная особь с розовидной дает 3/4 ореховидных потомков, 3/8 розовидных, 1/8 гороховидных и 1/8 простых;

б) ореховидная с простой дает 1/4 ореховидных, 1/4 розовидных, 1/4 гороховидных и 1/4 простых;

в) розовидная с гороховидной дает 6 ореховидных и 5 розовидных потомков;

г) ореховидная с простой дает одного простого потомка;

д) ореховидная с ореховидной дает одного розовидного, двух ореховидных и одного простого.

7. Глухота может быть обусловлена рецессивными генами d и e , лежащими в разных парах хромосом. Наличие этих генов в доминантном состоянии обуславливает нормальный слух. Глухой мужчина $ddEe$ вступил в брак с глухой женщиной $Ddee$. Какой слух будут иметь их дети? Какова вероятность рождения ребенка с нормальным слухом ребенка, страдающего глухотой? Какова вероятность, что двое детей этих родителей будут глухими?

8. При скрещивании белых морских свинок с черными потомство получается серое, а в F_2 на 9 серых приходится 3 черные и 4 белые свинки. Можно ли точно такое же потомство F_1 и F_2 получить от родителей с иной окраской шерсти? Каковы будут их генотипы и фенотипы?

9. Скрещиваются две линии норок: с бежевой и серой окраской. У гибридов первого поколения проявилась дикая коричневая окраска шерсти. Во втором поколении, полученном от скрещивания особей первого поколения между собой, наблюдается следующее расщепление: 14 серых, 46 коричневых, 5 кремовых и 16 бежевых норок. Как наследуются эти окраски? Введите генетические символы и напишите генотипы исходных животных и потомства.

10. При скрещивании двух сортов тыквы, один из которых имеет дисковидную форму плода, второй – удлинненную, все потомство F_1 имело дисковидные плоды. В F_2 наблюдалось следующее расщепление: 270 растений с дисковидными, 178 – с овальными и 32 – с удлинненными плодами. Объясните эти результаты. Укажите генотипы исходных родительских особей, гибридов F_1 и F_2 .

11. При скрещивании кур с белым и черным оперением в первом поколении получили только белых цыплят, а во втором 56 белых и 14 черных. Повторив опыт, во втором поколении получили 163 белых и 34 черных цыпленка. Объясните полученные данные. Чем объяснить разницу между первым и вторым опытом, если использовали одних и тех же кур и петухов? Каковы генотипы исходных птиц? Какую генетическую проверку можно провести для окончательного решения вопроса о различиях между исходными формами?

12. При самоопылении растения, выросшего из черного зерна, получены черные, серые и белые зерна в соотношении 12 : 3 : 1. Определите генотип исходного растения. Какое получится расщепление, если скре-

стить родительское растение с гибридом F_1 , имеющим белую окраску зерен?

13. У большинства кур ген C детерминирует окрашенное оперение, а его аллель c – белое. У породы леггорн имеется эпистатический ген I , подавляющий развитие пигмента даже при наличии гена C . Его аллель i позволяет гену C проявить свое действие. Леггорны с генотипом $ИСС$ имеют белое оперение в связи с эпистатическим действием гена I на ген C , виандотты с генотипом $иисс$ также имеют белое оперение из-за отсутствия доминантного аллеля пигментации C . Определите расщепление по окраске оперения в первом и во втором поколениях при скрещивании белого леггорна с белым виандоттом (особи гомозиготны).

14. Определите генотип виандотта, если в потомстве от скрещивания дигетерозиготного белого леггорна с пигментированным виандоттом (см. предыдущую задачу) половина цыплят имела белое оперение, а половина – окрашенное. Каким должен быть генотип виандотта, чтобы после такого скрещивания в потомстве произошло расщепление на белых и пигментированных в соотношении $5 : 3$?

15. У фигурных тыкв фактор белой окраски плодов W эпистатичен по отношению к фактору желтой окраски плодов Y . Растения $W-Y-$ и $W-yy$ имеют белые плоды, $wwY-$ – желтые, а $wwyy$ – зеленые. Какова будет окраска плодов у потомков следующих скрещиваний (даны генотипы родителей):

$$\begin{aligned} WwYy \times Wwyy \\ Wwyy \times wwYY \\ Wwyy \times wwYy \end{aligned}$$

16. Определите генотипы родителей и потомков в следующих трех примерах, касающихся окраски плодов у тыквы (см. предыдущую задачу):

а) белое растение, скрещенное с желтым, дает потомство из $1/2$ белых, $3/8$ желтых и $1/8$ зеленых;

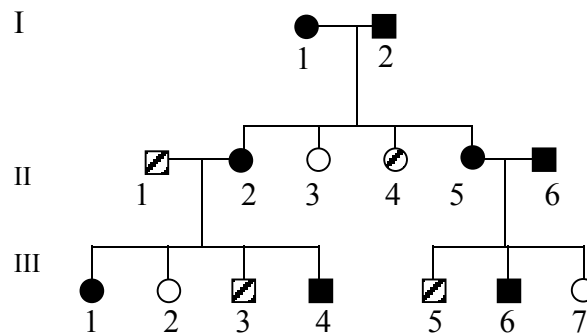
б) белое растение, скрещенное с зеленым, дает потомство из $1/2$ белых, $1/2$ желтых;

в) белое растение, скрещенное с белым, дает потомство из $3/4$ белых, $3/16$ желтых и $1/16$ зеленых.

17. При скрещивании чистой линии собак коричневой масти с собаками чистой белой линии все многочисленное первое потомство оказалось белой масти. Среди потомства большого числа скрещиваний белых собак первого поколения между собой оказалось 112 белых, 32 черных и 10 коричневых щенят. Как можно генетически объяснить эти результаты?

18. Путем скрещивания двух сортов лука с красными и белыми луковичками ученые-селекционеры получили гибридное потомство, все особи которого имели белые луковички. Однако при дальнейшем размножении гибридов первого поколения обнаружилось, что в F_2 происходит расщепление по окраске луковичек: на 12 растений, имеющих белые луковички, приходится три растения с красными луковичками и одно растение с желтым цветом луковичек. Объясните наблюдаемое явление. Каковы генотипы исходных родительских форм и гибридов F_1 и F_2 ?

19. Изучение генетической детерминации окраски шерсти у мышей показало, что у этих животных ген B детерминирует черную окраску, его рецессивная форма – аллель b – детерминирует коричневую окраску. Был обнаружен и эпистатический ген e , который, находясь в гомозиготном рецессивном состоянии, блокирует работу аллелей B и b , тем самым определяя белую окраску шерсти. Доминантная форма этого гена – аллель E – не влияет на экспрессию аллелей B и b . Все гены аутосомные, наследуются независимо. Проанализировав родословную, укажите тип взаимодействия генов, детерминирующих окраску шерсти у мышей, а также генотипы всех указанных животных.



■ – черная окраска шерсти, ▨ – коричневая окраска,
○ – белая окраска шерсти.

20. Результаты скрещивания двух чистых белоцветковых линий львиного зева:

P : чистая линия 1 × чистая линия 2
 F_1 : все белые
 F_2 : 131 белоцветковое растение и 29 красноцветковых

Как наследуется окраска венчика у львиного зева? Каковы генотипы исходных родительских форм, гибридов F_1 и F_2 ? Какой результат следует ожидать от обоих возвратных скрещиваний?

21. Наличие окраски щитка (скутелеума) у кукурузы определяется присутствием любых двух из следующих трех генов: S_2 , S_3 и S_4 . Каково

будет соотношение растений с окрашенными и неокрашенными щитками в первом поколении от следующих скрещиваний:

1) $S_2S_2s_3s_3s_4s_4$ (неокр.) \times $s_2s_2S_3S_3s_4s_4$ (неокр.);

2) $S_2S_2s_3s_3S_4S_4$ (окр.) \times $s_2s_2S_3S_3S_4S_4$ (окр.).

22. При скрещивании двух чистых линий, различающихся по количественному признаку, изменчивость потомства первого поколения обычно не отличается от родительской, тогда как во втором поколении изменчивость значительно выше. С чем это связано?

23. Предположим, что в двух высокоинбредных линиях овса урожайность составляет 4 и 10 г на растение соответственно. Эти две линии скрещиваются друг с другом, в потомстве первого поколения проводится самоопыление. Приблизительно у 1/64 растений второго поколения урожай равен 10 г на растение. Сколько генов контролирует разницу между исходными инбредными линиями?

24. Предположим, что разница между растениями кукурузы с початками длиной 6 и 18 см определяется двумя парами генов (1), тремя парами генов (2), четырьмя парами генов (3). Предположим также, что в каждом случае эти гены имеют равный и кумулятивный эффект на длину початка и наследуются независимо друг от друга. Скрещивается растение с длинными початками и растение с короткими початками. Затем первое поколение скрещивается с P с длинными початками. Какова доля растений с початками длиной 18 см в потомстве в каждом из трех случаев наследования?

25. Рост человека контролируется несколькими парами несцепленных генов, взаимодействующих по типу полимерии. Если пренебречь условиями среды и условно ограничиться тремя парами генов (по Ш. Ауэрбах, 1969), то можно допустить, что в какой-то популяции самые низкорослые люди имеют все рецессивные гены и рост 150 см, а самые высокие – все доминантные гены и рост 180 см.

1) Определите рост людей, гетерозиготных по трем парам генов роста.

2) Невысокая женщина вышла замуж за мужчину среднего роста, у них было четверо детей, которые имели рост 165, 160, 155 и 150 см. Определите генотипы родителей и их рост.

26. У пшеницы яровость зависит от двух доминантных полимерных генов A_1 и A_2 , озимость контролируется их рецессивными аллелями a_1 и a_2 . Наиболее яровые формы имеют генотип $A_1A_1A_2A_2$, озимые $a_1a_1a_2a_2$. Определить генотипы и фенотипы гибридов при скрещивании:

1) $A_1A_1A_2A_2 \times a_1a_1a_2a_2$;

2) $A_1A_1a_2a_2 \times a_1a_1a_2a_2$.

Сколько доминантных генов ярвости имеет растение, если при самоопылении на три яровые формы получается одна озимая?

27. Пусть каждый доминантный ген увеличивает высоту растений на 1 см. Растение с генотипом $aabbccdde$ имеет высоту 12 см. Скрещивали растения с генотипами: $AAbbccDDee \times aabbCCDdEe$.

При независимом расщеплении всех пар генов:

а) какова высота родительских растений?

б) какова высота самого длинного гибридного растения и самого короткого гибридного растения?

28. У кукурузы одного сорта в початке 16 рядов зерен, у другого сорта – 8 рядов. У их гибрида промежуточный фенотип, равный 12 рядам зерен. Во втором поколении от скрещивания гибридов первого поколения получено неоднородное потомство с початками от 8 до 16 рядов зерен, причем в одном из каждых 32 початков столько же рядов зерен, как и у одного из родителей гибридов первого поколения. Сколько генов определяют этот признак? Генотипы P и F ?

29. При скрещивании двух растений фасоли, выросших из черных семян, получено 585 черных и 183 белых семян. Определите генотипы исходных форм и критерий соответствия теоретически ожидаемых и фактически полученных результатов?

30. Зеленое растение кукурузы при самоопылении дает около 15/16 зеленых и около 1/16 белых летальных сеянцев. Объясните эти результаты, определите генотип исходного растения.

31. Объясните результаты и определите генотипы родителей в следующих скрещиваниях, поставленных на растениях пшеницы:

- | | | | |
|----------|------------------|----------|----------------|
| 1) P : | краснозерная | \times | белозерная |
| F_1 : | 3/4 краснозерная | \times | 1/4 белозерных |
| 2) P : | краснозерная | \times | краснозерная |
| F_1 : | 7/8 краснозерная | \times | 1/8 белозерных |

32. При скрещивании гомозиготных красноколосых остистых растений пшеницы с гомозиготными белоколосыми безостыми в первом поколении все растения были с красными колосьями, безостыми. Во втором поколении 564 растения имели безостые красные колосья, 184 растения имели остистые красные колосья, 38 растений были безостыми белоколосыми и 10 – остистыми белоколосыми. В контрольном скрещивании также возникло 4 фенотипических класса: 103 растения с красными безостыми колосьями, 91 – с красными остистыми колосьями, 30 – с белыми безостыми колосьями, 27 – с белыми остистыми колосьями. Объясните полученные результаты, определите генотипы ис-

ходных растений. Какое растение было использовано в качестве анализатора?

33. При скрещивании растений пшеницы с красным плотным колосом с растением с белым плотным колосом в первом поколении имели красные колосья средней плотности, а в F_2 получено расщепление:

185 красных с плотным колосом	12 белых с плотным колосом
360 красных средней плотности	25 белых средней плотности
182 красных с рыхлым колосом	10 белых с рыхлым колосом

Всего: 774.

Как наследуются признаки? Каковы генотипы исходных растений? Как можно проверить правильность вашего предложения?

34. Изучение наследования длины цветка самоопыляющегося табака показало, что этот признак контролируется четырьмя парами генов. Какая часть растений второго поколения будет иметь такую же длину цветка, как и гомозиготные родительские формы (длина цветка рецессивного родителя 40 мм, доминантного родителя – 93 мм)?

35. Высота растения сорго, гомозиготного по рецессивным аллелям четырех генов карликовости, равна 40 см. Высота гомозиготного растения по доминантным аллелям равна 240 см. Допустим, что все четыре пары генов проявляют кумулятивный эффект. Растение с генотипом $A_1A_1A_2A_2A_3A_3a_4a_4$ скрещено с растением $a_1a_1a_2a_2a_3a_3A_4A_4$. Какова высота стебля у исходных родителей? Какова высота растений в первом поколении? Каковы пределы изменчивости высоты растений во втором поколении и ожидаемая частота каждого класса? Какая средняя высота растений второго поколения?

36. Какой вывод о количестве генов, определяющих число листьев, можно сделать из факта, что максимальное количество листьев, характерное для одного из родителей, не было обнаружено в популяции второго поколения, состоящей из 2000 особей?

37. Растение гомозиготное по трем парам рецессивных генов, имеет высоту 32 см, а гомозиготное по доминантным аллелям этих генов имеет высоту 50 см. Принимаем, что влияние отдельных доминантных генов на рост во всех случаях одинаково и их действие суммируется. Во втором поколении от скрещивания этих растений получено 192 потомка. Сколько из них будет иметь генетически обусловленный рост в 44 см?

38. Уши кроликов породы баран 30 см длины, у других же пород только 10 см. Предположим, что различия в длине ушей зависят от двух пар генов с однозначным действием. Генотип баранов – $L_1L_1L_2L_2$, обыч-

ных кроликов – $l_1l_1l_2l_2$. Если скрестить между собой «баранов» и обычных кроликов, то какова длина ушей будет у гибридов первого и второго поколения?

39. Овцы одной породы имеют длинную шерсть – в среднем 40 см; длина же шерсти у другой породы около 10 см. Предположим, что различия между этими породами зависят от трех пар генов с однозначным действием. Каковы будут гибриды F_1 и F_2 от скрещивания между этими породами?

40. Цвет кожи человека определяется взаимодействием нескольких пар генов по типу кумулятивной полимерии, т. е. цвет кожи тем темнее, чем больше доминантных генов в генотипе. Потомка негра и белого называют мулатом. Если негритянка ($A_1A_1A_2A_2$) и белый мужчина ($a_1a_1a_2a_2$) имеют детей, то в какой пропорции можно ожидать появления у них детей полных негров, мулатов и белых?

41. Если два мулата ($A_1a_1A_2a_2$) имеют детей, то можно ли ожидать среди них полных негров? белых? мулатов? Какую долю составят дети каждого типа?

42. Г. Нильсон-Эле при скрещивании двух сортов овса с разной окраской семени получил следующие результаты:

P : ♀ сорт с черными семенами × ♂ сорт с серо-белыми семенами,

F_1 : все растения с черными семенами,

F_2 : 630 растений с черными семенами и 40 – с серо-белыми.

Как наследуется изучаемый признак? Каковы генотипы всех указанных растений?

43. Скрещивали кроликов, различающихся по длине ушей: фландров с длиной ушей 145 мм и польских с длиной ушей 85–90 мм. В первом поколении все особи имели промежуточную длину ушей 110 мм. Длина ушей 214 мм кроликов второго поколения варьировала от 92 до 123 мм. Сколько генов контролирует длину ушей у кроликов? Каковы генотипы родителей (P)?

44. От брака негров и белых рождаются мулаты. Анализ потомства большого числа браков между мулатами дал расщепление 1 : 4 : 6 : 4 : 1. Среди потомков были черные, белые, мулаты, а также темные и светлые мулаты. Объясните результаты, определите количество генов, обуславливающих окраску кожи, характер их взаимодействия и генотипы родителей и потомков.

45. Рост человека определяется взаимодействием нескольких пар аллельных генов по типу кумулятивной полимерии: A и a , C и c . Особи с генотипом $aaavvcc$ имеют самый низкий рост – 150 см, а с генотипом

AABBCC – самый высокий – 180 см. При этом каждый доминантный ген добавляет к росту 5 см. Племя людей низкого роста поработается ордой воинов из племени высокорослых людей. Победители убивают мужчин и женятся на женщинах поработанного племени. Какие будут дети и внуки от этих браков? Изобразите графически зависимость роста от дозы генов.

46. Допустим, что разница в окраске кожи негра и белого определяется двумя парами генов *AA* и *BB*, не проявляющими полного доминирования над рецессивными аллелями *a* и *b*. Эти гены проявляют кумулятивный эффект и слагаются в своем действии, поэтому генотип негра – *AABB*, белого – *aabb*.

Разные степени окраски (черная, темная, средняя и светлая) зависят от присутствия 4, 3, 2 и 1 гена темной окраски.

Каковы генотипы родителей в следующих скрещиваниях негров:

1) средний × средний → F_1 : 1/8 темных : 3/8 средних : 3/8 светлых : 1/8 белых;

2) средний × светлый → F_1 : 1/2 средних : 1/2 светлых?

47. Есть три растения тыквы, каждое дает 4-килограммовые плоды. Растения 1 и 2 при самоопылении дают 4-килограммовые плоды, растение 3 дает потомство с плодами от 3 до 5 кг:

1) растение 1 × 2 → F_1 : плоды 4 кг → F_2 : от 3 до 5 кг. Путем отбора нельзя повысить урожай и плоды выше 5 кг;

2) растение 1 × 3 → F_1 : от 1/2 до 4 1/2 кг. Путем отбора можно получить урожай до 6 кг;

3) растение 2 × 3 → F_1 : от 3 1/2 до 4 1/2 кг. Путем отбора можно повысить урожай только до 5 кг.

Определите генотипы исходных 1-го, 2-го и 3-го растений и объясните результаты скрещиваний.

48. При скрещивании двух чистых линий, различающихся по количественному признаку, изменчивость в первом поколении не отличается от родительской, тогда как во втором поколении изменчивость значительно выше. С чем это связано?

49. Предположим, что в двух высокоинбредных линиях овса урожай составляет 4 и 10 г на растение соответственно. При скрещивании этих линий и самоопылении растений первого поколения у 1/64 части растений второго поколения урожай равен 10 г на растение. Сколько генов контролирует разницу по фенотипу между исходными инбредными линиями? Их генотипы?

Тема 4. НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ, СЦЕПЛЕННЫХ С ПОЛОМ

В природе широко распространен хромосомный механизм определения пола: в генотипе двуполовых организмов присутствуют половые хромосомы (по которым особи разного пола отличаются друг от друга) и аутосомы (хромосомы, одинаковые у обоих полов).

Различают несколько типов хромосомного определения пола: ♀ XX – ♂ XY (человек, дрозофила и др.); ♀ XX – ♂ XO (клоп *Protenor*, кузнечики); ♂ ZZ – ♀ ZW (птицы, бабочки); ♂ ZZ – ♀ ZO (моль), гапло-диплоидный тип (перепончатокрылые).

Причина расщепления по полу – образование в результате мейоза двух типов гамет у гетерогаметного пола и сочетание их при оплодотворении с гаметами одного типа у гомогаметного пола.

В зависимости от того, в какой из половых хромосом (в $X(Z)$ -хромосоме, в $Y(W)$ -хромосоме, в обеих половых хромосомах – X и Y или Z и W) находятся гены, контролирующие признак, можно выделить три случая их наследования.

Гены локализованы только в $X(Z)$ -хромосоме, отсутствуют в $Y(W)$ -хромосоме

Признаки, определяемые такими генами, называют сцепленными с полом.

Закономерности наследования признаков, сцепленных с полом:

- у гетерогаметного пола наблюдается состояние гемозиготы;
- результаты реципрокных скрещиваний различаются как в F_1 , так и в F_2 ;
 - в F_1 одного из реципрокных скрещиваний (в котором гомогаметный – рецессивная гемозигота) наблюдается расщепление 1 : 1 и крисс-кросс-наследование (признак передается от матери к сыновьям, от отца – дочерям); во втором реципрокном скрещивании (гомогаметный пол – доминантная гемозигота) – единообразии;
 - в F_2 первого реципрокного скрещивания наблюдается расщепление 1 : 1 (независимо от пола); в F_2 второго реципрокного скрещивания расщепление в группе самок и самцов различается (рецессивный признак проявляется только у особей гетерогаметного пола).

Введем обозначения: пусть аллель A контролирует доминантный признак, аллель a – рецессивный признак, и проиллюстрируем эти положения следующей схемой:

$P: \underline{a} \times \underline{A}$ a $F_1: \underline{A} \quad \underline{a}$ A	$\underline{A} \times \underline{a}$ A $\underline{A} \quad \underline{A}$ a																		
<table border="1" style="border-collapse: collapse; width: 100%;"> <tr><td></td><td style="text-align: center;">1/2 a</td><td style="text-align: center;">1/2 \rightarrow</td></tr> <tr><td style="text-align: center;">1/2 A</td><td style="text-align: center;">1/2 \underline{A} A</td><td style="text-align: center;">1/2 \underline{A}</td></tr> <tr><td style="text-align: center;">1/2 a</td><td style="text-align: center;">1/2 \underline{a} a</td><td style="text-align: center;">1/2 \underline{a}</td></tr> </table>		1/2 a	1/2 \rightarrow	1/2 A	1/2 \underline{A} A	1/2 \underline{A}	1/2 a	1/2 \underline{a} a	1/2 \underline{a}	<table border="1" style="border-collapse: collapse; width: 100%;"> <tr><td></td><td style="text-align: center;">1/2 A</td><td style="text-align: center;">1/2 \rightarrow</td></tr> <tr><td style="text-align: center;">1/2 A</td><td style="text-align: center;">1/2 \underline{A} A</td><td style="text-align: center;">1/2 \underline{A}</td></tr> <tr><td style="text-align: center;">1/2 a</td><td style="text-align: center;">1/2 \underline{A} a</td><td style="text-align: center;">1/2 \underline{a}</td></tr> </table>		1/2 A	1/2 \rightarrow	1/2 A	1/2 \underline{A} A	1/2 \underline{A}	1/2 a	1/2 \underline{A} a	1/2 \underline{a}
	1/2 a	1/2 \rightarrow																	
1/2 A	1/2 \underline{A} A	1/2 \underline{A}																	
1/2 a	1/2 \underline{a} a	1/2 \underline{a}																	
	1/2 A	1/2 \rightarrow																	
1/2 A	1/2 \underline{A} A	1/2 \underline{A}																	
1/2 a	1/2 \underline{A} a	1/2 \underline{a}																	
$F_2: 1/4 \underline{A} : 1/4 \underline{a} : 1/4 \underline{A} : 1/4 \underline{a}$ $a \quad a$	$1/4 \underline{A} : 1/4 \underline{A} : 1/4 \underline{A} : 1/4 \underline{a}$ $A \quad a$																		

Расщепление по фенотипу (по признаку и по полу) в первом реципрокном скрещивании $1 : 1 : 1 : 1$, во втором реципрокном скрещивании – $2 : 1 : 1$.

Отметим, что свою единственную X- или Z-хромосому сыновья (дочери) получают от гомогаметного родителя, поэтому по фенотипу таких потомков всегда можно определить типы гамет, образуемых гомогаметным родителем, а значит, и его генотип.

Гены локализованы только в Y(W)-хромосоме

В зависимости от того, какой пол гетерогаметен, признаки называются голландрическими (определяющие их гены находятся в Y-хромосоме) или гологеническими (гены локализованы в Z-хромосоме).

Голландрические (гологенические) признаки наследуются только от отца к сыну (от матери к дочери).

Представим наследование этих признаков в виде схемы:

1) голландрического	2) гологенического признака
$P: \text{♀}XX \times \text{♂}XY^A$	$P: \text{♀}ZW^A \times \text{♂}ZZ$
$F_1: 1/2 \text{♂}XY^A : 1/2 \text{♀}XX$	$F_1: 1/2 \text{♀}ZW^A : 1/2 \text{♂}ZZ$

Гены локализованы в обеих половых хромосомах (X и Y или Z и W)

Признаки, детерминированные этими генами, называются частично сцепленными с полом.

При частичном сцеплении с полом результаты реципрокных скрещиваний не различаются в F_1 , однако различаются в F_2 . Так, особи с ре-

X-хромосому, самцы – гаметы двух разных типов (с X или с Y-хромосомой), причем с одинаковой частотой – 1/2. В F₁ все самки красноглазые, самцы белоглазые (крисс-кросс-наследование). В F₂ наблюдается расщепление – 1/2 красноглазых к 1/2 белоглазых (1 : 1 независимо от пола).

Схема скрещивания:

P:	♀ X ^w X ^w	×	♂ X ^{w+} Y		
	белые		красные		
G _p :	X ^w			1/2 X ^{w+}	1/2 Y
F ₁ :	♀ X ^{w+} X ^w			♂ X ^w Y	
	красные	белые			
G _{F1} :	1/2 X ^{w+}	1/2 X ^w		1/2 X ^w	1/2 X ^w
F ₂ :	1/4 X ^{w+} X ^w	1/4 X ^w X ^w		1/4 X ^{w+} Y	1/4 X ^w Y
	красные	белые		красные	белые
	♀♀: 1/2 X ^{w+} X ^w ;			1/2 X ^w X ^w	
		красные		белые	
		♂♂: 1/2 X ^{w+} Y;		1/2 X ^w Y	
		красные		белые	

Ответ. Расщепление в F₂ 1/4 красноглазых самок, 1/4 красноглазых самцов, 1/4 белоглазых самок, 1/4 белоглазых самцов.

Задача 2. При скрещивании пары дрозофил с белой и красной окраской глаз получено по 1/2 красноглазых и белоглазых самок и по 1/2 красноглазых и белоглазых самцов. Определите генотипы родителей, если известно, что признак окраски глаз у дрозофилы сцеплен с полом, аллель w⁺ контролирует красную окраску глаз, аллель w – белую, w⁺ > w.

Решение.

Тип определения пола у дрозофилы XX–XY, признак «окраска глаз» сцеплен с полом (по условию), значит, ген w находится в X-хромосоме. Проанализируем фенотипы полученных в F₁ потомков. Красноглазый самец может иметь только один генотип – X^{w+}Y, белоглазый – X^wY. Так как свою единственную X-хромосому каждый из этих самцов получил от материнской особи, то ее генотип – X^{w+}X^w. Белоглазые самки могли появиться в потомстве F₁ только в том случае, если при оплодотворении встретились две гаметы с X^w-хромосомами, одна – материнской особи, вторая – отцовской. Следовательно, исходный самец имел генотип X^wY.

Схема скрещивания:

P:	♀ X ^{w+} X ^w	×	♂ X ^w Y		
	красные		белые		
F ₁ :	1/4 X ^{w+} X ^w	1/4 X ^w X ^w		1/4 X ^{w+} Y	1/4 X ^w Y
	красные	белые		красные	белые

Ответ. Генотипы родителей: ♀ X^{w+}X^w; ♂ X^wY.

Задача 3. При скрещивании рябых (полосатых) кур с таким же по фенотипу петухом получили потомство: 58 рябых петухов, 31 рябая курица и 30 нерябых куриц. Объясните полученные результаты, определите генотипы родителей.

Решение (краткая запись).

1. Расщепления в группе самок и самцов различаются \Rightarrow признак сцеплен с полом.

2. У кур пол определяется по типу $ZZ-ZW \Rightarrow \text{♀} - ZZ, \text{♂} - ZW$.

3. Поскольку признак сцеплен с полом, доминирование можно установить в результате анализа окраски в группе ♂♂ : в F_1 все петухи рябые \Rightarrow доминирует рябая окраска.

4. Введем обозначения аллелей: B – рябые, b – нерябые.

5. Генотип рябых кур – $Z^B W$, нерябых – $Z^b W$. Z -хромосома унаследована этими курами от отца \Rightarrow исходный петух гетерозиготен по гену B .

6. Схема скрещивания:

$$\begin{array}{l}
 P: \quad \text{♀} Z^B Y \quad \times \quad \text{♂} Z^B Z^b \\
 \quad \text{рябая} \quad \quad \quad \text{нерябой} \\
 F_1: 1/4 Z^B Z^B : 1/4 Z^B Z^b : 1/4 Z^B Y : 1/4 Z^b W \\
 \quad \text{рябой} \quad \text{рябой} \quad \text{рябая} \quad \text{нерябая}
 \end{array}$$

Ответ. Признак окраски тела контролируется одним геном, локализованным в Z -хромосоме, рябая окраска доминирует над нерябой (сплошной). Генотипы родителей: $\text{♀} Z^B Z^b; \text{♂} Z^B Z^b$.

Задача 4. Кареглазая женщина, обладающая нормальным зрением, отец которой имел голубые глаза и страдал дальтонизмом, выходит замуж за голубоглазого мужчину, имеющего нормальное зрение. Какого потомства можно ожидать от этой пары в отношении указанных признаков, если известно, что цвет глаз аутосомный, дальтонизм – сцепленный с полом признак, доминируют кареглазость и нормальное цветовосприятие, рецессивны голубоглазость и дальтонизм?

Решение.

1. Проведем анализ по каждому признаку отдельно.

Рассмотрим признак «цвет глаз». Известно, что кареглазость – доминантный, голубоглазость – рецессивный признак. Введем обозначение: A – кар., a – гол. \Rightarrow генотип голубоглазых людей – aa . Женщина имеет карие глаза \Rightarrow в ее генотипе есть аллель A . Этот аллель она могла получить только от матери, от отца она получила аллель a . Генотип женщины Aa , генотип мужчины – aa .

Проведем анализ признака «цветовое зрение». Известно, что дальтонизм – рецессивный признак, который контролируется одним геном, локализованным в X-хромосоме. Введем обозначения аллелей: D – нормальное зрение, d – дальтонизм. В генотипе мужчины присутствует только одна X-хромосома (соответственно один аллель гена, контролирующего цветовое зрение) \Rightarrow генотип мужчин-дальтоников \underline{d} , с нормальным зрением – \underline{D} . Женщина имеет нормальное зрение, аллель D она могла получить только от матери, от отца она получила аллель d , ее генотип $D//d$.

2. Определим генотипы и фенотипы детей в этом браке.

$$P: \quad \begin{array}{c} \text{♀ } \underline{A} \underline{D} \\ A \ d \end{array} \quad \times \quad \begin{array}{c} \text{♂ } \underline{a} \underline{D} \\ a \end{array}$$

$$G_p: (1/2 A : 1/2 a)(1/2 D : 1/2 d) \quad a(1/2 D : 1/2 -)$$

	$1/2 aD$	$1/2 a-$
$1/4 AD$	$1/8 \underline{A} \underline{D}$ $a \ d$	$1/8 \underline{A} \underline{D}$ a
$1/4 Ad$	$1/8 \underline{A} \underline{D}$ $a \ d$	$1/8 \underline{A} \underline{d}$ a
$1/4 aD$	$1/8 \underline{a} \underline{D}$ $a \ D$	$1/8 \underline{a} \underline{D}$ a
$1/4 ad$	$1/8 \underline{a} \underline{D}$ $a \ d$	$1/8 \underline{a} \underline{d}$ a

Ответ. Мальчики: по 1/4 голубоглазых и кареглазых дальтоников; по 1/4 голубоглазых и кареглазых с нормальным зрением; все девочки с нормальным зрением (50 % из них – носительницы гена d), 1/2 девочек с голубыми глазами, 1/2 с карими глазами.

Наследование признаков, частично сцепленных с полом

Задача 5. Рецессивный ген, контролирующий развитие аномального цветка у дремы, частично сцеплен с полом, т. е. его аллели располагаются как в X, так и в Y-хромосоме. Какого расщепления по фенотипу следует ожидать в реципрокных скрещиваниях от скрещивания растений с нормальными и аномальными цветками?

Решение. Введем обозначения: A – норма, a – аномалия. Запишем схему скрещивания:

$P: \text{♀ } \underline{A} \times \text{♂ } \underline{a}$ $\quad \quad A \quad a$ $F_1: \text{♀ } \underline{A}; \text{♂ } \underline{A}$ $\quad \quad a \quad a$ $F_2: \text{♀ } \underline{A}; \text{♀ } \underline{A}; \text{♂ } \underline{A}; \text{♂ } \underline{a}$ $\quad \quad A \quad a \quad a \quad a$ <hr style="width: 50%; margin: 0 auto;"/> $3/4 A- : 1/4 aa(\text{♂})$	$P: \text{♀ } \underline{a} \times \text{♂ } \underline{A}$ $\quad \quad a \quad A$ $F_1: \text{♀ } \underline{A}; \text{♂ } \underline{a}$ $\quad \quad a \quad A$ $F_2: \text{♀ } \underline{A}; \text{♀ } \underline{a}; \text{♂ } \underline{A}; \text{♂ } \underline{a}$ $\quad \quad a \quad a \quad A \quad A$ <hr style="width: 50%; margin: 0 auto;"/> $3/4 A : 1/4 aa(\text{♀})$
---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

Расщепление по фенотипу в F_1 в обоих реципрокных скрещиваниях отсутствует – все растения с нормальными цветками. Однако, поскольку Y -хромосома самца в первом скрещивании несет рецессивный аллель, а во втором – доминантный, расщепления по генотипу в реципрокных скрещиваниях различаются (в первом скрещивании – $1/2 X^A X^a : 1/2 X^A Y^a$, во втором – $1/2 X^A X^a : 1/2 X^a Y^A$). В F_2 различаются расщепления как по генотипу, так и по фенотипу: в первом реципрокном скрещивании аномальные цветки наблюдаются только у мужских растений, во втором – только у женских.

Ответ. Как в первом, так и во втором реципрокном скрещивании расщепление идет в соотношении $3/4$ растений с нормальными и $1/4$ – с аномальными цветками, однако в первом реципрокном скрещивании аномальные цветки будут наблюдаться только у мужских растений, во втором – только у женских.

Наследование голандрических и гологенических признаков

Задача 6. Ген-ингибитор пятнистости листьев (A) у дремы (*Melandrium sp.*) наследуется с Y -хромосомой. Определите расщепление в F_1 от скрещивания растений с пятнистыми и непятнистыми листьями.

Решение.

1. Ген A расположен в Y -хромосоме, в X -хромосоме отсутствует, следовательно, ген A определяет голандрический признак, генотип женского растения – XX , мужского – XY^A .

2. Схема скрещивания:

$$P: \quad \text{♂}XY^A \times \text{♀}XX$$

$$F_1: \quad \text{♂}1/2 XY^A : \text{♀}1/2 XX$$

Ответ. Женские растения в F_1 имеют пятнистые, а мужские – непятнистые листья.

Задача 7. При скрещивании серых самок аквариумных рыбок гуппи с пестроокрашенным самцом в первом поколении получены серые самки и пестрые самцы. Такое же расщепление наблюдается и во втором поколении. Объясните полученные результаты, если известно, что у гуппи в диких линиях пол определяется по типу XX – XY , в аквариумных – ZZ – ZW .

Решение.

1. Признак серой окраски наследуется от матери к дочери \Rightarrow признак гологенический. Ген, контролирующей серую окраску, локализован в W -хромосоме, отсутствует в Z -хромосоме.

2. Введем обозначения: A – серая окраска.

3. Схема скрещивания:

$P:$	$\text{♀}ZW^A$	\times	$\text{♂}ZZ$
	серая		пестрый
$F_1:$	$\text{♀}ZW^A$	\times	$\text{♂}ZZ$
	серая		пестрый
$F_2:$	$\text{♀}ZW^A$	\times	$\text{♂}ZZ$
	серая		пестрый

Ответ. Признак серой окраски тела в аквариумной линии гуппи гологенетический.

Наследование зависимых от пола признаков

Задача 8. Ген, контролирующий наличие и отсутствие рогов у дорсетской и суффолдской пород овец, со сменой доминирования: у гетерозиготных баранов доминирует рогатость, у ярок – безрогость (комолость). Определите расщепление во втором поколении от реципрокных скрещиваний рогатых и безрогих животных.

Решение.

Введем обозначения: пусть аллель H определяет развитие рогов, h – их отсутствие, тогда генотип рогатых барана и ярки – HH , безрогих – hh .

$P:$	$\text{♀}HH \times \text{♂}hh$	или	$\text{♀}hh \times \text{♂}HH$
	рогатая комолая		комолая рогатая
$F_1:$	$\text{♀}Hh, \text{♂}Hh$		
	комолая рогатая		
$F_2:$	$\text{♀♀} : 1/4 HH : 1/2 Hh : 1/4 hh ;$	$\text{♂♂} : 1/4 HH : 1/2 Hh : 1/4 hh$	
	рогатые комолые комолые	рогатые рогатые комолые	
	$\text{♀♀} 1/4 \text{ рогатые} : 3/4 \text{ комолые}$		$\text{♂♂} 3/4 \text{ рогатые} : 1/4 \text{ комолые}$

Ответ. Расщепление в группах самок и самцов различается, в группе самок наблюдается 3/4 комолых и 1/4 рогатых, в группе самцов – 3/4 рогатых и 1/4 комолых животных.

ЗАДАЧИ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОГО РЕШЕНИЯ

1. Коричневых самок попугайчиков-неразлучников скрещивали с нормальным самцом (зеленой окраски). В первом поколении все птицы имели зеленую окраску оперения. В реципрокном скрещивании (коричневый самец, зеленые самки) в первом поколении получили расщепление, причем все самцы были зеленые, а самки – коричневые. Как наследуется окраска оперения у попугайчиков-неразлучников?

2. Иногда у кур яичники не развиваются или не функционируют, а вместо них развиваются семенники. Какого типа потомство можно ожидать от скрещивания таких «петухов» с нормальными курами, если известно, что яйца типа WW не способны к развитию?

3. Локализация гена в Y -хромосоме впервые была обнаружена в 1925 г. А. де Зулуте. Существует четыре фенотипических класса жуков-листоедов *Phytodecta variabilis*: полосатый, желтый, красный и черный, отличающихся окраской надкрыльев. Все четыре фенотипа отличаются аллелями одного гена, обозначаемыми e^e для полосатых жуков, e^y – для желтых жуков, e^r – для красных, e^b – для черных. Характер доминирования $e^b > e^r > e^y > e^e$. Ген расположен в половых хромосомах, причем все четыре аллели могут быть локализованы как в X -, так и в Y -хромосоме. При скрещивании полосатой самки с желтым самцом в F_1 обнаружено 13 полосатых самок и 11 желтых самцов. В F_2 все самки (31) были полосатыми, а все самцы (29) – желтыми. Каковы генотипы родителей?

4. Рогатый черный баран, скрещенный с комолой белой яркой, дал следующее потомство: самцов – 1/4 рогатых белых, 1/4 рогатых черных, 1/4 комолых белых и 1/4 комолых черных, самок – 1/2 комолых белых и 1/2 комолых черных. Каковы генотипы родителей, если у овец белая окраска руна доминирует над черной, а рогатость доминирует у самцов и рецессивна у самок?

5. При скрещивании кошек с разной окраской шерсти получены следующие результаты:

P : ♀ черные × ♂ рыжие	P : ♀ рыжие × ♂ черные
F_1 : ♀ черепаховые, ♂ черные	F_1 : ♀ черепаховые, ♂ рыжие
F_2 : ♀♀ черепаховые и черные, ♂♂ черные и рыжие	F_2 : ♀♀ черепаховые и рыжие, ♂♂ черные и рыжие

Определите генотипы исходных форм и потомков, характер наследования признака окраски.

6. У двудомного растения дремы встречается иногда рецессивный ген «узкие листья», локализованный в X -хромосоме. Гомозиготное широколистное растение было оплодотворено пыльцой узколистного растения, затем выращенное из полученных семян женское растение скрещено с широколистным мужским. Какими будут потомки от этого скрещивания, если система определения пола у данного растения XX – XY ?

7. У *Ecballium elaterium* однодомные (гермафродитные) растения классифицируют как вариант *elaterium*, а двудомные – как вариант *dioicum*. Введем обозначения: *E. elaterium elaterium* – a^+a^+ , мужские растения *E. elaterium dioicum* – $a^D a^d$, женские растения *E. elaterium dioicum* – $a^d a^d$. Каковы будут результаты скрещиваний:

а) ♀ *dioicum* × ♂ *dioicum*; б) ♀ *dioicum* × ♂ *elaterium*?

8. Самки дрозофилы с зазубренными крыльями (фенотип *Notch*) скрещиваются с самцами дикого типа. В первом поколении получили 550 самок дикого типа, 472 самки с зазубренными крыльями и 515 самцов дикого типа. Объясните полученные результаты.

9. У дрозофилы ген редуцированных крыльев (*vg*) рецессивен и расположен в аутосоме; ген желтой окраски тела (*y*) также рецессивен, но сцеплен с полом. Если гомозиготную по этим генам самку скрестить с нормальным самцом, то как будет выглядеть потомство F_1 и F_2 ?

10. От двух нормальных по зрению родителей родилась дочь с нормальным зрением. Впоследствии она вышла замуж за мужчину-дальтоника, который имел нормальных по зрению брата и сестру. От этого брака родилась одна дочь-дальтоник. Родители хотят знать, какова вероятность рождения у них других детей-дальтоников?

11. Имеются три линии дрозофилы: *yellow* (*y*) – желтое тело, *vestigial* (*vg*) – короткие рудиментарные крылья, *scarlet* (*st*) – ярко-красные глаза. Ген *vg* локализован в хромосоме II, ген *st* – в хромосоме III, ген *y* – в хромосоме I (*X*). Выведите линию, маркированную тремя этими мутациями. Учтите, что самка может быть использована в скрещивании только один раз, самец – многократно. Родителей можно сохранять до того момента, когда вылетят мухи следующего поколения.

12. Женщина с нормальным зрением, оба родителя которой имели нормальное зрение, выходит замуж за мужчину с нормальным зрением. От этого брака родилась дочь с нормальным зрением и сын-дальтоник. И сын и дочь вступили в брак с нормальными в отношении зрения людьми. У дочери родилось два сына, один из которых оказался дальтоником. Все дети сына – три мальчика и две дочери – были нормальными в отношении зрения. Каковы генотипы всех лиц, упомянутых в задаче?

13. В первом поколении от скрещивания рано оперившегося петуха и поздно оперившейся курицы наблюдалось 20 поздно оперившихся петушков и 22 рано оперившиеся курочки. В реципрокном скрещивании в первом поколении и курочки и петушки оперялись поздно. Каких результатов следует ожидать во втором поколении в реципрокных скрещиваниях?

14. При скрещивании петухов породы род-айленд, имеющих золотистое оперение, с серебристыми суссекскими курами наблюдается крискросс-наследование: в F_1 все куры золотистые, петухи – золотистые. Как наследуется признак серебристой окраски оперения? Каких результатов следует ожидать в F_1 обратного скрещивания? В F_2 в обоих реципрокных скрещиваниях?

15. При скрещивании рябых петухов с нерябыми курами все петушки и курочки в F_1 оказались рябыми, а в F_1 обратного скрещивания курочки были нерябые, петушки – рябые. Какого расщепления можно ожидать в F_2 обоих реципрокных скрещиваний среди 100 потомков?

16. При скрещивании белого самца аквариумной рыбки медаки с красной самкой в F_1 все самцы и самки оказались красными, а в F_2 – 117 красных обоего пола и 43 белых самца. В обратном скрещивании в F_1 появилось 197 белых самцов и 230 красных самок. Как наследуется признак? Определите генотипы исходных рыб. Какое расщепление ожидается в F_2 обратного скрещивания среди 200 потомков?

17. Женщина-дальтоник имеет нормальных по зрению мать и брата. Какова вероятность того, что ее первый сын будет дальтоником?

18. У мужа и жены нормальное зрение, несмотря на то, что отцы обоих – дальтоники. Какова вероятность того, что первый ребенок этой четы будет: сыном с нормальным зрением, дочерью с нормальным зрением, сыном-дальтоником, дочерью-дальтоником?

19. У собаки в помете восемь щенков, половина из них самцы. Один из щенков болен гемофилией. Сколько щенков и какого пола окажутся носителями гемофилии? С помощью какого скрещивания можно обнаружить носителей гемофилии среди этих собак?

20. Пыльцой 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. В обратном скрещивании все гибридные растения были зеленые. Как это можно объяснить? Какого потомства в F_2 от этих скрещиваний вы ожидаете получить? Определите генотипы исходных растений.

Тема 5. СЦЕПЛЕННОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ И КРОССИНГОВЕР

Геном любого организма содержит тысячи и десятки тысяч генов, в то время как его кариотип представлен лишь небольшим количеством хромосом – материальных носителей генов. В связи с этим одна и та же хромосома должна содержать не один, а множество генов. Совокупность таких генов, лежащих в одной хромосоме, называют группой сцепления, а сами гены – сцепленными. Сцепленные гены в ряду поколений передаются вместе, единым блоком. Соответственно признаки, гены которых находятся в одной хромосоме, также будут сцепленными и будут передаваться вместе. Число групп сцепления равно гаплоидному набору хромосом. Исключение – высшие организмы, у которых есть гетерогамет-

симо, если частота кроссинговера между ними составляет 50 %. Однако при этом гены не всегда должны быть локализованы в разных хромосомах: они могут принадлежать к одной группе сцепления, но находиться на расстоянии более 50 сМ (1 сМ = 1 % кроссинговера) друг от друга. Так, гены, контролирующие окраску цветка и семени у садового гороха, локализованы в одной хромосоме на расстоянии 200 сМ.

Таким образом, разная частота появления особей в анализирующем скрещивании позволяет:

- утверждать о том, что гены сцеплены;
- установить силу сцепления (частоту кроссинговера) между этими генами;
- установить частоту образования кроссоверных гамет и гамет родительского типа (100 % – частота кроссоверных гамет);
- определить генотип гетерозиготного родителя (по классам особей родительского типа, т. е. особей, возникающих с большей частотой). При этом следует помнить, что генотип кроссоверных гамет и, как следствие, кроссоверных особей, зависит от исходного положения доминантных аллелей в гомологичных хромосомах дигетерозиготной особи.

В рассмотренном выше примере доминантные аллели имеют *цис*-положение (состояние «притяжения»). В случае *транс*-положения (состояния «отталкивания») доминантных аллелей кроссоверными будут гаметы с генотипом AB и ab , которые в предыдущем варианте являются исходным родительским типом гамет.

РЕШЕНИЕ ТИПОВЫХ ЗАДАЧ

Наиболее типичными генетическими задачами по теме «Сцепленное наследование и кроссинговер» являются задачи трех вариантов:

- 1) задачи на определение гамет у гетерозиготной особи при *цис*- и *транс*-положении доминантных аллелей;
- 2) задачи на определение частоты кроссинговера между сцепленными генами по результатам анализирующего скрещивания;
- 3) задачи на определение частоты кроссинговера между сцепленными генами по результатам второго поколения.

Из перечисленных вариантов последний – наиболее сложный. Чтобы определить частоту кроссинговера по результатам второго поколения необходимо (в случае дигетерозиготы типа $AaBb$):

- 1) найти долю рецессивных гомозигот $aabb$;
- 2) извлечь корень квадратный из частоты рецессивных гомозигот, тем самым определив частоту образования гамет типа ab . Если частота

гамет ab составляет меньше 25 %, то эти гаметы являются гаметами кроссоверного типа, и для определения частоты кроссинговера необходимо удвоить значение частоты гаметы ab (так как частота кроссинговера – сумма двух кроссоверных гамет, а они возникают с одинаковой вероятностью). Если же частота гамет ab больше 25 %, то эти гаметы являются гаметами родительского типа. В этом случае частота кроссинговера будет равна 100 % ($2 \times$ частота гамет ab).

Задача 1. Пусть гены A и B сцеплены и расстояние между ними составляет 40 сМ. Сколько и каких гамет будет образовываться у особей с генотипом $\frac{AB}{ab}$ и генотипом $\frac{Ab}{aB}$?

Решение.

Для решения этой задачи необходимо помнить, что расстояние между генами соответствует частоте кроссинговера. Частота же кроссинговера определяется как доля кроссоверных гамет. Теперь, согласно этим положениям, можем выписать все типы гамет и указать частоту их образования.

Для особи с генотипом $\frac{AB}{ab}$:

Тип гамет	Класс гамет	Частота образования, %
Родительский	AB	30
	ab	30
Кроссоверный	aB	20
	Ab	20

Для особи с генотипом $\frac{Ab}{aB}$:

Тип гамет	Класс гамет	Частота образования, %
Родительский	Ab	30
	aB	30
Кроссоверный	AB	20
	ab	20

Ответ. Для особи с генотипом $\frac{AB}{ab}$: родительские гаметы AB (30 %) и ab (30 %); кроссоверные гаметы Ab (20 %) и aB (20 %). Для особи с генотипом $\frac{Ab}{aB}$: родительские гаметы Ab (30 %) и aB (30 %); кроссоверные гаметы AB (20 %) и ab (20 %).

Задача 2. У морских свинок белая окраска шерсти (w) рецессивна по отношению к черной окраске (W), а волнистые волосы (v) рецессивны по отношению к прямым (V). Скрещивается гомозиготная морская свинка, имеющая белую окраску шерсти и волнистые волосы, с морской свинкой, имеющей черные прямые волосы. Полученные в результате такого скрещивания гибриды F_1 повторно скрещиваются с двойным рецессивом и дают следующее потомство: 30 черных морских свинок с прямыми волосами, 10 черных с волнистыми волосами, 12 белых с прямыми волосами и 31 белая с волнистыми волосами (всего 83 особи).

Наследуются ли гены, контролирующие у морской свинки окраску шерсти и форму волоса, независимо? Если гены сцеплены и между ними происходит кроссинговер, то с какой частотой это случается?

Решение.

Предположим, что гены, контролирующие у морской свинки окраску шерсти и форму волоса, действительно наследуются независимо друг от друга. Тогда должен получиться следующий результат:

$$\begin{array}{l}
 P: \quad \text{♀ } WWWV \quad \times \quad \text{♂ } wvvv \\
 F_1: \quad \quad \quad WwVv \\
 P: \quad \quad \text{♀ } WwVv \quad \times \quad \text{♂ } WwVv \\
 F_a: \quad 1/4 \text{ черных с прямыми волосами } (WwVv) \\
 \quad \quad 1/4 \text{ черных с волнистыми волосами } (Wwvv) \\
 \quad \quad 1/4 \text{ белых с прямыми волосами } (wwVv) \\
 \quad \quad 1/4 \text{ белых с волнистыми волосами } (wwvv)
 \end{array}$$

Проверим наше предположение с помощью метода χ^2 . Поскольку в анализируемом скрещивании получено всего 83 особи, то в случае независимого наследования каждый фенотипический класс должен состоять из 20,75 особей ($1/4 \times 83 = 20,75$). Тогда

$$\begin{aligned}
 \chi_{\text{факт}}^2 &= ((30 - 20,75)^2/20,75) + ((10 - 20,75)^2/20,75) + \\
 &+ ((12 - 20,75)^2/20,75) + ((31 - 20,75)^2/20,75) = 118,44; \\
 df &= n - 1 = 4 - 1 = 3; \\
 \chi_{0,05}^2 &= 7,815; \\
 \chi_{\text{факт}}^2 &\gg \chi_{0,05}^2.
 \end{aligned}$$

Эти данные указывают на то, что наше предположение неверно. Следовательно, гены, контролирующие у морской свинки окраску шерсти и форму волоса, сцеплены, но их сцепление неполное. На основании этого вывода запишем окончательную схему скрещивания:

$$P: \quad \text{♀} \frac{WV}{WV} \quad \times \quad \text{♂} \frac{wv}{wv}$$

$$F_1: \quad \frac{WV}{wv}$$

$$P: \quad \text{♀} \frac{WV}{wv} \quad \times \quad \text{♂} \frac{wv}{wv}$$

F_a : 30 черных с прямыми волосами (некроссоверные потомки с генотипом $WwVv$)
 31 белая с волнистыми волосами (некроссоверные потомки с генотипом $Wwwv$)
 10 белых с волнистыми волосами (кроссоверные потомки с генотипом $wwVv$)
 12 белых с прямыми волосами (кроссоверные потомки с генотипом $wwwv$)

Найдем частоту кроссинговера между генами W и V :

$$rf = \frac{\text{сумма кроссоверных особей}}{\text{сумма всех особей}} \times 100 \%,$$

$$rf = ((10 + 12)/(30 + 10 + 12 + 31)) \times 100 \% = 26,5 \%$$

Ответ. Гены W и V сцеплены, но сцепление неполное: $rf = 26,5 \%$.

Задача 3. При скрещивании душистого горошка, имеющего яркую окраску цветов и усики на листьях, с растением с бледной окраской цветков и без усиков на листьях, получено первое поколение, состоящее из растений с яркими цветками и усиками на листьях. Во втором поколении этого скрещивания получено расщепление: 424 растения с яркими цветками и усиками, 99 бледных с усиками, 102 ярких без усиков, 91 бледных без усиков. Всего: 716 растений. Объясните полученные результаты.

Решение.

Согласно условию задачи, при скрещивании душистого горошка, имеющего яркую окраску цветов и усики на листьях, с растением с бледной окраской цветков и без усиков на листьях, в первом поколении получено единообразие. Следовательно, исходные растения были гомозиготными. На основании этого можем ввести обозначения аллелей, отвечающих за тот или иной признак: A – яркая окраска цветков, a – бледная окраска цветков, B – наличие усиков и b – отсутствие усиков.

Если бы гены наследовались независимо, то во втором поколении было бы расщепление $9/16 A-B-$, $3/16 A-bb$, $3/16 aaB-$ и $1/16 aabb$. Однако полученные результаты не соответствуют такому расщеплению, что подтверждается с помощью метода χ^2 (при независимом наследовании $\chi^2 = 65$ при $p < 0,05$). Следовательно, гены сцеплены, но сцепление неполное.

Частоту кроссинговера (силу сцепления) можно определить по частоте особей с генотипом $aabb$, которые возникают при слиянии двух одинаковых гамет (при этом частоты гамет перемножаются). Частота образования особей $aabb = 91 : 716 = 0,13$. Отсюда частота образования гаметы $ab = \sqrt{0,13} \approx 0,36$, или 36 %. Поскольку гамета ab возникает с частотой $\approx 36\%$ (т. е. более 25 %), то она является родительской. С такой же вероятностью образуется гамета AB . Следовательно, в сумме доля двух родительских гамет составляет 72 %. Отсюда частота кроссинговера равна $100\% - 72\% = 28\%$. Доля кроссоверных гамет равна 28 %.

Ответ. Гены, контролирующие у душистого горошка интенсивность окраски цветков и наличие усиков, сцеплены, но сцепление неполное. Частота кроссинговера между этими генами равна 28 %.

ЗАДАЧИ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОГО РЕШЕНИЯ

1. Пусть гены A и B сцеплены и частота рекомбинации между ними составляет 40 %. Каковы будут генотипы особей первого поколения от скрещивания $\frac{Ab}{Ab} \times \frac{aB}{aB}$?

Какие гаметы и в каком количественном соотношении образуются у особей первого поколения? Каким будет расщепление во втором поколении?

2. Гены A и B сцеплены, кроссинговер между ними составляет 20 %. Определите, сколько появится в потомстве дигетерозиготы $\frac{AB}{ab}$ при самооплодотворении форм с генотипами $aabb$ и $A-bb$? Что получится при кроссинговере 10 %?

3. Если гены A и B сцеплены и кроссинговер между ними составляет 20 %, то какова пропорция генотипов $\frac{ab}{ab}$ и $\frac{aB}{aB}$ в F_2 от скрещивания $\frac{Ab}{Ab} \times \frac{aB}{aB}$?

4. У *Drosophila melanogaster* гены красной, белой и эозиновой окраски глаз являются разными аллелями одного гена. Известно, что гены желтого тела и белых глаз сцеплены друг с другом и дают 1,5 % кроссинговера. Какой процент кроссинговера будет наблюдаться между генами желтого тела и эозиновых глаз?

5. У *Drosophila melanogaster* мутация «black» (черный) отличается черной окраской тела от нормальных мух, имеющих серую окраску, а мутация «are» (дуговидный) в отличие от прямых крыльев нормальных мух имеет крылья, несколько вогнутые и загнутые книзу. В представленном ниже скрещивании указаны родители (гомозиготы) и потомство, полученное от скрещивания самок первого поколения с черными дуговидными самцами (данные из Бриджеса и Моргана). На основании этих данных вычислите силу сцепления между генами, определяющими окраску тела и форму крыльев.

P : ♀ черное тело × ♂ черное тело
 дуговидные крылья дуговидные крылья
 F_2 : серые прямокрылые – 1641
 серые дуговидные – 1251
 черные прямокрылые – 1180
 черные дуговидные – 1532 (всего: 5604)

6. У *Drosophila melanogaster* признаки желтого тела («yellow») и киноварных глаз («vermilion») сцеплены с полом и рецессивны по отношению к серому телу и красным глазам нормальных особей. Гены желтого тела и киноварных глаз расположены на расстоянии 28 сМ. Ген зачаточных крыльев рецессивен и локализован в одной из аутосом. Скрещена гомозиготная желтая красноглазая длиннокрылая самка с гомозиготным серым киноварным зачаточнокрылым самцом. Каким будет потомство от скрещивания: а) самки из первого поколения с желтым киноварным зачаточнокрылым самцом; б) самца из первого поколения с желтой киноварной зачаточнокрылой самкой?

7. Джонс нашел, что у помидора высокий рост стебля доминирует над карликовым, а шаровидная форма плода – над грушевидной. Гены, определяющие эти признаки, сцеплены и частота рекомбинации между ними соответствует 20 %.

Скрещено гомозиготное высокое растение, имеющее грушевидные плоды, с гомозиготным карликовым, имеющим шаровидные плоды. Каковы будут результаты первого и второго поколений? Каковы будут результаты возвратного скрещивания F_1 с карликовым грушевидным?

8. У крыс темная окраска глаз обусловлена комплиментарным взаимодействием генов R и P ; рецессивные аллели каждого из этих генов вызывают светлую окраску глаз. Гены эти лежат в одной хромосоме.

Крысы с темными глазами $\frac{RP}{RP}$ были скрещены с двойным рецессивом $\frac{rp}{rp}$. При возвратном скрещивании особей первого поколения с двой-

ными рецессивными получено следующее потомство (данные Кастла): темноглазых – 1255, светлоглазых – 1777.

Когда же были скрещены крысы $\frac{RP}{RP}$ с крысами $\frac{rP}{rP}$ и F_1 повторно скрестили с двойным рецессивом, то получилось следующее потомство: темноглазых – 174, светлоглазых – 1540. Всего: 1714. Определите частоту рекомбинации между генами R и P .

9. Пусть у кур гены E (раннее оперение) и B (рябое оперение) сцеплены с полом и расстояние между ними 20 сМ. Каково будет потомство от скрещивания рано оперившейся черной курицы с петухом, полученным от скрещивания гомозиготного поздно оперившегося рябого петуха с рано оперившейся черной курицей?

10. Особь, гомозиготная по генам A и B , скрещена с особью, гомозиготной по генам a и b . Во втором поколении от этого скрещивания получено: AB – 334, Ab – 37, aB – 38 и ab – 87 особей. Всего: 496 особей. Чем отличаются эти результаты от ожидаемых в случае независимого наследования? Какова частота рекомбинации между генами A и B ?

11. Окраска зерен у пшеницы обусловлена взаимодействием двух генов по типу некумулятивной полимерии. Каково будет расщепление во втором поколении от скрещивания красной и белой пшеницы, если расстояние между генами, определяющими окраску, составляет 10 сМ?

12. Сцепленные гены C и B дают 20 %, а D и F – 40 % кроссинговера. Гены C и B лежат в одной хромосоме, а D и F – в другой. Какие и с какой частотой будут образовываться гаметы у особи с генотипом $\frac{CB}{Cb} \frac{Df}{dF}$.

13. Проводится анализирующее скрещивание дигетерозиготного растения $AaBb$ с полным рецессивом $aabb$. Известно, что эти два гена сцеплены, но сцепление неполное: между ними возможен кроссинговер с частотой 10 %. Известно, что у дигетерозиготной особи доминантные аллели находятся в *цис*-положении. Установите, какую долю потомства от такого скрещивания будут составлять особи с генотипом $AaBb$?

14. Скрещиваются две гомозиготные особи $EEFF$ и $eeff$. Полученные в результате такого скрещивания гибриды F_1 повторно скрещиваются с двойным рецессивом и дают следующее потомство: $2/6 EF$, $1/6 Ef$, $1/6 eF$ и $2/6 ef$. Объясните результаты.

15. Скрещиваются две гомозиготные особи $AABB$ и $aabb$. Полученные в результате такого скрещивания гибриды F_1 повторно скрещиваются с двойным рецессивом. Какая доля потомства F_2 будет иметь генотип $aabb$, при условии, что эти два гена: а) не сцеплены; б) полностью

сцеплены; в) располагаются на расстоянии 10 сМ; г) располагаются на расстоянии 24 сМ?

16. Штамм *Neurospora* с генотипом *HI* скрещивается со штаммом, имеющим генотип *hi*. Половина потомства от такого скрещивания имеет генотип *HI*, а вторая половина – *hi*. Объясните полученный результат.

17. У некоего гаплоидного организма два гена *C* и *D* сцеплены и находятся на расстоянии 8 сМ. Проводится скрещивание типа *Cd* × *cd*. Какую долю от общего количества потомков от такого скрещивания будут иметь особи: а) *CD*; б) *cd*; в) *Cd*; г) все кроссоверные?

18. У человека дальтонизм и гемофилия обусловлены сцепленными с полом рецессивными генами *d* и *h* (их нормальные аллели – *D* и *H*). У женщины 6 сыновей: двое из них страдают дальтонизмом, но имеют нормальную свертываемость крови; трое страдают гемофилией при нормальном зрении; один страдает и гемофилией и дальтонизмом. Каков генотип матери? Почему она имеет сыновей трех типов? Могут ли у такой женщины родиться здоровые сыновья?

19. У человека locus резус-фактора сцеплен с locusом, определяющим форму эритроцитов, и находится от него на расстоянии 3 сМ. Резус-положительность и эллиптоцитоз (эритроциты эллиптической формы) определяются доминантными аутосомными генами. Один из супругов гетерозиготен по обоим генам. При этом резус-положительность он унаследовал от одного родителя, эллиптоцитоз – от другого. Второй супруг резус-отрицателен и имеет нормальные эритроциты. Определите процентное соотношение вероятных генотипов и фенотипов детей в этой семье.

20. У человека синдром дефекта ногтей и коленной чашечки определяется доминантным аутосомным геном. На расстоянии 10 сМ от него находится locus групп крови системы *ABO*. Один из супругов имеет II группу крови, другой – III. Супруг со II группой крови страдает дефектом ногтей и коленной чашечки, его отец был с I группой крови и не имел этих аномалий, а мать – с IV группой крови и имела оба дефекта. Супруг, имеющий III группу крови, нормален в отношении гена дефекта ногтей и коленной чашечки и гомозиготен по обеим парам анализируемых генов.

Определите вероятность рождения в такой семье детей, страдающих дефектом ногтей и коленной чашечки, и возможные у них группы крови.

21. У человека рецессивный ген *c* обуславливает цветовую слепоту (протанопию), а рецессивный ген *d* – мышечную дистрофию Дюшена. Оба признака определяются генами, локализованными в X-хромосоме.

По родословной одной многодетной семьи 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 три 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.

22. Бешеный огурец является двудомным растением, причем пол у него определяется не морфологически различимыми половыми хромосомами, а благодаря двум генам. Контроль формирования пола со стороны этих генов происходит так: один из генов, ген M , детерминирует мужскую фертильность, а его рецессивный аллель m – мужскую стерильность; второй ген, ген F , определяет женскую стерильность, а его рецессивный аллель f – женскую фертильность. Любая популяция бешеного огурца состоит из мужских (примерно 50 %) и женских (около 50 %) особей. Очень редко в таких популяциях встречаются гермафродитные особи, которые имеют как мужские, так и женские половые органы.

Каковы полные генотипы мужских и женских особей у бешеного огурца? Благодаря чему в популяциях такого растения поддерживается примерно равное соотношение мужских и женских особей? Какова причина появления у бешеного огурца гермафродитных особей и почему они появляются с очень низкой частотой?

23. У льна известны линии, которые по-разному чувствительны к некоторым расам льняной ржавчины. Например, линия льна 77ОВ резистентна к ржавчине расы 24, но восприимчива к расе 22. Линия же Бомбей, наоборот, к расе 24 восприимчива, но зато устойчива по отношению к расе льняной ржавчины 22. Если скрестить эти две линии, то гибриды F_1 будут устойчивы к обеим расам фитопатогенного гриба. При дальнейшем же размножении гибридов F_1 все потомство F_2 распределяется следующим образом: растений, резистентных к обеим расам льняной ржавчины, – 184, резистентных к расе 22, но чувствительных к расе 24 – 58, резистентных к расе 24, но чувствительных к расе 22 – 63, чувствительных к обеим расам гриба – 15. Предложите гипотезу, которая могла бы объяснить эти данные. Подтвердите или опровергните правильность выдвинутой гипотезы с помощью метода χ^2 . Укажите генотипы исход-

ных линий льна 77ОВ и Бомбей, генотип гибридов F_1 и генотипы всех потомков F_2 .

24. У наземной улитки *Cerpea nemoralis* цвет раковины определяется тремя аллелями одного гена: Y – коричневый, y^1 – розовый, y – желтый. Аллель Y доминирует над аллелями y^1 и y , а аллель y^1 – над аллелем y . С локусом окраски тесно сцеплен ген распределения окраски (полосатости). Этот ген также представлен тремя аллелями: аллель B контролирует равномерное распределение коричневой, розовой и желтой окраски, аллель b^1 детерминирует появление широкой темной полосы на общем фоне, а аллель b – несколько узких полос. Степень доминирования среди этих аллелей следующая: $B > b^1 > b$.

В четырех опытах скрещивались коричневые улитки с равномерной окраской и розовые с широкой полосой. В одном варианте скрещивания потомство получилось в соотношении: 2 коричневых гладких, 1 розовый с широкой полосой и 1 желтый с узкими полосами. Во втором скрещивании получилось: 2 коричневых гладких, 1 розовый с узкими полосами и 1 желтый с широкой полосой. В двух остальных скрещиваниях получилось по четыре фенотипа в равном соотношении: коричневый с широкой полосой, коричневый с узкими полосами, розовый равномерно окрашенный и желтый с равномерной окраской.

25. Определите, в каком порядке были сцеплены гены у родителей во всех четырех вариантах скрещиваний.

Тема 6. КАРТИРОВАНИЕ ХРОМОСОМ

Картирование – это определение локализации и расположения генов (или каких-то других последовательностей ДНК) друг относительно друга на хромосомах. Один из основных методов построения генетических карт – трехфакторное анализирующее скрещивание, которое позволяет определить принадлежность изучаемых генов к одной (или разным) группе сцепления, оценить относительное расстояние между ними и их взаимное расположение на хромосоме.

В качестве примера рассмотрим трехфакторное анализирующее скрещивание, в потомстве которого выявляется восемь типов особей, что соответствует восьми типам гамет, образующимся в мейозе у анализируемой особи. Выпишем их реципрокными классами (т. е. классами, возникающими с одинаковой вероятностью).

$$P: \frac{ABC}{abc} \times \frac{abc}{abc}$$

$$G_P:$$

Гаметы анализируемой особи		Гаметы особи-анализатора
$\left. \begin{matrix} ABC \\ abc \end{matrix} \right\}$	Родительский класс гамет	abc
$\left. \begin{matrix} Abc \\ aBC \end{matrix} \right\}$	Кроссоверный класс гамет, возникающий в результате рекомбинации на участке AB (обозначим их количество через X)	
$\left. \begin{matrix} ABc \\ abC \end{matrix} \right\}$	Кроссоверный класс гамет, возникающий в результате рекомбинации на участке BC (обозначим их количество через Y)	
$\left. \begin{matrix} AbC \\ aBc \end{matrix} \right\}$	Двойной кроссоверный класс гамет, возникающий в результате одновременной рекомбинации на участке AB и BC (обозначим их количество через Z)	

Для определения расстояния между генами необходимо определить частоту рекомбинации на участках AB , BC и AC . Между генами A и B частота рекомбинации определяется как доля кроссоверных гамет, т. е. гамет типа Ab и aB , которые возникают в результате кроссинговера на участке AB и двойного кроссинговера. Следовательно,

$$rf_{AB} = \frac{X + Z}{\text{сумма всех особей}} \times 100 \% \quad (1)$$

Аналогичным образом можно определить расстояние между генами B и C (как долю кроссоверных гамет типа Bc и bC):

$$rf_{BC} = \frac{Y + Z}{\text{сумма всех особей}} \times 100 \% \quad (2)$$

При определении расстояния между крайними генами, т. е. генами A и C , кроссоверные гаметы типа Ac и aC возникают в результате одиночных обменов на участках AB и BC . Следовательно,

$$rf_{AC} = \frac{X + Y}{\text{сумма всех особей}} \times 100 \% \quad (3)$$

Если в хромосоме гены расположены линейно, то расстояние между крайними генами A и C , которое измеряется в процентах кроссинговера, или морганидах ($1 \text{ M} = 1 \% \text{ кроссинговера}$), должно быть равно сумме расстояний между генами A и B и генами B и C . Однако это правило

(правило аддитивности) справедливо только в том случае, когда расстояние между крайними генами не превышает 10–15 сМ. Если же расстояние больше 15 сМ, то $rf_{AC} < rf_{AB} + rf_{BC}$. Это обусловлено двумя факторами: множественным кроссинговером, протекающим между крайними генами, и низкой разрешающей способностью классического гибридологического анализа.

Множественный кроссинговер – это кроссинговер, протекающий одновременно на нескольких участках хромосомы. Частный случай множественного кроссинговера – двойной кроссинговер, приводящий к образованию класса двойных кроссоверных гамет. В рассматриваемом выше примере это гаметы AbC и aBc , возникающие в результате одновременного протекания кроссинговера на участках между генами A и B и генами B и C . С помощью классического гибридологического анализа такие гаметы можно обнаружить только тогда, когда расстояние между крайними генами превышает 15 сМ. В конечном итоге их обнаружение будет искажать истинное расстояние между крайними генами, т. е. расчетное значение rf_{AC} окажется меньше суммы rf_{AB} и rf_{BC} . Для снятия этого противоречия необходимо прибавить к значению частоты кроссинговера между крайними генами удвоенный показатель двойного кроссинговера. В рассматриваемом примере истинное расстояние между генами A и C в таком случае будет равно сумме rf_{AC} и ($2 \times$ двойной кроссинговер). Если же расстояние между крайними генами составляет менее 15 сМ, то $rf_{AC} = rf_{AB} + rf_{BC}$, поскольку в этом случае в анализирующем скрещивании реально не обнаруживается класса двойных кроссоверных гамет.

Практический (или наблюдаемый) двойной кроссинговер можно определить по результатам трехфакторного анализирующего скрещивания как долю двойных кроссоверных гамет. При этом практический двойной кроссинговер происходит, как правило, с меньшей частотой, чем теоретически ожидаемый двойной кроссинговер (определяется как произведение частот одиночных кроссинговеров). Это противоречие возникает в силу положительной интерференции – явления, при котором кроссинговер, происходящий на одном участке, препятствует одновременному прохождению кроссинговера на соседнем участке. Значение интерференции определяется по формуле

$$I = 1 - C, \quad (4)$$

где C – коэффициент коинциденции (или коэффициент совпадения).

В свою очередь, коэффициент коинциденции рассчитывается по формуле

$$C = \frac{\text{практический двойной кроссинговер}}{\text{теоретический двойной кроссинговер}}. \quad (5)$$

Наиболее точно картировать гены можно тогда, когда отсутствует практический двойной кроссинговер и коэффициент коинциденции равен нулю ($C = 0$), при этом интерференция равна единице ($I = 1$).

Согласно вышесказанному можно сделать следующие выводы:

1. Картирование генов осуществляют по результатам трехфакторных анализирующих скрещиваний. При этом расстояние между генами определяют в процентах кроссинговера.

2. В силу линейного расположения генов расстояние между крайними генами равно сумме расстояний между промежуточными генами.

3. Наиболее точно можно картировать гены, когда расстояние между крайними генами не превышает 10–15 сМ.

4. Частота кроссинговера между крайними генами, расположенными на расстоянии более 15 сМ, всегда меньше суммы частот рекомбинации между промежуточными генами на удвоенное значение двойного кроссинговера.

Эти выводы могут быть полезны при решении генетических задач по теме «Картирование хромосом». Для построения же генетических карт учитывают прежде всего максимальное расстояние между генами: сначала на карту наносят два гена, локализованных на наибольшем расстоянии друг от друга. Затем находят положение третьего гена, расположенного на небольшом расстоянии относительно первых двух. Он может быть либо между ними, либо справа, либо слева от них, что определяется путем сопоставления расстояний между первым и вторым, вторым и третьим генами. Последовательно располагая близко лежащие гены относительно уже картированных, определяют порядок их локализации в хромосоме, т. е. строят генетическую карту.

РЕШЕНИЕ ТИПОВЫХ ЗАДАЧ

Задача 1. Гены A , B и C сцеплены и располагаются в хромосоме в указанном порядке. При этом кроссинговер между генами A и B происходит с частотой 8 %, а между генами B и C – 25 %.

Определите расстояние между генами A и C , а также частоту кроссинговера между ними. Сколько и каких гамет будет образовываться у тригетерозиготы $Abc//aBC$?

Решение.

В силу линейного расположения генов на хромосоме расстояние между генами A и C можно определить как сумму расстояний между генами A и B и генами B и C : $AC = AB + BC = 8 \% + 25 \% = 33 \%$.

Частота кроссинговера между генами A и C равна: $rf_{AC} = (8\% + 25\%) - (2 \times \text{двойной кроссинговер})$. Поскольку нам не известен коэффициент коинциденции, мы можем определить только частоту теоретического двойного кроссинговера, которая будет равна произведению одиночных кроссинговеров: $0,08 \times 0,25 = 0,02 = 2\%$. Отсюда $rf_{AC} = (8\% + 25\%) - (2 \times 2\%) = 29\%$.

У тригетерозиготы с генотипом $Abc//aBC$ будет образовываться восемь типов гамет. Выпишем их реципрокными классами:

Abc	} Родительский класс гамет
aBC	
ABC	} Кроссоверный класс гамет, возникающий в результате рекомбинации на участке AB
abc	
AbC	} Кроссоверный класс гамет, возникающий в результате рекомбинации на участке BC
aBc	
ABc	} Двойной кроссоверный класс гамет, возникающий в результате одновременной рекомбинации на участках AB и BC
abC	

Определение частоты гамет в задачах такого рода необходимо начинать с расчета двойных кроссоверных гамет. В данном случае мы определили, что двойной кроссинговер между генами A и C происходит с частотой 2% (см. выше). Следовательно, гаметы с двойным кроссинговером (типа ABc и abC) составляют 2% от всего количества гамет, образующихся у данной особи.

Чтобы определить частоту гамет, которые образуются в результате одиночных обменов на участках между генами A и B или генами B и C , необходимо воспользоваться показателями rf_{AB} и rf_{BC} . Нам известно, что частота кроссинговера между генами A и B , которая является суммой частот одиночного кроссинговера между этими генами и двойного кроссинговера, равна 8% . Следовательно, доля гамет типа ABC и abc равна 6% ($8\% - 2\%$). Каждая из этих гамет образуется с частотой по 3% . Подобным образом определяется доля гамет типа AbC и aBc , которая равна 23% ($25\% - 2\%$), при этом каждая гамета образуется с частотой $11,5\%$.

Наконец, определим долю гамет родительского класса, которая равна $100\% - 6\%$ (частота образования гамет типа ABC и abc) $- 23\%$ (частота образования гамет типов AbC и aBc) $- 2\%$ (частота образования гамет с двойным кроссинговером) $= 69\%$. Каждая из родительских гамет при этом образуется с частотой $34,5\%$.

Ответ. Расстояние между генами A и C равно 33 %; $rf_{AC} = 29$ %. У тригетерозиготы с генотипом $Abc//aBC$ будет образовываться восемь типов гамет: гаметы родительского класса Abc и aBC (частота появления – 69 %); гаметы кроссоверного класса ABC и abc , которые возникают в результате рекомбинации между генами A и B (частота появления – 6 %); гаметы кроссоверного класса AbC и aBc , которые возникают в результате рекомбинации между генами B и C (частота появления – 23 %); гаметы с двойным кроссинговером ABc и abC (частота появления – 2 %).

Задача 2. Растение кукурузы, гетерозиготное по трем генам, скрещено с растением, гомозиготным по трем рецессивным аллелям этих генов. В потомстве наблюдалось следующее расщепление по фенотипу:

ABD	– 3200	abd	– 3050
Abd	– 800	aBD	– 540
AbD	– 90	aBd	– 101
abD	– 830	Abd	– 451
		Всего:	9062

Определить расстояние между генами, порядок расположения их в хромосоме, генотип гетерозиготного родителя. Имеет ли место интерференция и каково ее значение?

Решение.

По условию задачи нельзя точно определить, как наследуются изучаемые гены: проявляют ли независимое наследование, наследуются ли сцеплено и если сцеплены, то является ли сцепление полным или идет кроссинговер и т. д. Чтобы ответить на эти вопросы, необходимо определить расстояние между этими генами попарно.

Определим расстояние между генами A и B . Выпишем все возможные комбинации этих генов в гаметах и количество последних:

AB	– 4000	Ab	– 541
ab	– 3880	aB	– 641

Видно, что гаметы образуются с разной вероятностью. Это свидетельствует о сцеплении генов. В расщеплении преобладают гаметы AB и ab типа, которые и являются гаметами родительского класса. Гаметы же Ab и aB типа являются кроссоверными. Следовательно,

$$rf_{AB} = \frac{541 + 641}{9062} \times 100 \% = 13 \%$$

Аналогичным образом определяем расстояние между генами B и D :

BD	– 3740	Bd	– 901
bd	– 3501	bD	– 920

5. Проведите генетический анализ результатов анализирующего скрещивания тригетерозиготы $AaBbCc$:

AbC	– 344	Abc	– 2
ABc	– 6	AbC	– 4
ABC	– 4	ABc	– 328
		Всего:	688

6. Кастрл в опытах на крысах обнаружил, что расстояние между генами Cu и S равно 43,5 % кроссинговера, между Cu и B – 45,2 %, между S и B – 7 %. Нарисуйте генетическую карту региона. Соблюдается ли в этом случае закон аддитивности? Если нет, то почему? Какие данные нужно иметь, чтобы более точно определить расстояние между генами Cu и B ?

7. Ниже приведены данные по проценту кроссинговера между генами *black* – b ; *curved* – cu ; *purple* – pr ; *speck* – sp ; *Star* – S ; *vestigial* – vg , которые локализованы во 2-й хромосоме *Drosophila melanogaster*. На основании этих данных постройте хромосомную карту по указанным шести генам.

$b-cu$	– 22,7	$cu-pr$	– 20,0	$pr-S$	– 43,0
$b-pr$	– 6,2	$cu-sp$	– 30,0	$pr-vg$	– 12,0
$b-sp$	– 47,0	$cu-S$	– 46,0	$sp-S$	– 48,0
$b-S$	– 37,0	$cu-vg$	– 8,2	$sp-vg$	– 36,0
$b-vg$	– 17	$pr-sp$	– 46,0	$S-vg$	– 43,0

8. У дрозофилы в одном опыте по изучению сцепления генов было получено следующее расщепление во втором поколении:

	самки	самцы
ABC	248	2
ABc	–	37
AbC	–	28
Abc	–	171
aBC	252	196
aBc	–	26
abC	–	42
abc	–	4
Всего:	500	500

Определите генотипы родителей; расположение генов в хромосоме и рассчитайте расстояние между ними.

9. У кукурузы сморщенность листьев, карликовость растений и глянецвитость всходов контролируется рецессивными генами (a , b и c).

В анализирующем скрещивании тригетерозиготы $AaBbCc$ получено следующее расщепление:

ABC	– 522	abc	– 120
ABc	– 533	ABc	– 112
AbC	– 113	AbC	– 537
Abc	– 117	Abc	– 530
		<u>Всего:</u>	2584

Объясните расщепление, определите генотип гетерозиготных растений.

10. Р. А. Эмерсон, скрестив две чистые линии кукурузы, получил гибридные растения F_1 , которые имели дикий фенотип. Все эти растения оказались гетерозиготными по трем генам: ген an детерминирует недоразвитие пыльников, ген br – ветвление растений и ген f – блестящие листья.

Скрестив гибриды F_1 с гомозиготными по всем трем генам растениями, Р. А. Эмерсон получил следующее потомство: 355 растений с недоразвитыми пыльниками, неветвящихся, с матовыми листьями; 339 растений с нормально развитыми пыльниками, ветвящихся, с блестящими листьями; 88 растений с нормально развитыми пыльниками, неветвящихся, с матовыми листьями (дикий фенотип); 55 растений с недоразвитыми пыльниками, ветвящихся, с блестящими листьями; 21 растение с нормально развитыми пыльниками, неветвящееся, с блестящими листьями; 17 растений с недоразвитыми пыльниками, ветвящихся, с матовыми листьями; 2 растения с нормально развитыми пыльниками, ветвящиеся, с матовыми листьями и 2 – с недоразвитыми пыльниками, неветвящиеся, с блестящими листьями.

Каковы генотипы исходных чистых линий кукурузы? Постройте генетическую карту региона. Рассчитайте значение интерференции.

11. Пиявки дикого фенотипа имеют толстое тело, длинный хвост и щетинки. Кроме того, в популяциях пиявок встречаются особи с тонким телом, укороченным хвостом и/или без щетинок. При скрещивании пиявок дикого фенотипа с тонкотелыми особями с укороченным хвостом и отсутствующими щетинками было получено следующее потомство:

толстых, с длинным хвостом, со щетинками	– 398
тонких, с укороченным хвостом, без щетинок	– 370
толстых, с длинным хвостом, без щетинок	– 72
тонких, с укороченным хвостом, со щетинками	– 67
тонких, с длинным хвостом, со щетинками	– 44
толстых, с укороченным хвостом, без щетинок	– 35
тонких, с длинным хвостом, без щетинок	– 9
толстых, с укороченным хвостом, со щетинками	– 5

Установите генотипы исходных родительских особей. Картируйте все три гена.

12. Ниже представлены результаты двух анализирующих скрещиваний.

Скрещивание 1		Скрещивание 2	
+++	669	<i>bcd</i>	8
<i>ab</i> +	139	<i>b</i> ++	441
<i>a</i> ++	3	<i>b+d</i>	90
++ <i>c</i>	121	+ <i>cd</i>	376
+ <i>bc</i>	2	+++	14
<i>a+c</i>	2280	++ <i>d</i>	153
<i>abc</i>	653	+ <i>c</i> +	64
+ <i>b</i> +	2215	<i>bc</i> +	141

Строчные буквы обозначают рецессивный фенотип, плюс – доминантный. Определите последовательность четырех указанных генов (*a*, *b*, *c* и *d*) на хромосоме и расстояние между ними.

13. Чтобы изучить характер сцепления генов, было проведено скрещивание двух гаплоидных дрожжевых штаммов *A* и *B*. Штамм *A* имел в своем генотипе рецессивные аллели *asp* и *gal*, из-за чего он нуждался в аспартате и не был способен усваивать галактозу; штамм *B* из-за присутствия в своем генотипе двух рецессивных аллелей *rad* и *aro* был чувствителен к радиации и нуждался в ароматических аминокислотах. Полученное в результате такого скрещивания потомство распределилось следующим образом (плюс обозначает наличие в генотипе нормального аллеля соответствующего гена).

Генотип	Частота встречаемости
<i>asp gal</i> ++	0,136
<i>asp</i> ++ <i>rad</i>	0,136
<i>asp gal</i> + <i>rad</i>	0,064
<i>asp</i> +++	0,064
+ <i>gal aro</i> +	0,136
++ <i>aro rad</i>	0,136
+ <i>gal aro rad</i>	0,064
++ <i>aro</i> +	0,064
<i>asp gal aro</i> +	0,034
<i>asp</i> + <i>aro rad</i>	0,034
<i>asp gal aro rad</i>	0,016
<i>asp</i> + <i>aro</i> +	0,016
+ <i>gal</i> ++	0,034
+++ <i>rad</i>	0,034
+ <i>gal</i> + <i>rad</i>	0,016
++++	0,016

Картируйте изучаемые гены.

Локус	Частота кроссинговера, %	Локус	Частота кроссинговера, %
<i>a</i> и <i>b</i>	10	<i>c</i> и <i>d</i>	50
<i>a</i> и <i>c</i>	50	<i>c</i> и <i>e</i>	8
<i>a</i> и <i>d</i>	14	<i>c</i> и <i>f</i>	50
<i>a</i> и <i>e</i>	50	<i>c</i> и <i>g</i>	12
<i>a</i> и <i>f</i>	50	<i>d</i> и <i>e</i>	50
<i>a</i> и <i>g</i>	50	<i>d</i> и <i>f</i>	50
<i>b</i> и <i>c</i>	50	<i>d</i> и <i>g</i>	50
<i>b</i> и <i>d</i>	4	<i>e</i> и <i>f</i>	50
<i>b</i> и <i>e</i>	50	<i>e</i> и <i>g</i>	18
<i>b</i> и <i>f</i>	50	<i>f</i> и <i>g</i>	50
<i>b</i> и <i>g</i>	50		

Используя эти частоты кроссинговера, определите группы сцепления и картируйте гены в пределах каждой группы сцепления.

У плодовой мушки *Drosophila melanogaster* обнаружено три рецессивных гена: ген *e* контролирует черную окраску тела, ген *ro* – крупные и грубые глазные фасетки и ген *bv* – короткие щетинки. Все три гена сцеплены, но сцепление неполное: между генами *e* и *ro* происходит кроссинговер с частотой 20 %, а между генами *ro* и *bv* – 12 % при интерференции, равной 0,4.

Мухи, имеющие черное тело, крупные грубые фасетки глаз и короткие щетинки, скрестили с гомозиготными мухами дикого фенотипа. Полученных самок из F_1 скрестили с гомозиготными рецессивными самцами и получили 1800 потомков. Каким фенотипически будет потомство от такого скрещивания? Как распределяться все 1800 потомков по фенотипическим классам?

Тема 7. ТЕОРИЯ ГЕНА

Ген – это структурная единица наследственной информации, далее неделимая в функциональном отношении. Впервые термин «ген» ввел В. Л. Иогансен в 1909 г.

Существование гена как дискретной единицы наследственной информации было постулировано Г. Менделем. Первая успешная попытка формирования представлений о гене была осуществлена в работах представителей школы Т. Моргана с дрозофилой. Представления Т. Моргана о гене изложены в классическом труде «Теория гена», вышедшего в 1926 г. Основные положения этой теории сводятся к следующему:

- все признаки организмов находятся под контролем генов;
- гены находятся в хромосомах;
- гены представляют собой неделимые единицы мутации, рекомбинации и функции.

Таким образом, по мнению Т. Моргана, ген является единицей:

- 1) мутации;
- 2) рекомбинации;
- 3) функции.

Для определения аллельности двух независимо возникших мутаций, т. е. затрагивают один и тот же или разные гены, Т. Морган разработал критерии аллелизма. Он предложил два критерия:

- рекомбинационный – если мутации не рекомбинируют, то они аллельны;
- функциональный – если при скрещивании двух мутантов появляется гибрид дикого типа, то мутации затрагивают разные функции, если образуется мутант, то мутации затрагивают одну и ту же функцию (рис. 1).

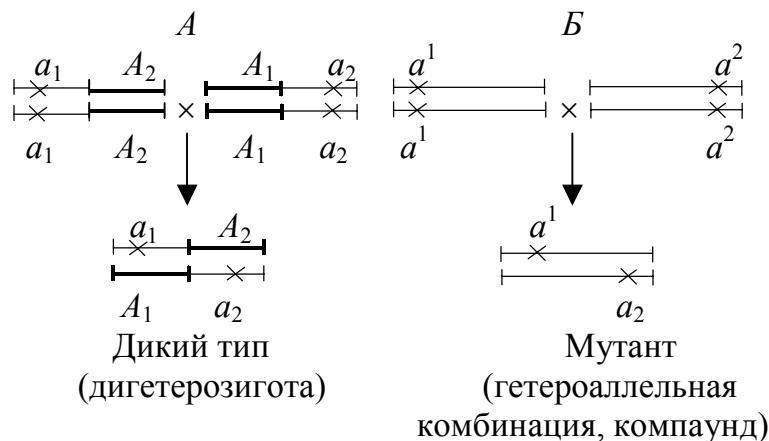


Рис. 1. Функциональный критерий аллелизма:
A – мутации в разных генах; *B* – мутации в одном гене.
 Крестиками помечены мутации

Дальнейший вклад в развитие теории гена внесли А. С. Серебровский и его коллеги. В 1929–1930 гг. они впервые экспериментально доказали сложную структуру гена в работах по исследованию ступенчатого аллеломорфизма. Это явление открыто при исследовании локуса *sc-ac*, который контролирует развитие щетинок на теле дрозофилы. Мутации в этом локусе приводят к редукции разных щетинок. Под действием X-лучей А. С. Серебровским и его сотрудниками был получен ряд мутантов по этому локусу. При скрещивании таких мутантов между собой у гетерозигот отсутствовали лишь те щетинки, которые были редуцированы у обеих гомозиготных родительских особей. Так, если в результате мутации *sc1* редуцируются щетинки в участке *ABC*, а в результате мутации *sc2* редуцируются щетинки в участке *BCD*, то при скрещивании таких

особей между собой у потомства в компаунде будут отсутствовать щетки только в участке *BC*. При графическом изображении результатов скрещивания нескольких пар аллеломорфов получалась лестница, ступенями которой служили отдельные аллели (рис. 2). Это явление получило название «ступенчатый аллеломорфизм».

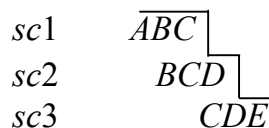


Рис. 2. Графическое изображение результатов скрещивания нескольких пар аллеломорфов

Н. П. Дубининым был сделан вывод о том, что ген *sc* состоит из более мелких элементов – центров и при мутировании изменяется не весь ген, а только его центры.

Изучение ступенчатого аллеломорфизма показало, что ген не является единицей мутации и аллельные мутации способны рекомбинировать.

В 40-х гг. XX в. появляются работы М. Грина, К. Оливера, Е. Льюиса, в них была показана рекомбинация мутаций, которые в соответствии с функциональным тестом Моргана должны быть аллельными. Это противоречие между рекомбинационным и функциональным критерием аллелизма и отразилось в термине «псевдоаллелизм». Вначале предполагали, что псевдоаллелизм встречается только в исключительных случаях, но затем, с увеличением числа анализируемых особей в выборках, стало очевидным широкое распространение данного явления.

Большой вклад в развитие теории гена внесли Дж. Бидл и Е. Тейтум. В своей работе, вышедшей в 1941 г., они сформулировали концепцию «один ген – один фермент».

Дж. Бидл и Э. Тейтум облучали микроконидии нейроспоры рентгеновскими лучами, затем высевали их на полноценную питательную среду. Выросшие колонии пересевали на минимальную среду. Учеными установлено, что некоторые колонии (мутантные) не способны расти на минимальной среде.

Каждая мутация блокирует синтез какого-либо вещества на одном из этапов. Эти мутации можно разбить на группы соответственно числу стадий в синтезе данного соединения. При этом мутации каждой группы аллельны друг другу, т. е. при скрещивании между собой они будут образовывать мутантные гибриды, тогда как при скрещивании мутантов из разных групп будут образовываться гибриды дикого типа.

Огромным вкладом в развитие теории гена стали исследования С. Бензером локуса *rII* бактериофага Т4 *E. coli*. Мутанты бактериофага Т4 по локусу *rII* образуют на газоне *E. coli* В более крупные стерильные пятна по сравнению с фагом дикого типа. Отличительной особенностью этих мутантов по сравнению с диким типом является и то, что они не могут размножаться в клетках штамма *E. coli* К12, лизогенного по фагу λ (табл. 2).

Таблица 2

Тип колоний, образуемых фагом Т4 и мутантом Т4 по локусу *rII* на газоне *E. coli*

Штамм	Генотип Т4	
	Дикий тип	Мутант <i>rII</i>
<i>E. coli</i> В	о о о о мелкие	○ ○ ○ крупные
К12	о о о о мелкие	не образует

Если фаголизатом, полученным при заражении клеток *E. coli* В двумя разными мутантами бактериофага Т4 по локусу *rII*, инфицировать клетки *E. coli* К12, на газоне появляются бляшки дикого типа. Таким образом, в ходе репликации фаговых геномов после инфекции бактериального штамма двумя мутантами *rII* могут образовываться рекомбинанты дикого типа. Частота появления этих рекомбинантов пропорциональна расстоянию между мутантными точками в геноме бактериофага.

Матрица комплементации включает результаты всех проведенных скрещиваний. Если при скрещивании мутантов образуется гибрид дикого типа, то в соответствующей строке ставят знак «+», если мутант – ставят знак «-».

На основе функционального теста на аллелизм выяснилось, что локус *rII* включает два гена: *A* и *B*. В пределах этих генов было картировано более 2000 мутантов. Бензер показал: рекомбинация происходила на расстоянии около двух нуклеотидных пар и, очевидно, что она может разделять соседние пары нуклеотидов и наименьший участок ДНК, меняющийся при мутировании, – пара нуклеотидов.

Для точной локализации мутации Бензер использовал не только скрещивание точковых мутантов между собой, но и метод перекрываю-

щихся делеций. При скрещивании точкового и делеционного мутантов рекомбинанты появляются тогда, когда делеция не затрагивает участок, в котором локализована точковая мутация.

С. Бензер попытался ревизовать и понятие «ген». Для выяснения, затрагивают ли две мутации одну и ту же или разные единицы функции, он предложил использовать *цис-транс*-тест, изобретенный Е. Льюисом. Согласно этому тесту, мутации попарно испытывают в гетерозиготе в двух конфигурациях: *цис* – когда обе мутации в гибриде происходят от одного родителя, и *транс* – когда они поступают в гибрид от разных родителей (рис. 3). Согласно С. Бензеру, если *цис*- и *транс*-гетерозигота имеют одинаковый (дикий) фенотип, то мутации затрагивают разные единицы функций, а если *цис*- и *транс*-гетерозиготы разного фенотипа (*цис* – дикий, а *транс* – мутантный), то мутации затрагивают одну единицу функции, которую он предложил называть *цистроном*.

Конфигурация мутаций в гетерозиготе	Разные функциональные единицы	Одна функциональная единица
<i>Цис</i>		
<i>Транс</i>		

Рис. 3. Цис-транс-тест. Крестики – мутации

Если ген кодирует синтез фермента какого-либо биосинтетического пути (см. схему на рис. 4), то мутация в гене (например, *c*) может вызвать инактивацию фермента и, соответственно, блокировать синтез остальных промежуточных продуктов данного пути (соединений IV–VI).

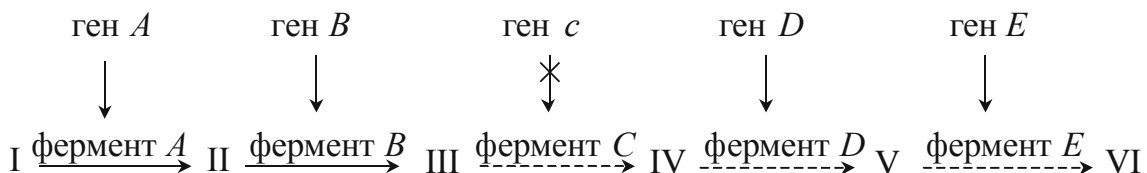


Рис. 4. Схема биосинтетического пути

РЕШЕНИЕ ТИПОВЫХ ЗАДАЧ

Задача 1. У бактерий *Escherichia coli* было получено 5 мутантов, затрагивающих разные этапы одного и того же биосинтетического пути (рис. 4), и изучена их способность к росту на среде, содержащей соединения (I–V), являющиеся предшественниками конечного продукта VI (табл. 3). Вам необходимо определить правильную очередность синтеза соединений I–VI в рассматриваемом биосинтетическом пути, а также идентифицировать мутанты, т. е. определить этап, где произошла мутация у каждого из них.

Таблица 3

Характеристика мутантов *Escherichia coli*

Мутанты	Соединения					
	I	II	III	IV	V	VI
1	–	–	–	+	–	+
2	–	+	–	+	–	+
3	–	–	–	–	–	+
4	–	+	+	+	–	+
5	+	+	+	+	–	+

Примечание: «+» – есть рост, «–» – нет роста.

Решение.

При решении задач подобного типа следует помнить, что если исследуемый ауксотрофный мутант растет на среде только в случае добавки необходимого метаболита, то у него блокирован какой-то этап биосинтетического пути на этапе, предшествующем этому метаболиту, т. е. метаболит занимает в цепи место после мутационного блока. Другие, более ранние предшественники, находящиеся в биосинтетическом пути перед блоком, не могут обеспечить рост мутанта. С другой стороны, если мутант накапливает определенный метаболит, то у него блокирован этап пути биосинтеза сразу же после накапливаемого метаболита. Например, в случае соединения V мы видим, что оно не обеспечивает рост ни одного из мутантов. Следовательно, в рассматриваемом биосинтетическом пути соединение V – самый первый предшественник. Затем следует соединение I, которое обеспечивает рост только одного мутанта (а именно мутанта 5), значит, в биосинтетическом пути оно располагается следующим. Затем следует соединение III и т. д. Следовательно, очередность синтеза соединений I–VI должна быть следующей: V→I→III→II→IV→VI.

Подобным образом рассуждаем и в случае идентификации мутантов. Поскольку мутант 5 не растет на соединении V, значит, мутация у него

произошла на участке V→I. Мутант 4 не растет уже на двух соединениях – V и I, следовательно, мутация у него произошла на следующем участке между I→III. Мутант 2 не может расти на соединениях V, I и III, следовательно, мутация произошла на участке III→II. Рассуждая подобным образом и далее, определяем местоположение остальных мутаций.

Ответ.

Мутанты: 5 4 2 1 3
 Путь: V → I → III → II → IV → VI.

Такой принцип идентификации мутантов применим для любого биосинтетического пути и универсален как для прокариотических, так и эукариотических организмов.

Задача 2. Три независимых триптофанзависимых мутанта дрожжей, обозначенных *trp B*, *trp D* и *trp E* соответственно, ресуспендированы в физиологическом растворе и нанесены на агаризованную среду без триптофана в виде полосок таким образом, чтобы отдельные штрихи не соприкасались между собой, но могли использовать для своего роста метаболиты других мутантов (рис. 5). После выращивания мутантов в течение 2–3 суток зарегистрирован рост дрожжевых клеток, как указано на рисунке. Проанализируйте результаты эксперимента и определите, какова очередность действия генов триптофанового пути у дрожжей?

Решение.

Наличие роста на конкретном соединении показывает, что блок биосинтетического пути находится на более раннем его этапе, проанализируем картину роста мутантов дрожжей. Мы видим, что мутант *trp E* растет хорошо и, следовательно, способен использовать для роста метаболиты мутантов *trp D* и *trp B*.

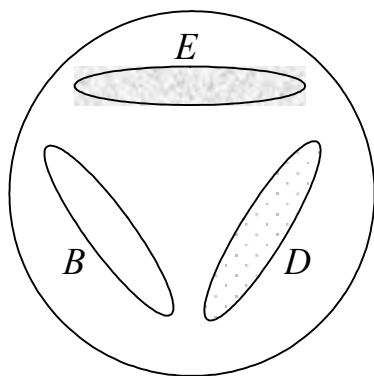


Рис. 5. Характер роста мутантных дрожжей (*trp B*, *trp D* и *trp E*) на среде без триптофана

Значит, в пути синтеза триптофана, фермент, кодируемый геном *trp E*, действует первым. Рост мутанта *trp D* слабый и неравномерный, этот говорит о том, что только один из двух мутантов обеспечивает его необходимым фактором роста. Поскольку мутант *trp E* имеет самый «ранний» блок триптофанового пути и не способен синтезировать метаболиты для «подпитки» других мутантов, следовательно, только клетки мутанта *trp B* синтезируют нужное для его роста соединение. Действительно, рост клеток мутанта *trp D* являет-

ся более обильным в участке, приближенном к месту посева мутанта *trp B*. Значить фермент, кодируемый геном *trp D*, работает следующим.

Ответ. Последовательность генов в биосинтетическом пути: *trp E* → → *trp D* → *trp B*.

Задача 3. В таблице приведены результаты теста на комплементарность для десяти точковых мутаций: «+» – комплементация мутации; «-» – отсутствие комплементации. По результатам, приведенным в табл. 4, определите группы комплементации.

Таблица 4

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	-	+	+	+	+	-	-	+	+	+
2		-	+	+	+	+	+	+	+	-
3			-	-	-	+	+	-	-	+
4				-	-	+	+	-	-	+
5					-	+	+	-	-	+
6						-	-	+	+	+
7							-	+	+	+
8								-	-	+
9									-	+
10										-

Решение.

1) Анализируем первую горизонтальную строку. Мы видим, что при скрещивании первого мутанта с шестым и седьмым не происходит комплементации мутации (знак «-»), следовательно, эти мутации затрагивают одну область гена, поэтому можем отнести эти мутации к одной группе комплементации. При скрещивании первого мутанта со вторым, третьим, четвертым, пятым, восьмым, девятым и десятым происходит комплементация мутации (знак «+»), следовательно, эти мутации затрагивают один ген, поэтому можем отнести их к другой группе комплементации.

2) Анализируем вторую горизонтальную строку. Мы видим, что при скрещивании второго мутанта с десятым не происходит комплементации мутации (знак «-»), следовательно, эти мутации затрагивают один ген, поэтому мы можем отнести эти мутации к одной группе комплементации.

3) Анализируем третью горизонтальную строку. Наблюдаем, что при скрещивании третьего мутанта с мутантами четыре, пять, восемь и девять не происходит комплементации мутации (знак «-»), следовательно,

но, эти мутации затрагивают один ген, поэтому мы можем отнести эти мутации к одной группе комплементации.

Ответ. Группа 1: мутанты 1, 6, 7.

Группа 2: мутанты 2, 10.

Группа 3: мутанты 3, 4, 5, 8, 9.

Задача 4. В результате эксперимента получено пять делеционных вариантов гена X и пять точковых мутанта этого гена. Карта делеций представлена на рис. 6. Пять точковых мутанта скрестили с делеционными вариантами. Результаты скрещивания представлены в табл. 5. Определите расположение точковых мутаций на карте гена.

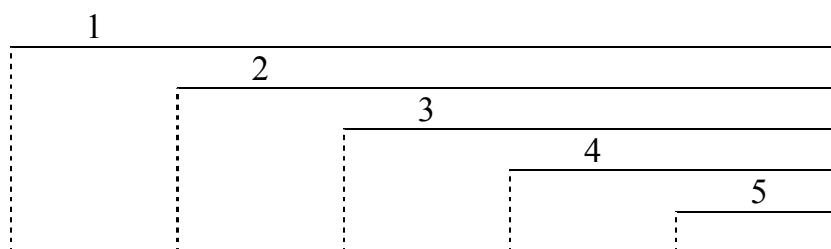


Рис. 6. Делеционные варианты гена X

Таблица 5

Делеция	Точковый мутант				
	a	b	c	d	e
1	–	–	–	–	–
2	–	–	+	–	–
3	–	–	+	+	–
4	+	–	+	+	–
5	+	–	+	+	+

Решение.

Как указывалось выше, при скрещивании точкового и делеционного мутанта рекомбинанты появляются только тогда, когда делеция не затрагивает участок, в котором локализована точковая мутация. Делеции разделяют карту гена X на пять областей (рис. 6). Если при скрещивании точкового мутанта происходит рекомбинация только с некоторыми делециями, то эта точковая мутация локализована слева от самой протяженной делеции, с которой произошла рекомбинация.

1. Анализируем результаты скрещивания мутанта a . Как видно из первого столбца табл. 5, при скрещивании точкового мутанта a с делеционными мутантами 4 и 5 происходит рекомбинация (знак «+»), а при скрещивании с делециями 1, 2 и 3 рекомбинации не происходит (знак «–»). Следовательно, данная точковая делеция локализована в области 3.

2. Анализируем результаты скрещивания мутанта *b*. Как видно из второго столбца таблицы, при скрещивании точкового мутанта *b* с делеционными мутантами не происходит рекомбинации ни с одной делецией (знак «-»). Следовательно, данная точковая делеция локализована в области 5.

3. Анализируем результаты скрещивания мутанта *c*. Как видно из третьего столбца таблицы, при скрещивании точкового мутанта *c* с делеционными мутантами 2, 3, 4 и 5 происходит рекомбинация (знак «+»), а при скрещивании с делецией 1 рекомбинации не происходит (знак «-»). Следовательно, данная точковая делеция локализована в области 1.

4. Анализируем результаты скрещивания мутанта *d*. Как видно из таблицы, при скрещивании точкового мутанта *d* с делеционными мутантами происходит рекомбинация мутации с делециями 3, 4 и 5 (знак «+»), но не рекомбинирует с делециями 1 и 2 (знак «-»). Следовательно, данная точковая делеция локализована в области 2.

5. Анализируем результаты скрещивания мутанта *e*. Как видно из таблицы, мутант *e* рекомбинирует с делецией 5, но не рекомбинирует с делециями 1, 2, 3 и 4. Следовательно, данная точковая делеция локализована в области 4.

Ответ.

1	2	3	4	5
<i>c</i>	<i>d</i>	<i>a</i>	<i>e</i>	<i>b</i>

Задача 5. В табл. 6 представлены результаты попарных скрещиваний между пятью *rII*-делециями; «+» – появление рекомбинантов дикого типа; «-» – отсутствие. Постройте карту делеций с указанием относительной длины каждой из них. Какие из этих мутаций могли бы быть точковыми?

Таблица 6

	1	2	3	4	5
1	-	-	-	-	+
2		-	-	+	+
3			-	+	+
4				-	-
5					-

Решение.

1) Анализируем графы табл. 6 для определения самой протяженной делеции. Как видно из таблицы, при скрещивании первого делеционного

Решение.

Если мутант не растет на минимальной среде, а способен к росту только при внесении в среду определенного предшественника синтеза триптофана, то у него блокирован этап метаболической цепи перед биосинтезом этого метаболита.

1. Мутант *trpE* растет при добавлении в среду любого предшественника, кроме хоризмата, следовательно, у него блокирован самый ранний этап синтеза триптофана сразу после синтеза хоризмата.

2. Мутант *trpD* способен расти на средах со всеми промежуточными продуктами синтеза триптофана, кроме анранилата и КДРФ. Это означает, что мутационный блок располагается сразу после синтеза анранилата, который в цепи биосинтеза находится сразу после хоризмата.

3. Мутант *trpC* способен использовать для своего роста триптофан, и индол, но не анраниловую кислоту и КДРФ. Следовательно, мутация *trpC* прерывает цепь биосинтеза сразу после КДРФ, который располагается в цепи синтеза после анраниловой кислоты, но перед индолом и триптофаном.

4. Мутант *trpA* растет только на среде с триптофаном и индолом. Можно заключить, что цепь биосинтеза у него блокирована на этапе между индол-3-глицерофосфатом и индолом.

5. Мутант *trpB* растет только на среде с триптофаном. Можно заключить, что цепь биосинтеза у него блокирована на этапе между индолом и триптофаном.

Таким образом, последовательность метаболитов в цепи биосинтеза триптофана следующая: хоризмовая кислота → анраниловая кислота → КДРФ → индол → индол-3-глицерофосфат → триптофан.

ЗАДАЧИ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОГО РЕШЕНИЯ

1. В табл. 8 приведены результаты теста на комплементарность для десяти точковых мутаций; «+» – комплементация мутации; «-» – отсутствие комплементации. Определите группы комплементации.

Таблица 8

	1	2	3	4	5	6	7
1	-	+	+	-	+	+	+
2		-	-	+	-	+	+
3			-	-	-	+	+
4				-	+	+	+
5					-	+	+
6						-	-
7							-

2. В табл. 9 приведены результаты теста на комплементарность для десяти точковых мутаций; «+» – комплементация мутации; «-» – отсутствие комплементации. Определите группы комплементации.

Таблица 9

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	-	+	+	+	+	+	+	-	-
2		-	+	+	+	+	-	+	+
3			-	-	-	-	+	+	+
4				-	-	-	+	+	+
5					-	-	+	+	+
6						-	+	+	+
7							-	+	+
8								-	-
9									-

3. В табл. 10 приведены результаты теста на комплементарность для десяти точковых мутаций; «+» – комплементация мутации; «-» – отсутствие комплементации. Определите группы комплементации.

Таблица 10

	1	2	3	4	5	6	7
1	-	+	-	+	+	+	-
2		-	+	-	+	-	+
3			-	+	+	+	-
4				-	+	-	+
5					-	+	+
6						-	+
7							-

4. В табл. 11 приведены результаты теста на комплементарность для десяти точковых мутаций; «+» – комплементация мутации; «-» – отсутствие комплементации. Определите группы комплементации.

Таблица 11

	1	2	3	4	5	6	7	8
1	-	+	+	+	+	+	+	+
2		-	+	+	-	+	+	-
3			-	-	+	-	-	+
4				-	+	-	-	+
5					-	+	+	-
6						-	-	+
7							-	+
8								-

5. В табл. 12 приведены результаты теста на комплементарность для десяти точковых мутаций; «+» – комплементация мутации; «-» – отсутствие комплементации. Определите группы комплементации.

Таблица 12

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	-	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	-
2		-	+	-	+	-	+	+	+	-	+	+
3			-	+	+	+	-	-	+	+	-	+
4				-	+	-	+	+	+	-	+	+
5					-	+	+	+	-	+	+	-
6						-	+	+	+	-	+	+
7							-	-	+	+	-	+
8								-	+	+	-	+
9									-	+	+	-
10										-	+	+
11											-	+
12												-

6. В результате эксперимента получено пять делеционных вариантов гена X и пять точковых мутантов этого гена. Карта делеций представлена на рис. 7. Пять точковых мутантов скрестили с делеционными вариантами. Результаты скрещивания представлены в табл. 13. Определите расположение точковых мутаций на карте гена.

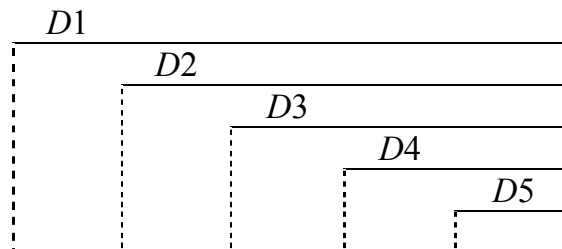


Рис. 7. Делеционные варианты гена X

Таблица 13

Делеция	Точковый мутант				
	1	2	3	4	5
D1	-	-	-	-	-
D2	+	-	-	-	-
D3	+	-	+	-	-
D4	+	-	+	+	-
D5	+	+	+	+	-

7. В результате эксперимента получено семь делеционных вариантов гена и семь точковых мутантов этого гена. Карта делеций представлена на рис. 8. Пять точковых мутантов скрестили с делеционными вариантами. Результаты скрещивания представлены в табл. 14. Определите расположение точковых мутаций на карте гена.

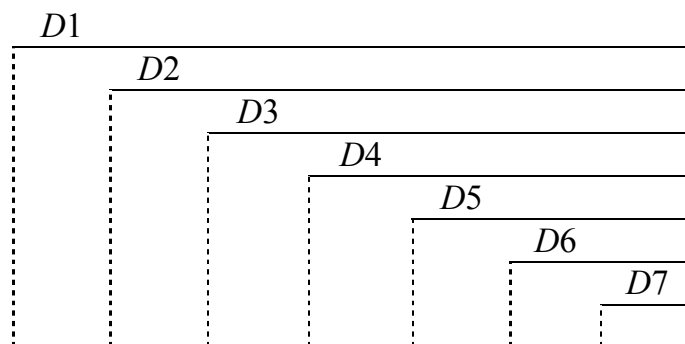


Рис. 8. Делеционные варианты гена

Таблица 14

Делеции	Точковый мутант						
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>
1	–	–	–	–	–	–	–
2	–	–	–	–	–	–	+
3	–	–	+	–	+	–	+
4	+	–	+	–	+	–	+
5	+	–	+	–	+	–	+
6	+	–	+	–	+	+	+
7	+	–	+	+	+	+	+

8. В результате эксперимента получено шесть делеционных вариантов гена и семь точковых мутантов этого гена. Карта делеций представлена на рис. 9. Семь точковых мутантов скрестили с делеционными вариантами. Результаты скрещивания представлены в табл. 15. Определите расположение точковых мутаций на карте гена.

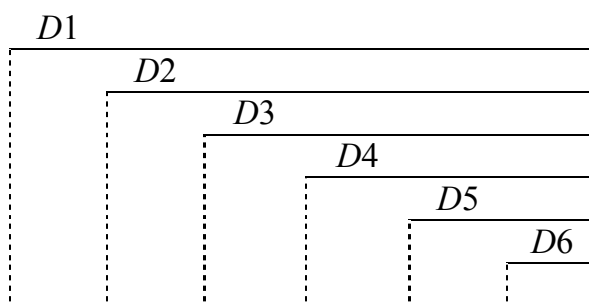


Рис. 9. Делеционные варианты гена

Таблица 15

Делеции	Точковый мутант						
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>
1	–	–	–	–	–	–	–
2	–	+	–	–	–	+	–
3	–	+	–	–	+	+	–
4	–	+	+	–	+	+	–
5	+	+	+	–	+	+	+
6	+	+	+	–	+	+	+

9. В результате эксперимента получено пять делеционных вариантов гена и пять точковых мутантов этого гена. Карта делеций представлена на рис. 10. Пять точковых мутантов скрестили с делеционными вариантами. Результаты скрещивания представлены в табл. 16. Определите расположение точковых мутаций на карте гена.

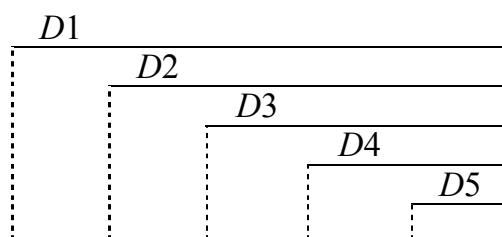


Рис.10. Делеционные варианты гена

Таблица 16

Делеция	Точковый мутант				
	1	2	3	4	5
<i>D1</i>	–	–	–	–	+
<i>D2</i>	–	+	–	–	+
<i>D3</i>	–	+	–	+	+
<i>D4</i>	+	+	–	+	+
<i>D5</i>	+	+	–	+	+

10. В результате эксперимента получено четыре делеционных варианта гена и шесть точковых мутантов этого гена. Карта делеций представлена на рис. 11. Шесть точковых мутантов скрестили с делеционными вариантами. Результаты скрещивания представлены в табл. 17. Определите расположение точковых мутаций на карте гена.

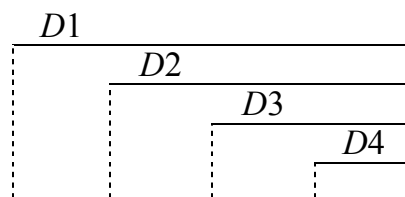


Рис. 11. Делеционные варианты гена

Таблица 17

Делеции	Точковый мутант					
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>
1	+	-	-	-	-	-
2	+	+	-	-	-	-
3	+	+	+	-	-	+
4	+	+	+	+	-	+

11. В табл. 18 представлены результаты попарных скрещиваний между шестью *rII*-делециями; «+» – появление рекомбинантов дикого типа; «-» – отсутствие. Постройте карту делеций с указанием относительной длины каждой из них. Какие из этих мутаций могли бы быть точковыми?

Таблица 18

	1	2	3	4	5	6
1	-	+	+	-	-	+
2		-	+	-	-	+
3			-	+	+	-
4				-	-	+
5					-	-
6						-

12. В табл. 19 представлены результаты попарных скрещиваний между пятью *rII*-делециями; «+» – появление рекомбинантов дикого типа; «-» – отсутствие. Постройте карту делеций с указанием относительной длины каждой из них. Какие из этих мутаций могли бы быть точковыми?

Таблица 19

	1	2	3	4	5
1	-	+	+	-	-
2		-	-	-	+
3			-	+	+
4				-	-
5					-

13. В табл. 20 представлены результаты попарных скрещиваний между семью *rII*-делециями; «+» – появление рекомбинантов дикого типа; «-» – отсутствие. Постройте карту делеций с указанием относительной длины каждой из них. Какие из этих мутаций могли бы быть точковыми?

Таблица 20

	1	2	3	4	5	6	7
1	-	-	+	-	+	+	+
2		-	+	+	-	+	+
3			-	-	+	-	-
4				-	+	+	+
5					-	+	+
6						-	+
7							-

14. В табл. 21 представлены результаты попарных скрещиваний между шестью *rII*-делециями; «+» – появление рекомбинантов дикого типа; «–» – отсутствие. Постройте карту делеций с указанием относительной длины каждой из них. Какие из этих мутаций могли бы быть точковыми?

Таблица 21

	1	2	3	4	5	6
1	–	+	–	–	+	+
2		–	–	+	–	+
3			–	+	–	+
4				–	+	+
5					–	+
6						–

15. В табл. 22 представлены результаты попарных скрещиваний между шестью *rII*-делециями; «+» – появление рекомбинантов дикого типа; «–» – отсутствие. Постройте карту делеций с указанием относительной длины каждой из них. Какие из этих мутаций могли бы быть точковыми?

Таблица 22

	1	2	3	4	5	6
1	–	–	–	+	–	–
2		–	+	+	+	–
3			–	+	+	+
4				–	+	+
5					–	–
6						–

16. В норме гаплоидные дрожжи синтезируют пигмент красного цвета. Мутанты имеют различную окраску колоний в зависимости от типа мутации: оранжевую (мутация гена O^-), розовую (мутация гена P^-), белую (мутация W^-), желтую (мутация Y^-) и бежевую (мутация B^-). Каждый фенотип является результатом точковой мутации.

Чтобы идентифицировать мутанты, было проведено скрещивание дрожжей для получения двойных мутантов во всевозможных комбинациях мутаций. Фенотипы двойных мутантов приведены в табл. 23.

Таблица 23

Характеристика двойных мутантов дрожжей

	P^-	W^-	Y^-	B^-
O^-	розовые	белые	желтые	бежевые
P^-	–	белые	розовые	розовые
W^-		–	белые	белые
Y^-			–	желтые

1) Определите последовательность этапов синтеза красного пигмента и расположите гены в порядке контролируемых ими этапов.

2) Определите, в каком соотношении образуется потомство в скрещивании между клетками двойного мутанта O^-P^- и клетками дикого типа O^+P^+ , если локусы сцеплены и расположены на расстоянии 16 сМ?

17. У штамма *N. crassa*, клетки которого не способны синтезировать аргинин (Arg^-), получены ревертанты, независимые от аргинина (Arg^+). В скрещивании между таким ревертантом и клетками дикого типа получено потомство (гаплоидное). Какая часть потомства будет аргининнезависимой, если:

1) ревертанты возникли в результате обратной мутации по тому же нуклеотиду (истинная реверсия);

2) ревертанты возникли в результате мутации в другом гене, локализованном на другой хромосоме;

3) ревертанты – результат мутации в другом гене, который находится на расстоянии 10 сМ от *Arg*-гена на той же хромосоме.

18. Получены различные мутанты бактерий *E. coli*, нуждающиеся в аспарагиновой кислоте, треонине и метионине. Характеристика мутантов приведена в табл. 24.

Таблица 24

Характеристика мутантов *E. coli*

Мутант	Необходимый для роста метаболит						Накапливаемый метаболит
	аспарагиновая кислота	гомосерин	гомосерин фосфат	треонин	гомоцистеин	метионин	
<i>aspA</i>	+	–	–	–	–	–	фумаровая кислота
<i>metA</i>	–	–	–	–	+	+	гомосерин
<i>metH</i>	–	–	–	–	–	+	гомоцистеин
<i>thrC</i>	–	–	–	+	–	–	гомосерин-фосфат
<i>thrB</i>	–	–	+	+	–	–	гомосерин
<i>thrA</i>	–	+	+	+	–	–	аспарагиновая кислота

Определите последовательность этапов синтеза соответствующих аминокислот и расположите гены в порядке контролируемых ими этапов.

19. У бактерий *E. coli* получено пять мутантов, не способных синтезировать тимин. Для идентификации мутантов была изучена их способность к росту на средах, содержащих различные предшественники тимина (табл. 25).

Таблица 25

Способность к росту мутантов *E. coli*
на промежуточных продуктах пути синтеза тимина

Мутанты	Соединения				
	A	B	C	D	Тимин
9	+	–	+	–	+
10	–	–	+	–	+
14	+	+	+	–	+
18	+	+	+	+	+
21	–	–	–	–	+

1) Определите последовательность этапов синтеза предшественников тимина и установите местоположение изучаемых мутаций.

2) Какие предшественники будут накапливаться в клетках мутантов с двойными блоками биосинтетического пути: 9 и 10, 10 и 14?

20. У бактерий *Pseudomonas* получены ауксотрофные мутанты, дефектные по различным этапам биосинтеза триптофана. Характеристики мутантов приведены в табл. 26.

Таблица 26

Характеристика *trp*⁻-мутантов бактерий *Pseudomonas*

Мутант	Рост на минимальной среде с добавлением метаболита				Накапливаемый метаболит
	анранилат	КФАДРФ	индол	триптофан	
<i>trpA</i>	–	–	–	+	индол-3-глицерофосфат
<i>trpB</i>	–	–	–	+	индол
<i>trpC</i>	–	–	+	+	КФАДРФ
<i>trpD</i>	–	+	+	+	анранилат
<i>trpE</i>	+	+	+	+	хоризмат

Примечание: КФАДРФ – 1-(о-карбоксифениламино)-1-дезоксирибулозофосфат.

Определите последовательность этапов синтеза триптофана и расположите гены в порядке контролируемых ими этапов.

21. Предположим, что синтез клеточного метаболита *G* у бактерий *E. coli* осуществляется по пути, включающему несколько этапов. Соединения *A*, *B*, *C*, *D*, *E* и *F* являются промежуточными продуктами этого пути, однако порядок их синтеза не известен. Чтобы установить очередность синтеза этих соединений, были получены мутанты (номера с 1-го по 7-й) с блоками различных этапов этого пути. Затем мутанты проверили на способность к росту на среде, содержащей тот или иной предшественник. В табл. 27 приведены характеристики полученных мутантов.

Таблица 27

Способность к росту мутантов *E. coli* на соединениях *A–G*

Мутанты	Соединения						
	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>D</i>	<i>E</i>	<i>F</i>	<i>G</i>
1	+	+	+	+	+	–	+
2	–	–	–	–	–	–	+
3	–	+	+	–	+	–	+
4	–	+	–	–	+	–	+
5	+	+	+	–	+	–	+
6	+	+	+	+	+	+	+
7	–	–	–	–	+	–	+

Определите последовательность этапов синтеза промежуточных продуктов *A–G* в изучаемом биосинтетическом пути и установите местоположение мутаций 1–7.

22. Путь биосинтеза глутамина (*Gln*) и пролина (*Pro*) имеет несколько общих промежуточных продуктов. У дрожжей получены ауксотрофные мутанты 1–7, нуждающиеся для своего роста либо в глутамине, либо в пролине. У полученных мутантов также проверена способность к росту на предшественниках *A–E*. Характеристика мутантов – в табл. 28.

Таблица 28

Способность к росту мутантных дрожжей на предшественниках синтеза глутамина и пролина

Мутанты	Соединения							
	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>D</i>	<i>E</i>	<i>Gln</i>	<i>Pro</i>	<i>Gln + Pro</i>
1	+	–	–	–	+	–	+	+
2	–	–	–	–	–	–	+	+
3	–	–	+	–	–	–	–	+
4	–	–	–	–	–	+	–	+
5	–	–	+	+	–	–	–	+
6	+	–	–	–	–	–	+	+
7	–	+	–	–	–	+	–	+

Определите последовательность этапов синтеза предшественников глутамина и пролина, а также установите местоположение изучаемых мутаций.

23. Были изолированы мутанты *Aspergillus*, нуждающиеся для роста на минимальной среде в добавке соединения *G*. Соединения *A–E* являются промежуточными продуктами пути синтеза *G*, однако порядок их синтеза не известен. Чтобы определить этапы синтеза данного соединения, мутанты были проверены на способность к росту на средах в присутствии каждого из этих соединений (табл. 29).

Таблица 29

Способность к росту мутантов дрожжей на промежуточных продуктах пути синтеза соединения *G*

Мутанты	Соединения					
	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>D</i>	<i>E</i>	<i>G</i>
1	–	–	–	+	–	+
2	–	+	–	+	–	+
3	–	–	–	–	–	+
4	–	+	+	+	–	+
5	+	+	+	–	–	+

- 1) Какова очередность синтеза соединений *A–G* в рассматриваемом биосинтетическом пути?
- 2) Определите местоположение мутаций 1–5.
- 3) На каких добавках будут расти гетерокарионы, сформировавшиеся у двойных мутантов после скрещивания – 1, 3 и 2, 4; 1, 3 и 3, 4; 1, 2 и 2, 4 и 1, 4?

Тема 8. ГЕННЫЕ МУТАЦИИ

Генные мутации – наследственно закрепленные изменения генетического материала на уровне отдельных генов. Генные мутации используют для идентификации генов, картирования хромосом и генов, в биохимической генетике для установления функций гена, последовательности этапов биосинтетического пути, а также в селекционной практике. Кроме того, с помощью генных мутаций изучают механизмы спонтанного и индуцированного мутагенеза, оценивают специфичность действия мутагенов, исследуют роль репликации, репарации и рекомбинации в мутационном процессе.

Генные мутации бывают прямые (приводящие к мутантному фенотипу) и обратные – реверсивные (приводящие к дикому типу). Если по-

сле мутагенеза восстанавливается исходная пара нуклеотидов, мутация называется обратной или истинной реверсией, если же восстановление дикого типа обеспечивается мутацией в другом участке гена или за его пределами, то мутация носит название супрессорной (внутригенная или внегенная супрессия соответственно). Возможность получения ревертантов важная характеристика, позволяющая отличить замены пар оснований в гене от вставок или делеций.

Изучение генных мутаций может осуществляться на трех уровнях: 1 – на молекулярном (на уровне ДНК), 2 – на уровне белка, 3 – на уровне признака. Генные мутации могут быть спонтанные и индуцированные.

Молекулярные механизмы возникновения мутаций. Спонтанные мутации возникают в процессе репликации ошибочных оснований, которые появляются в ДНК в результате повреждения оснований – апуринизации, дезаминирования или их окисления. Возникающие при этом мутации могут быть транзициями (замена пурина на пурин) или трансверсиями (замена пурина на пиримидин или наоборот).

В случае апуринизации нуклеотид теряет пуриновое основание (например, гуанин) вследствие разрыва фосфодиэфирной связи между основанием и остатком дезоксирибозы, что приводит к образованию «апуринового сайта», напротив которого при следующем акте репликации в синтезирующейся нити ДНК встраивается любой нуклеотид (чаще всего аденин), что в конечном итоге приводит к возникновению мутации. Например, пара ГЦ меняется на АТ (транзиция).

Спонтанному дезаминированию может подвергаться цитозин или 5-метилцитозин. В случае отщепления NH₂-группы от цитозина он превращается в урацил, и в ходе следующих актов репликации вместо пары ЦГ в ДНК появляется пара УА, а затем ТА. Если дезаминированию подвергается 5-метилцитозин, образуется тимин, который затем спаривается с аденином, в результате чего пара ЦГ заменяется на ТА (транзиция).

Причиной возникновения спонтанных мутаций может быть также таутомеризация оснований. Известно, что азотистые основания могут находиться в четырех формах: кето- и енольной (характерно для тимина и гуанина), амино- и иминоформе (характерно для цитозина и аденина). Кето- и аминокформа являются нормой, а переход оснований в енольную или иминоформу приводит к образованию неправильных пар и вызывать мутации типа замены пар оснований. Тимин в енольной форме в ходе репликации ошибочно спаривается с гуанином, гуанин в енольной форме – с тимином, цитозин в иминоформе – с аденином, аденин в иминоформе – с цитозином.

Спонтанные мутации могут возникнуть в результате случайной потери или вставки дополнительного нуклеотида в ходе репликации ДНК.

Индукцируют появление мутации физические факторы: УФ-свет, γ -лучи, СВЧ и химические агенты: нитрозогуанидин (НГ), нитрозометилмочевина, этилметансульфонат, HNO_2 , 5-бромурацил, 2-аминопурин, акридиновые красители и т. д.), а также транспозоны и некоторые вирусы. Радиация может вызывать разрывы молекулы ДНК, образующиеся либо в результате прямого действия лучей, либо опосредованно под действием возникающих в клетке радикалов. УФ-свет индуцирует образование пиримидиновых димеров. Химические агенты действуют на ДНК различными способами: могут вызывать дезаминирование, алкилирование оснований, что приводит к замене пар оснований, а также индуцировать выпадение и вставки отдельных нуклеотидов.

В соответствии с этим индуцированные мутации могут быть транзициями, трансверсиями, вставками и выпадениями нуклеотидов (табл. 30).

При анализе генных мутаций на уровне ДНК необходимо помнить, что повреждение нуклеотидов может быть как в кодирующей, так и не кодирующей нити ДНК.

В молекуле ДНК транскрибируется $3' \rightarrow 5'$ нить (матричная нить), в результате образуется $5' \rightarrow 3'$ нить мРНК, трансляция которой начинается на $5'$ -конце с АУГ кодона. В соответствии с этим матричная нить ДНК ($3' \rightarrow 5'$) называется смысловой, а комплементарная нить ДНК ($5' \rightarrow 3'$) – антисмысловой (рис. 12).

Таблица 30

Типы мутаций, вызываемые мутагенами

Мутаген	Тип мутации	Переходы
НГ	Транзиции, трансверсии	ГЦ \rightarrow АТ, ГЦ \rightarrow ЦГ, ГЦ \rightarrow ТА
Этилметансульфонат Нитрозометилмочевина	Транзиции, трансверсии	ГЦ \rightarrow АТ, ГЦ \rightarrow ЦГ, ГЦ \rightarrow ТА
Азотистая кислота	Транзиции	ГЦ \rightarrow АТ, АТ \rightarrow ГЦ
5-бромурацил 2-аминопурин	Транзиции	ГЦ \rightarrow АТ, АТ \rightarrow ГЦ
Гидроксиламин Афлатоксин	Транзиции, трансверсии	ГЦ \rightarrow АТ, ГЦ \rightarrow ТА
Акридиновые красители	Вставки и выпадения нуклеотидов	Сдвиг рамки считывания
ICR	Вставки и выпадения нуклеотидов	Все возможные замены пар оснований
УФ-свет	Пиримидиновые димеры	

Антисмысловая нить: 5'-ЦТГ ЦЦТ ТГТ ЦАГ АЦА ТГТ АТА ЦЦЦ-3' } ДНК
 Смысловая нить: 3'-ГАЦ ГГА АЦА ГТЦ ТГТ АЦА ТАТ ГГГ-5' }
 5'-ЦУГ ЦЦУ УГУ ЦАГ АЦА УГУ АУА ЦЦЦ-3' РНК

Рис. 12. Последовательность мРНК комплементарна матричной нити ДНК, с которой она транскрибируется

Поскольку антисмысловая нить ДНК идентична синтезированной мРНК (за исключением того, что в ДНК – тимины, а в РНК – урацилы), она называется кодирующей, а смысловая некодирующей.

Чтобы определить аминокислотную последовательность полипептида по нуклеотидной последовательности мРНК используют таблицу генетического кода (табл. 31).

По характеру проявления на уровне белка генные мутации классифицируются как миссенс- и нонсенс-типа. В случае возникновения миссенс-мутации замена пары нуклеотидов приводит к замене аминокислоты в белке и снижению или утрате его функции. При возникновении нонсенс-мутации замена нуклеотида в ДНК приводит к образованию бессмысленного кодона в мРНК (стоп-кодона) – УАГ, УАА или УГА, что вызывает преждевременную остановку трансляции, и белок образуется abortивный. Добавление или выпадение одного или двух нуклеотидов вызывает мутации со сдвигом рамки считывания (*frame-shift*), в результате чего изменяется последовательность нуклеотидов в ДНК, а также смысл кодонов в мРНК и, следовательно, правильное считывание полипептида в процессе трансляции.

Таблица 31

Генетический код

		ВТОРАЯ БУКВА				
		У	Ц	А	Г	
ПЕРВАЯ БУКВА	У	УУУ <i>Phe</i>	УЦУ <i>Ser</i>	УАУ <i>Tyr</i>	УГУ <i>Cys</i>	У
		УУЦ <i>Phe</i>	УЦЦ <i>Ser</i>	УАЦ <i>Tyr</i>	УГЦ <i>Cys</i>	Ц
		УУА <i>Leu</i>	УЦА <i>Ser</i>	УАА <i>Stop</i>	УГА <i>Stop</i>	А
		УУГ <i>Leu</i>	УЦГ <i>Ser</i>	УАГ <i>Stop</i>	УГГ <i>Trp</i>	Г
	Ц	ЦУУ <i>Leu</i>	ЦЦУ <i>Pro</i>	ЦАУ <i>His</i>	ЦГУ <i>Arg</i>	У
		ЦУЦ <i>Leu</i>	ЦЦЦ <i>Pro</i>	ЦАЦ <i>His</i>	ЦГЦ <i>Arg</i>	Ц
		ЦУА <i>Leu</i>	ЦЦА <i>Pro</i>	ЦАА <i>Gln</i>	ЦГА <i>Arg</i>	А
		ЦУГ <i>Leu</i>	ЦЦГ <i>Pro</i>	ЦАГ <i>Gln</i>	ЦГГ <i>Arg</i>	Г
	А	АУУ <i>Ile</i>	АЦУ <i>Thr</i>	ААУ <i>Asp</i>	АГУ <i>Ser</i>	У
		АУЦ <i>Ile</i>	АЦЦ <i>Thr</i>	ААЦ <i>Asp</i>	АГЦ <i>Ser</i>	Ц
		АУА <i>Ile</i>	АЦА <i>Thr</i>	ААА <i>Lys</i>	АГА <i>Arg</i>	А
		АУГ <i>Met</i>	АЦГ <i>Thr</i>	ААГ <i>Lys</i>	АГГ <i>Arg</i>	Г
	Г	ГУУ <i>Val</i>	ГЦУ <i>Ala</i>	ГАУ <i>Asp</i>	ГГУ <i>Gly</i>	У
		ГУЦ <i>Val</i>	ГЦЦ <i>Ala</i>	ГАЦ <i>Asp</i>	ГГЦ <i>Gly</i>	Ц
		ГУА <i>Val</i>	ГЦА <i>Ala</i>	ГАА <i>Glu</i>	ГГА <i>Gly</i>	А
		ГУГ <i>Val</i>	ГЦГ <i>Ala</i>	ГАГ <i>Glu</i>	ГГГ <i>Gly</i>	Г

На молекулярном уровне генные мутации могут проявляться в изменении последовательности нуклеотидов в ДНК, смысла считываемой мРНК, рРНК или тРНК, и как результат – в изменении аминокислотной последовательности синтезируемых полипептидов либо полной остановке их синтеза.

Анализируются генные мутации на уровне признака путем исследования их фенотипов. Генные мутации могут быть доминантными и рецессивными. Для некоторых генов характерно явление множественного аллелизма. В гетерозиготном состоянии генные мутации могут находиться в аллельных взаимодействиях – доминантно-рецессивном, неполном доминировании и кодоминировании. Иногда генные мутации в гомозиготном состоянии могут вызывать летальный исход.

Генные мутации наследуются согласно законам Г. Менделя (при отсутствии сцепления), сцеплено с полом (при локализации в *X*- или *Y*-хромосоме) или сцеплено (в зависимости от их расположения на хромосоме относительно друг друга). При экстрахромосомальной локализации генные мутации наследуются согласно принципам внехромосомного наследования.

При проведении количественного учета генных мутаций пользуются двумя основными методами – определяют частоту появления мутаций либо скорость мутирования.

Частота мутаций определяется величиной, с которой мутация определенного типа обнаруживается в популяции клеток или целых организмов. Клеточной популяцией при этом могут быть гаметы, споры или любые другие типы клеток. Частота мутаций выражается формулой

$$a = \frac{n}{N} \times 100 \%,$$

где n – число мутантных клеток (организмов), а N – общее число анализируемых клеток (организмов).

Скорость мутирования характеризует частоту появления мутаций в гене, или геноме, за определенный промежуток времени. Эта величина определяется как число мутаций на ген (геном) на генерацию (клеточное деление) или поколение и равна:

$$m = \frac{n}{N \times g} (\%),$$

где n – число мутантных клеток; N – общее число анализируемых клеток; g – число генераций, которое прошло от первого деления клетки до момента проведения анализа.

Число N может быть выражено формулой

$$N = 2^g.$$

РЕШЕНИЕ ТИПОВЫХ ЗАДАЧ

В этом разделе будет представлено решение двух типов задач.

1. Молекулярные механизмы возникновения мутаций.
2. Определение частоты мутаций.

Задача 1. Вы изолировали белок из организма дикого типа и мутантный белок из мутантного организма и определили их аминокислотный состав. Обнаружили, что они отличаются лишь одной аминокислотой.

Дикий тип: *Arg Met Ser*.

Мутант: *Arg Ile Ser*.

Замена аминокислоты *Met* на *Ile* может произойти в результате трех независимых миссенс-мутаций (поскольку аминокислота кодируется тремя кодонами). Поэтому мы будем рассматривать три различных варианта мутантов (табл. 32). Используя таблицу генетического кода, определите, какие изменения должны произойти в кодирующей нити ДНК у клеток дикого типа для образования каждого из мутантов. Результаты внесите в таблицу.

Таблица 32

Характеристика мутаций, вызвавших замену *Met* на *Ile* в белке

Организм	Кодон	Транзиция или трансверсия
Дикий тип		
Мутант 1		
Мутант 2		
Мутант 3		

Примечание. Таблица приведена для образца.

Решение.

В результате миссенс-мутации в мутантном белке произошла замена *Met* на *Ile*. Аминокислоте *Met* в мРНК соответствует кодон АУГ (АТГ в кодирующей нити ДНК). Изолейцин имеет три кодона АУУ, АУЦ и АУА (АТТ, АТЦ и АТА в ДНК). Следовательно, мутантный ген имеет один из этих трех кодонов. Если *Ile* кодон представлен АТА, следовательно, произошла замена Г→А, что соответствует **транзиции**. Если *Ile*-кодон представлен АТЦ, то произошла замена Г→Ц, что соответствует **трансверсии**. Если *Ile*-кодон представлен АТТ, то произошла замена Г→Т, что также соответствует **трансверсии**.

Ответ.

Организм	Кодон	Транзиция или трансверсия
Дикий тип	АТГ	–
Мутант 1	АТА	Транзиция
Мутант 2	АТЦ	Трансверсия
Мутант 3	АТТ	Трансверсия

Задача 2. Имеется двухспиральная молекула ДНК, представляющая собой участок гена:



1) Пусть транскрипция начинается с нуклеотида, соответствующего А в мРНК, и продолжается до конца. Какова будет последовательность синтезированной мРНК?

2) Какова будет последовательность аминокислот в полипептиде после трансляции этой мРНК?

3) Как изменится структура данной молекулы ДНК, если произойдет:

а) Таутомеризация в енольную форму первого Т на кодирующей нити в процессе репликации ДНК?

б) Таутомеризация в иминоформу второго А на некодирующей нити в процессе репликации ДНК?

в) Дезаминирование третьего Ц на кодирующей нити перед репликацией ДНК?

г) O⁶ – алкилирование четвертого Г на некодирующей нити до репликации ДНК?

д) Делеция третьего Ц на кодирующей нити?

Решение.

1. Так как верхняя нить – кодирующая, она имеет ту же полярность и смысл, что и мРНК. Следовательно, эта нить может быть использована как модель мРНК, только в мРНК вместо тиминов будут находиться урацилы. Основанию А в мРНК будет соответствовать Т в кодирующей нити, значит, транскрипция начнется со второго нуклеотида и синтезированная мРНК будет иметь вид



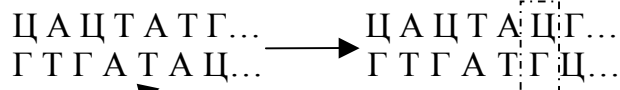
2. Находим первый АУГ кодон, с которого может начаться трансляция и, пользуясь таблицей генетического кода, определяем аминокислотную последовательность полипептида, который будет считываться с данной мРНК:



3. Таутомеризация в енольную форму первого Т на кодирующей нити приведет к тому, что он будет спариваться с Г, образуя пару Т→Г, а после второго раунда репликации образуется пара ЦГ, т. е. ТА в молекуле ДНК заменится на ЦГ. Тогда первый кодон мРНК будет не АЦУ, а АЦЦ, однако это изменение не окажет влияния на структуру полипептида, так как этот кодон при трансляции считываться не будет.

а) Таутомеризация в иминоформу второго А на некодирующей нити приведет к транзиции А→Г,

тогда



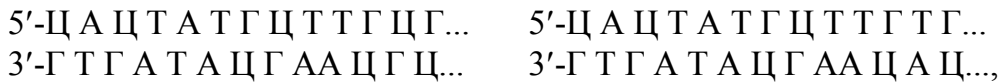
После чего в мРНК эта часть будет иметь следующий вид:



Изменения в иницирующем кодоне с АУГ на АЦГ приведет к тому, что рибосома не узнает этот кодон, и будет искать другой АУГ кодон. Полипептид синтезироваться не будет.

б) Дезаминирование третьего Ц в кодирующей нити приведет к его превращению в У. Это приведет к транзиции Ц→Т и мРНК станет: АЦУАУГУУУ..., а полипептид будет иметь вид: *Met-Phe-Ala-Trp-Thr-His*.

в) O⁶-алкилирование четвертого Г на некодирующей нити сделает похожим его на А, поэтому после репликации произойдет транзиция Ц→Т в некодирующей нити, в результате после второго акта репликации пара ЦГ заменится на ТА:



а в синтезируемом белке аминокислота *Ala* заменится на *Val*.

г) Делеция третьего Ц в кодирующей нити приведет к следующим изменениям:



тогда мРНК будет давать следующий белок:



Задача 3. Может ли гидроксилламин (ГА) индуцировать реверсию нонсенс-мутации?

Решение.

Гидроксилламин вызывает мутации ГЦ→АТ или ЦГ→ГА, т. е. транзиции. В трех стоп-кодонах УАА, УГА и УАГ гуанин имеется только у

двух последних, следовательно, только у них возможна замена гуанина на аденин. Однако замена Г на А в обоих случаях вновь приведет к образованию стоп-кодона УАА.

Ответ. Нет.

Задача 4. Было установлено, что из 94 075 детей, зарегистрированных в клинике одного из городов Европы, обнаружено 10 случаев заболевания ахондроплазией. Двое из них имели больных родителей, а 8 – имели здоровых и, следовательно, их болезнь – результат новой мутации. Какова частота мутирования гена ахондроплазии?

Решение.

Так как число детей, у которых возникли мутации, – 8, и общее число гамет, участвующих в образовании зигот у всех детей, равно 2×94075 , следовательно, частота мутирования будет $8/2 \times 94075 = 4,2 \times 10^{-5}$.

ЗАДАЧИ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОГО РЕШЕНИЯ

Молекулярные механизмы возникновения мутаций

1. В кодоне, соответствующем аминокислоте *Gly*, произошла точковая мутация, которая привела к образованию стоп-кодона. Используя таблицу генетического кода (см. табл. 31), определите, является ли эта мутация транзицией или трансверсией.

2. Ниже приведена последовательность нуклеотидов на матричной (смысловой) нити ДНК:

3'-ТАЦ ТГГ ЦЦГ ТТА ГТТ ГАТ АТА АЦТ-5'

1

24

1) Определите последовательность нуклеотидов в транскрибируемой с этого участка мРНК.

2) Установите последовательность аминокислот в белке, синтез которого кодируется данным участком ДНК.

3. Установите, какие изменения произошли в белке у мутантов 1–6, если мутации были следующими:

- 1) мутант 1 – транзиция 11-го нуклеотида;
- 2) мутант 2 – транзиция 13-го нуклеотида;
- 3) мутант 3 – делеция 7-го нуклеотида;
- 4) мутант 4 – трансверсия Т → А 15-го нуклеотида;
- 5) мутант 5 – вставка кодона ТГГ после 6-го нуклеотида;
- 6) мутант 6 – транзиция 9-го нуклеотида.

4. Полипептид имеет следующую последовательность аминокислот:



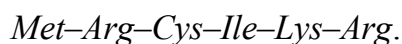
В результате мутагенеза получена серия мутантов, аминокислотная последовательность у которых стала такой:

- 1) у мутанта 1 – *Met-Ser-Ser-Arg-Leu-Glu-Gly*;
- 2) у мутанта 2 – *Met-Ser-Pro*;
- 3) у мутанта 3 – *Met-Ser-Pro-Asp-Trp-Arg-Asp-Lys*;
- 4) у мутанта 4 – *Met-Ser-Pro-Glu-Gly*;
- 5) У мутанта 5 – *Met-Ser-Pro-Arg-Leu-Leu-Glu-Gly*.

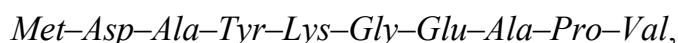
Для каждого мутанта определите тип произошедшей мутации в ДНК (замена пар оснований, включение или выпадение нуклеотида) и их проявление на уровне белка (нонсенс-мутация, миссенс-мутация или мутация со сдвигом рамки считывания).

5. Пусть в кодоне, соответствующем аминокислоте *Asp*, произошла точковая мутация, которая привела к тому, что кодон стал кодировать другую аминокислоту – *Ala*. Пользуясь таблицей генетического кода, определите все типы кодонов для аминокислот *Asp* и *Ala* и определите, мутация является транзицией или трансверсией.

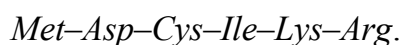
6. Путь участок гена кодирует белок, имеющий следующую аминокислотную последовательность:



В результате точковой мутации аминокислотная последовательность белка изменилась на следующую:



а в результате второй точковой мутации в этом же участке произошла внутригенная супрессия и последовательность белка стала



Определите природу прямой и супрессорной мутации и их местоположение.

7. мРНК 3'-АУГЦГЦЦУАААГАГГ-5' кодирует полипептид *fMet-Arg-Leu-Lis-Arg*-. Что произойдет с мРНК и полипептидом, если удалить первый Ц?

8. Ниже представлена аминокислотная последовательность пептида и соответствующей ему мРНК:

<i>Glu</i>	<i>His</i>	<i>Lys</i>	
ГАГ	ЦАУ	ААГ	Ц

В результате двух различных мутаций со сдвигом рамки считывающая аминокислотная последовательность белка стала:

1) *Asp-Ala-Stop*.

2) *Glu-Ile-Ser*.

Установите, где произошла мутация, вызвавшая изменение последовательности аминокислот в обоих случаях.

9. Участок гена, кодирующего полипептид, имеет в норме следующий порядок оснований:

3'-ААГЦААЦЦАТТАГТААТГААГЦААЦЦЦ-5'.

Какие изменения произойдут в полипептиде, если во время репликации в 6-м кодоне появилась вставка Т между вторым и третьим нуклеотидом?

10. Участок гена, кодирующего полипептид, имеет в норме следующий порядок оснований:

3'-ТААЦАААГААЦАААА-5'.

Какие изменения произойдут в полипептиде, если между 10-м и 11-м нуклеотидами в результате мутации включился гуанин, между 13-м и 14-м – цитозин, а к концу добавился аденин? Как называются произошедшие мутации?

11. Участок гена, кодирующего полипептид, имеет следующую последовательность нуклеотидов:

3'-ГААЦГАТТЦГГЦЦАГ-5'.

Какие изменения произойдут в полипептиде, если на участке между 2-м и 7-м нуклеотидами произошла инверсия? Определите структуру полипептидной цепи до и после возникновения мутации?

12. Участок гена, кодирующего полипептид, имеет следующую последовательность нуклеотидов:

3'-АААГТТАААЦТГАААГГЦ-5'.

В результате мутации произошло выпадение 5-го и 9-го нуклеотидов. Каково было строение полипептида до и после возникновения мутаций?

13. Какое изменение молекулы ДНК сильнее повлияет на аминокислотный состав кодируемого белка: выпадение только одного нуклеотида из триплета (1) или целого триплета (2)?

14. Один из кодонов в мРНК соответствует аминокислоте *Lys*. В результате мутации в этом кодоне произошла замена одного из нуклеотидов таким образом, что вместо *Lys* триплет стал кодировать другую аминокислоту. Ниже представлены варианты такой замены. Найдите правильный ответ (табл. 33).

Варианты замены *Lys*-кодона

№	Кодируемая триплетом аминокислота после замены нуклеотида	Нуклеотид в мРНК, подвергнутый замене
1	Аспарагиновая аминокислота	Аденин
2	Аспарагиновая аминокислота	Тимин
3	Метионин	Аденин
4	Метионин	Тимин

15. Ниже представлен участок мРНК, а также кодируемого им белка:

АГУ АЦГ ГЦУ
Ser Thr Ala

Точковая мутация в ДНК в кодирующей нити может привести к тому, что последовательность аминокислот в белке станет *Arg-Tyr-Gly*. Определите природу этой мутации.

16. Участок гена кодирует полипептид, имеющий последовательность аминокислот:

Met-Trp-His-Val-Ala-Ser-Phe.

В результате точковой мутации в гене последовательность аминокислот в полипептиде изменилась:

Met-Trp-His-Met-Ala-Ser-Phe.

Затем в результате дополнительной внегенной супрессорной мутации последовательность аминокислот стала:

Met-Trp-His-Arg-Ala-Ser-Phe.

Какие изменения в ДНК привели к возникновению мутантного белка в первом и втором случаях?

17. Устойчивость растений к гербициду атразину связана с единственной заменой аминокислоты серин на аланин в полипептиде, кодируемом геном *psbA*. Определите, является мутация результатом транзиции или трансверсии.

18. Последовательность нуклеотидов одного и того же гена у трех независимо полученных мутантов представлена ниже. Используя эту информацию, определите нуклеотидную последовательность ДНК в гене дикого типа.

Мутант 1: АЦЦГТААТЦГАЦТГГТАААЦТТТГЦЦГ
 Мутант 2: АЦЦГАГТЦГАЦЦГГТАААЦТТТГЦЦГ
 Мутант 3: АЦЦГАГТЦГАЦТГГТАААЦТТТГЦЦГ

19. У бактерий *B. adonis* была получена внегенная супрессорная мутация, затрагивающая тРНК, в результате чего стоп-кодон УАГ она стала использовать как *Gln*-кодон.

1) Определите антикодон супрессорной тРНК. Обозначьте 5' и 3' концы антикодона.

2) Установите последовательность кодирующей нити ДНК для гена тРНК^{Gln} дикого типа. Какие изменения произошли в этой нити ДНК, что вызвало внегенную супрессию. Учтите, что произошла лишь мутация, вызвавшая только одну замену пар оснований.

20. Для получения мутантов по гену *A* дрожжевые клетки были подвергнуты мутагенезу. Было получено 6 мутантов и затем изучена нуклеотидная последовательность начального участка гена *A* у клеток дикого типа и всех мутантов. Результаты этого анализа представлены в табл. 34.

Таблица 34

Нуклеотидная последовательность гена *A* у мутантных дрожжей

Дикий тип	АУГАЦАЦАУЦГАГГГГУГГУАААЦЦЦУААГ...
Мутант 1	АУГАЦАЦАУЦАГГГГУГГУАААЦЦЦУААГ...
Мутант 2	АУГАЦАЦАУЦГАГГГГУГГУАААЦЦЦУААГ...
Мутант 3	АУГАЦГЦАУЦГАГГГГУГГУАААЦЦЦУААГ...
Мутант 4	АУГАЦАЦАУЦГАГГГГУУГГУАААЦЦЦУААГ...
Мутант 5	АУГАЦАЦАУУГАГГГГУГГУАААЦЦЦУААГ...
Мутант 6	АУГАЦАУУУАЦЦАЦЦЦУЦГАУГЦЦЦУААГ...

1) Установите природу мутации для каждого мутанта и определите аминокислотную последовательность кодируемого этой мРНК полипептида для всех вариантов.

2) У какого из мутантов можно получить реверсию к дикому типу с помощью этилметансульфоната? С помощью профлавина?

21*. Ниже дан перечень мутаций в гене, который имеет более 60 экзонов и кодирует синтез очень большого полипептида – 2535-й аминокислоты. Какие из приведенных ниже мутаций будут вызывать «определяемое» изменение в размере или количестве мРНК и/или «определяемое» изменение в размере или количестве белкового продукта. «Определяемое» изменение в размере или количестве того или иного продукта должно быть больше 1 % от нормального уровня.

Какой эффект может вызвать каждая из перечисленных ниже мутаций.

1) *Lys576Val* (изменение аминокислоты в положении 576 с *Lys* на *Val*).

2) *Lys576Arg*.

3) ААГ576ААА (изменение кодона в 576-м положении с ААГ на ААА).

- 4) ААГ576УАГ.
- 5) *Met1Arg* (возможны два варианта проявления данной мутации).
- 6) Мутация в промоторе.
- 7) Замена пары оснований в положении 1841.
- 8) Делеция кодона 779.
- 9) IVS18DS, G-A, + 1 (эта мутация изменила первый нуклеотид в 18-м интроне данного гена, что привело к тому, что 18-й экзон в ходе сплайсинга соединился с 20-м экзоном, а 19-й экзон удалился).
- 10) Делеция сайта, необходимого для синтеза поли-А-хвоста.
- 11) Нуклеотид Г заменился на А в 5'UTR.
- 12) Произошла инсерция 1000-й пары нуклеотидов в 16-й интрон (эта инсерция не изменяет сплайсинг).

22. Какие аминокислотные замены будут происходить с наибольшей частотой при индукции мутаций 5-бромурацилом?

- 1) *Met* → *Leu*,
- 2) *Met* → *Lys*,
- 3) *Leu* → *Pro*,
- 4) *Pro* → *Thr*,
- 5) *Thr* → *Arg*.

23. Последовательность нуклеотидов представляет собой часть структурного гена:

3'- ТАЦААГ- 5'
5'- АТГТТЦЦ -3'

1) Каких два типа мутаций в этом гене могут индуцировать гидроксиламин? Выпишите последовательности оснований двух мутантных генов.

2) Под действием какого мутагена эти мутантные гены ревертируются к дикому типу?

3) Если РНК-полимераза в качестве матрицы использует верхнюю нить, то какова будет последовательность нуклеотидов в мРНК, а также последовательность аминокислот в белке, синтез которого кодируется геном дикого типа и мутантными генами?

24. Вирусом табачной мозаики (ВТМ) синтезируется участок белка с аминокислотной последовательностью *Ala-Thr-Se-Glu-Met*. Под воздействием азотистой кислоты цитозин дезаминируется. Какое строение будет иметь участок белка ВТМ при условии, что все цитидиловые нуклеотиды подверглись указанному химическому превращению?

25. В результате мутагенеза получено пять ауксотрофных мутантов *N. crassa*, при этом у всех мутантов мутации точковые. Затем мутанты были обработаны различными мутагенами – 5-бромурацилом (5-БУ), гидроксиламином (ГА) и профлавином для получения ревертантов. Регистрировали также способность к спонтанной реверсии к дикому типу. Результаты этого эксперимента представлены в табл. 35.

Таблица 35

Способность к реверсии мутантов *N. crassa* под действием мутагенов

Мутанты	5-БУ	ГА	Профлавин	Спонтанная реверсия
1	–	–	–	–
2	–	–	+	+
3	+	–	–	+
4	–	–	–	+
5	+	+	–	+

1) Укажите для каждого мутанта природу прямой мутации.

2) Укажите для каждого мутанта мутаген, с помощью которого он получен.

3) В эксперименте по получению реверсии с использованием мутанта 5, получены прототрофные ревертанты. Когда эти клетки скрестили с клетками дикого типа, появилось 90 % прототрофного потомства и 10 % ауксотрофного. Объясните причину этого явления.

26. Для получения ревертантов у двух полученных ранее *nic-2* мутантов *N. crassa* использована азотистая кислота. Клетки мутантов обрабатывали этим мутагеном и затем производили их высеv на минимальную среду без никотинамида для отбора прототрофных клонов. В результате экспериментов получены следующие результаты.

1) Для первого *nic-2* мутанта прототрофные ревертанты получить не удалось.

2) Для второго *nic-2* мутанта было получено три прототрофных клона (А, Б и В соответственно). Клетки каждого из них скрестили с клетками дикого типа.

Скрещивание 1. В результате скрещивания клеток клона А с клетками дикого типа получено 100 потомков, все прототрофные.

Скрещивание 2. В результате скрещивания клеток клона Б с клетками дикого типа получено 100 потомков, 78 из которых прототрофные, а 25 – *nic-2* ауксотрофы.

Скращивание 3. В результате скрещивания клеток клона В с клетками дикого типа получено 1000 потомков, из которых 996 прототрофные, 4 – *nic-2* ауксотрофные.

1) Установите природу *nic-2* мутаций для мутанта 1 и мутанта 2.

2) Объясните причину наблюдаемых результатов для трех скрещиваний.

27. С помощью мутагенов I–IV были получены мутанты, которые затем проверили на способность ревертировать к дикому типу в присутствии (5–БУ), этилметансульфоната (ЭМ), гидроксилamina (ГА) и акридинового оранжевого (АО). Результаты этой проверки представлены в табл. 36.

Таблица 36

Способность к реверсии мутантов под действием мутагенов

Мутагены	Реверсия к дикому типу			
	5–БУ	ЭМ	ГА	АО
I	+	+	–	–
II	+	+	±	–
III	–	–	–	+
IV	+	+	+	+

Определите природу прямых мутаций, вызванных мутагенами I–IV (замену пары нуклеотидов, выпадение или вставку нуклеотидов).

28. Аминокислотная последовательность участка полипептида следующая:



Для получения мутаций в гене, кодирующем данный полипептид, был использован профлавин. После мутагенеза аминокислотный анализ белка, кодируемого данным геном, показал, что последовательность аминокислот на этом участке изменилась следующим образом:



Используя представленные данные, определите нуклеотидную последовательность мРНК в гене дикого типа.

29. Ниже перечислен ряд мутационных изменений в ДНК. Для каждого из них подберите верное утверждение относительно природы мутаций из следующих: транзиция, замена пар нуклеотидов, трансверсия, инверсия, транслокация, делеция, инсерция, дезаминирование, облучение рентгеновскими лучами, интеркаляция, неравный кроссинговер.

Утверждения из правой колонки могут быть использованы несколько раз.

Мутационные изменения в ДНК:

- 1) Пара оснований А–Т в гене дикого типа изменилась на Г–Ц.
- 2) Пара оснований А–Т изменилась на Т–А.
- 3) Последовательность ААГЦТТАТЦГ изменилась на ААГЦТАТЦГ.
- 4) Последовательность ААГЦТТАТЦГ изменилась на ААГЦТТТАТЦГ.
- 5) Последовательность ААЦГТТАТЦГ изменилась на ААТГТТАТЦГ.
- 6) Последовательность нуклеотидов ААЦГТЦАЦААЦАЦАТЦГ изменилась на ААЦГТЦАЦАТЦГ.
- 7) Генетическая карта представленного участка хромосомы изменилась с *bog-rad-fox1-fox2-try-duf* (где *fox1* и *fox2* имеют высокую степень гомологии) на *bog-rad-fox1-fox3-fox2-try-duf* (где новый ген *fox3* имеет высокую степень гомологии с концом гена *fox1*, а также с большей частью гена *fox2*).
- 8) Генетическая карта участка хромосомы изменилась с *bog-rad-fox1-fox2-try-duf* на *bog-rad-fox2-fox1-try-duf*.
- 9) Генетическая карта участка хромосомы изменилась с *bog-rad-fox1-met-qui-txu-sqm* на *bog-txu-qui-met-fox1-rad-sqm*.

Определение частоты мутаций

30. Пусть бактериальная колония состоит из 1024 клеток. Среди них 1,5 % клеток мутантные. На каком цикле клеточного деления (генерации) возникла мутация?

31. Был поставлен эксперимент по определению скорости реверсии *ad-3* мутантного аллеля в гаплоидных клетках дрожжей. Каждую из 100 пробирок с жидкой средой, содержащей аденин, инокулировали очень маленьким числом мутантных *ad-3* клеток и инкубировали в соответствующих условиях до тех пор, пока популяция клеток не достигнет 10^6 клеток на пробирку. Затем содержимое каждой пробирки высевали на поверхность среды без аденина и через сутки подсчитывали число выросших колоний. Единичные обнаружены на 63 чашках. Рассчитайте примерную частоту реверсии *ad-3* мутантного аллеля на одну генерацию.

32. Если средняя частота мутирования генов у человека и дрозофилы примерно одинаковая и составляет 10^{-5} на один ген за поколение, какое число мутаций может возникнуть в зиготе человека и в зиготе дрозофилы?

33. На земле живет около 4×10^9 людей. Если у каждого человека в среднем за поколение возникает две мутации, то какое количество мутаций имело человечество, когда людей на Земле было в два раза меньше?

34. Что было бы, если бы Ледерберги для доказательств гипотезы спонтанного возникновения мутации устойчивости к фагам использовали бы не фаг T1, а фаг λ ?

35. Ген *C* обеспечивает розовую окраску эндосперма зерен кукурузы, а ген *c* – бледно-желтую. При скрещивании ♀ *cc* × ♂ *CC* в первом поколении все зерна будут окрашенными. После обработки мутагеном мужского растения была индуцирована рецессивная мутация с частотой 1 %. Каким образом это отразится на окраске початков кукурузы?

36. Пигментная ксеродерма – редкое наследственное заболевание, вызываемое доминантной мутацией в аутосоме. В 2000 г. в одной из европейских стран родилось 77 536 младенцев, из них трое оказались больны пигментной ксеродермой. Общая численность населения этой страны в 2000 г. составила 5 964 321 человек, среди которых 35 имели это заболевание. Какова скорость мутирования данного гена и частота заболевания пигментной ксеродермой в этой стране?

37. Во многих эукариотических организмах значительная часть остатков цитозина метилирована и представлена 5-метилцитозином. Известно, что в ходе эволюции соотношение АТ и ГЦ пар изменяется в сторону увеличения АТ пар. Дайте объяснение этому феномену.

38. Процесс спонтанной депуринизации ДНК происходит со скоростью примерно 3×10^{-9} на пуриновый нуклеотид в минуту. Размер диплоидного генома человека 6×10^9 пар нуклеотидов. Определите, сколько спонтанных депуринизаций происходит в каждой клетке в день?

39. X-хромосома *Drosophyla melanogaster* содержит приблизительно 2700 генов. В каждом поколении примерно 1 % всех X-хромосом подвергается спонтанным мутациям, имеющим рецессивный летальный исход. Какая часть всех сцепленных с X-хромосомой генов при мутации может вызвать летальный исход, если скорость спонтанных мутаций 10^{-5} на ген на поколение?

Тема 9. ГЕНОМНЫЕ МУТАЦИИ

Мутации, приводящие к изменению количества хромосом, называются геномными. Кратное гаплоидному изменение количества хромосом называется эуполиплоидией. Изменение количества отдельных хромосом – анеуплоидией.

Полиплоиды классифицируются следующим образом:

- автополиплоиды, возникающие на основе умножения геномов одного вида;

• аллополиплоиды, возникающие на основе умножения геномов разных видов при их гибридизации.

В зависимости от числа умноженных геномов различают три-, тетра-, пентаплоиды и т. д. У полиплоидов часто снижена плодовитость из-за образования несбалансированных гамет, что связано с нарушением расхождения гомологичных хромосом в мейозе вследствие образования поливалентов и унивалентов.

Полиплоиды широко распространены среди растений, у животных встречаются реже. У многоклеточных диплоидов клетки некоторых тканей (печени млекопитающих, слюнных желез и мальпигиевых сосудов двукрылых) полиплоидны. Полиплоиды получают с использованием агентов, нарушающих процесс нормального расхождения хромосом. Для получения аллополиплоидов используют межвидовые гибриды и последующее увеличение их набора хромосом.

При полиплоидизации наблюдается увеличение размеров организма, однако слишком высокий уровень полиплоидии действует угнетающе на организм.

Анеуплоиды у диплоидных видов бывают следующих типов:

- моносомики ($2n - 1$), при этом отсутствует один гомолог;
- трисомики ($2n + 1$), имеется дополнительный гомолог;
- двойной моносомик ($2n - 1 - 1$), отсутствует по 1 гомологу из двух пар хромосом и др.

У гаплоидных видов можно получить дисомики ($n + 1$). Анеуплоиды возникают спонтанно при нерасхождении хромосом или индуцируют их получение у полиплоидов и диплоидов.

Расщепление в потомстве поколений полиплоидов и анеуплоидов по признакам, гены которых расположены в хромосомах, представленных в аномальном или в увеличенном числе, отличается от обычного диплоидного. Эту особенность у анеуплоидов используют для генанализа и определения групп сцепления генов (табл. 37).

Таблица 37

Вероятное соотношение фенотипов в потомстве дуплекса по двум взаимодействующим генам

Тип взаимодействия генов	Фенотипические расщепления	
	тетраплоидов ($4n$)	диплоидов ($2n$)
Комплементарное	1225 : 35 : 35 : 1	9 : 3 : 3 : 1
	1225 : 70 : 1	9 : 6 : 1
	1225 : 35 : 36	9 : 3 : 4
	1225 : 71	9 : 7
Эпистаз	1260 : 35 : 1	12 : 3 : 1
	1260 : 36	13 : 3
Некумулятивная полимерия	1295 : 1	15 : 1

У автополиплоидов каждая хромосома набора представлена гомологичными хромосомами в количестве, соответствующем уровню пloidности, – 3, 4 и т. д. В мейозе у них возникают мультиваленты – квадριваленты, триваленты и униваленты, реже – биваленты. Расхождение хромосом из мультивалентов и распределение унивалентов происходит либо случайно, либо избирательно.

При нарушении нормального расхождения хромосом возникают гаметы с несбалансированным набором хромосом, а в их потомстве появляются анеуплоиды, возможна и частичная их потеря.

При автополиплоидии меняется доза гена. Так, у тетраплоида ($4n$) может возникнуть 5 генотипов по одному гену: $AAAA$ – квадриплекс, $AAAa$ – триплекс, $AAaa$ – дуплекс, $Aaaa$ – симплекс, $aaaa$ – нуллиплекс соответственно, при случайном хромосомном расщеплении эти генотипы будут давать разное количество типов гамет. Поэтому и соотношение фенотипических классов в расщеплении у разных тетраплоидов будет различно. У симплекса расщепление по фенотипу при полном доминировании равно $3 : 1$, у дуплекса $35A : 1a$.

Тетраплоид (симплекс $Aaaa$) схематически представим следующим образом:

1 ————— A
 2 ————— a
 3 ————— a
 4 ————— a

Тетраплоид образует разные гаметы в зависимости от случайного распределения хромосом и локализованных в них генов: $1 + 2 (Aa)$, $1 + 3 (Aa)$, $1 + 4 (Aa)$, $2 + 3 (aa)$, $2 + 4 (aa)$ и $3 + 4 (aa)$.

Соотношение гамет: $3/6Aa + 3/6aaa$, соотношение фенотипов при самоопылении симплекса ($Aaaa$): $27/36A--- + 9/36aaaa$ или $3 : 1$.

Тетраплоид (дуплекс $AAaa$):

1 ————— A
 2 ————— A
 3 ————— a
 4 ————— a

Гаметы при случайном объединении хромосом: $1 + 2 (AA)$, $1 + 3 (Aa)$, $1 + 4 (Aa)$, $2 + 3 (Aa)$, $2 + 4 (Aa)$ и $3 + 4 (aa)$.

Соотношение гамет: $1/36AA + 4/36Aa + 1/36aa$, соотношение фенотипов при самоопылении в условиях полного доминирования $35A--- : 1aaaa$.

Возможно и другое схематическое изображение генотипа тетраплоида, образование у него гамет и расщепление по гено- и фенотипу в потомстве тетраплоидов при их самоопылении:

$$P(4n): \quad \text{♀} \begin{array}{c|c} A & a \\ \hline a & a \end{array} \times \text{♂} \begin{array}{c|c} A & a \\ \hline a & a \end{array}$$

$$G: \quad \begin{array}{cc} 3/6 & \left\{ \begin{array}{l} Aa \\ Aa \\ Aa \end{array} \right. & 3/6 & \left\{ \begin{array}{l} Aa \\ Aa \\ Aa \end{array} \right. \\ 3/6 & \left\{ \begin{array}{l} aa \\ aa \\ aa \end{array} \right. & 3/6 & \left\{ \begin{array}{l} aa \\ aa \\ aa \end{array} \right. \end{array}$$

Иначе соотношение гамет можно записать как: $3/6 Aa + 3/6 aa$ у двух родителей, а их случайная встреча при оплодотворении даст расщепление по фенотипу $(3/6 Aa + 3/6 aa) \times (3/6 Aa + 3/6 aa) = 9/36 AAAa + 9/36 Aaaa + 9/36 Aaaa + 9/36 aaaa = 27/36 A--- + 9/36 aaaa$ или 3 : 1.

Зная эти соотношения гамет, можно рассчитать число гамет со сбалансированным и несбалансированным набором хромосом, а соответственно и процент фертильных растений автотетраплоидов.

РЕШЕНИЕ ТИПОВЫХ ЗАДАЧ

Зная основное число (x) хромосом и гаплоидный набор (n), определить диплоидный, тетра- и других набор хромосом любого организма. При скрещивании двух дуплексов и гаметы будут возникать в следующих соотношениях: $(5/6 A- + 1/6 aa)$ у обоих родителей, а при их слиянии в потомстве получим расщепление организмов по фенотипу: $(5/6 A- + 1/6 aa) \times (5/6 A- + 1/6 aa)$.

ЗАДАЧИ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОГО РЕШЕНИЯ

Задача 1. У пшеницы основное число хромосом $X = 7$, а n в два раза меньше диплоидного набора. Обозначить, используя X и n , диплоидное число хромосом пшеницы:

- а) мягкой (*Tr. aestivum*) – $n = 21$;
- б) твердой (*Tr. durum*) – $n = 14$;
- в) однозернянки (*Tr. monosocum*) – $n = 7$.

Задача 10. Скрещены тетраплоиды дурмана гомозиготного пурпурноцветкового (P) и гомозиготного белоцветкового (p). В каком поколении и с какой вероятностью появится белоцветковое растение ($P > p$) и случайное хромосомное расщепление?

При известном расщеплении в потомстве по фенотипу требуется определить генотипы P и объяснить характер расщепления.

Задача 11. Скрещиваются два автотетраплоида $AAAA$ и $aaaa$. Определить фенотип F_1 и F_2 , если имеет место кумулятивное действие гена A и случайное хромосомное расщепление? При этом генотип $AAAA$ имеет темно-красный фенотип, а $AAAa$ – красная окраска, $AAaa$ – светло-красная окраска, $Aaaa$ – розовая, $aaaa$ – белая.

Задача 12. Укажите ожидаемые соотношения генотипов и фенотипов в F_1 от скрещивания диплоидов кукурузы с трисомиками при условии полного доминирования A над a :

- | | |
|----------------------|----------------------|
| 1) $Aaa \times aa$, | 4) $Aa \times Aaa$, |
| 2) $Aaa \times Aa$, | 5) $Aa \times Aaa$, |
| 3) $AAa \times Aa$, | 6) $Aa \times AAa$. |

У мужских растений жизнеспособны только гаплоидные гаметы.

Задача 13. При скрещивании двух тетраплоидных растений дурмана с пурпурными цветками было получено в первом поколении 3226 растений с пурпурными и 107 – с белыми цветками. Определите генотипы P и объясните расщепления.

Задача 14. Проведено скрещивание трисомика с диплоидом. Получено расщепление в потомстве по фенотипу $11A : 1a$. Определите генотипы родителей.

Задача 15. Проведено скрещивание моносомика с диплоидом. В потомстве получено расщепление $1A : 1a$. Определите генотипы родителей и потомства.

Задача 16. У тутового шелкопряда имеется два вида с одинаковым набором хромосом ($2n = 28$) – *Bombix mori* и *B. wandarina*. Необходимо было получить плодовые гибриды. Под действием высоких температур при партеногенезе у диплоидных *Bombix mori* получили автотетраплоиды с $4n$, их скрестили с *B. wandarina* ($2n$) диплоидными. В первом поколении отобрали триплоидные, имеющие 2 генома *Bombix mori* и один геном *B. wandarina*. На них снова действовали высокой температурой. При партеногенезе эти $3n \rightarrow 6n$ (аллогексаплоидные, содержащие

4 генома *Bombix mori* + 2 генома *B. wandarina*). Объединение этих геномов дает $6n \times 2n$ (*B. wandarina*). Получили автотетраплоидных и содержащих по 2 генома каждого вида. Почему при их скрещивании получали плодовитое потомство? Составьте схему скрещивания и ответа.

Задача 17. У дрозофилы встречаются жизнеспособные трисомии по IV хромосоме. Самка дрозофилы с нормальными глазами имеет три IV хромосомы с генами *Aaa*, белоглазый самец имеет две IV хромосомы с генами *aa*. Определите потомство от скрещивания этих мух.

Задача 18. От скрещивания двух тетраплоидных растений с пурпурными цветками получено в первом поколении 396 растений с пурпурными цветками и 40 – с белыми. Определите генотипы родительских растений.

Задача 19. Красноплодное тетраплоидное растение томата неизвестного происхождения при самоопылении дало потомство: 3 красноплодных : 1 желтоплодному растению. Что можно сказать о наследовании окраски плодов? Каков генотип исходного растения?

Задача 20. Объясните, каким образом можно определить, с какой парой хромосом связана данная группа сцепления, основываясь:

- 1) на трисомических расщеплениях;
- 2) наличии серии моносомиков;
- 3) наличии серии нуллисомиков.

Задача 21. Какое соотношение фенотипов можно получить в потомстве от самоопыления автотетраплоида *AAaaBBbb* при условии независимого наследования обоих генов, полного доминирования и случайного хромосомного расщепления?

Задача 22. Триплоидная по IV хромосоме красноглазая самка дрозофилы скрещивается с белоглазым самцом диплоидным по IV хромосоме. Какое будет потомство по окраске глаз и количеству IV хромосом?

Задача 23. При скрещивании диплоидных пшениц краснозерной и белозерной гибриды F_1 будут краснозерные, а в F_2 – на 15 растений с красными зернами приходится одно белозерное. Рассчитайте соотношение фенотипов в F_2 при скрещивании тетраплоидных форм, если расщепление хромосомное.

Тема 10. ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ

Популяция – это совокупность особей одного вида свободно скрещивающихся между собой, характеризующаяся общностью происхождения, местообитания и приспособления к данным условиям жизни, и отделена от соседних той или иной степенью давления изоляций. Популяция, в которой особи размножаются половым путем, называется менделеевской. Провести генетический анализ популяции – значит установить ее генотипическую структуру, а именно определить, какие генотипы и в каком соотношении составляют популяцию, а также с какой частотой встречаются различные аллели. Существует два типа популяции – с самооплодотворением и с перекрестным опылением. Закономерности наследования в этих популяциях различны.

Для популяции с перекрестным оплодотворением, в которой особи свободно скрещиваются между собой (панмиксическая популяция), генотипическую структуру можно установить, используя закон Г. Харди и В. Вайнберга.

Для изучения наследования в панмиксической популяции гена, существующего в форме двух аллелей A и a , используется закон Харди – Вайнберга. Примем, что если частоту доминантного аллеля (A) в популяции обозначить через частоту рецессивного аллеля a – q , то, используя решетку Пеннета,

	pA	qa
pA	p^2AA	$pqAa$
qa	$pqAa$	q^2aa

получим уравнение, описывающее генетическую структуру популяции:

$$p^2AA + 2pqAa + q^2aa = 1,$$

где p^2 – количество доминантных гомозигот; q^2 – количество рецессивных гомозигот; $2pq$ – количество гетерозигот в популяции.

Следствия, вытекающие из закона Харди – Вайнберга:

1. Частоты аллелей не изменяются от поколения к поколению. Это можно легко доказать. Частота аллеля (A или a) в потомстве равна сумме частот генотипов гомозигот (AA или aa соответственно) и половине частот гетерозигот (Aa), т. е. частота доминантного аллеля $A = p^2 + pq = p(p + q) = p$; $a = q^2 + pq = q(q + p) = q$ (так как сумма всех аллелей (гамет) равна 1, т. е. $p + q = 1$).

Это следствие очень важно для вычисления частоты аллеля в популяции, представленной известным соотношением генотипов. Предположим, чтобы определить генотипическую структуру второго поколения

панмиксической популяции, представленной особями со следующей частотой генотипов – 50 % PP , 30 % Pp , 20 % pp , необходимо определить частоту аллелей P и p .

$P = 50 \% PP + 15 \% Pp = 65 \% = 0,65$, $p = 20 \% pp + 15 \% Pp = 35 \% = 0,35$ (или $100 \% - 65 \% = 35 \%$), а затем, подставив эти значения в формулу Харди – Вайнберга, определить генотипическую структуру популяции.

$$(0,65)^2 PP + 2(0,65 \times 0,35) Pp + (0,35)^2 pp.$$

Частоты генотипов в панмиксической популяции не меняются в ряду поколений, так как частоты генотипов в следующем поколении также остаются неизменными и соответственно равными p^2 , $2pq$, q^2 . Таким образом, генотипическая структура популяции одинакова как в первом, так и в последующих поколениях при условии отсутствия давления отбора.

Нельзя избавиться от рецессивного аллеля в популяции. Чем меньше частота рецессивного аллеля (q), тем больше частота доминантного аллеля (p), следовательно, увеличивается и доля гетерозигот в популяции ($2pq$), которые с равной вероятностью образуют гаметы, содержащие рецессивный аллель (a) и доминантный аллель (A).

Закон Харди – Вайнберга применим для популяции, на которые не действуют внешние факторы (отборы, мутации, изоляция и др.), а также для панмиксических популяций с большим количеством особей (так как в малых популяциях дрейф генов изменит соотношение генотипов). Следовательно, закон Харди – Вайнберга не описывает реальную популяцию, но поскольку все вышеперечисленные факторы действуют на популяцию с низкой частотой и протяженны во времени, то, используя его, можно рассчитать структуру популяций (соотношение генотипов), и зная структуру – вычислить частоты любых аллелей в популяции. При этом следует учитывать, что закон применим как для моно-, ди-, так и полигибридных различиях генотипов.

РЕШЕНИЕ ТИПОВЫХ ЗАДАЧ

Задача 1. Альбинизм у ржи наследуется как аутосомный рецессивный признак. На поле среди 84 000 растений выявлено 210 альбиносов. Определить частоту гена альбинизма в популяции ржи.

Решение.

Так как альбинизм у ржи является аутосомным рецессивным признаком, растения альбиносы будут гомозиготны по аллелю $a-aa$. Частота их популяции (q^2) равна $210/84\ 000 = 1/400 = 0,0025$. Частота гена a будет равна $\sqrt{q^2} = \sqrt{0,0025} = 0,05$.

Задача 2. На острове отстрелено 10 000 лисиц из них 9991 рыжих и 9 белых особей. Рыжий цвет доминирует над белым. Определить процентное соотношение всех фено- и генотипов в популяции (AA , Aa и aa).

Решение.

Если белые особи рецессивны, то их генотип будет aa и встречается с вероятностью (q^2) $9/10\ 000$ или $0,09\ %$, а рыжие особи встречаются с вероятностью $9991/10\ 000 = 99,91\ %$. Определим частоту аллеля a , которая равна $\sqrt{q^2} = \sqrt{0,09} = 0,3$. Тогда частота аллеля $A = 1 - q = 1 - 0,3 = 0,7$. Отсюда частота генотипа $AA = p^2 = 0,7^2 = 0,49\ %$, а $Aa = 2pq = 2 \times 0,7 \times 0,3 = 0,42\ %$.

Задача 3. У крупного рогатого скота породы шортгорн красная масть не полностью доминирует над белой. Гетерозигота имеет чалую окраску. В районе зарегистрировано 4169 красных, 3780 чалых и 756 белых животных. Определить частоту генов всех видов окраски в этой популяции животных.

Решение.

Обозначим ген красной масти животных через A , белой – a . Генотип красных особей AA (их было 4169), чалых Aa (их 3780) и белых aa (их 756). Всего изучено 8705 особей. Рассчитаем частоту гомозигот (красных и белых особей) в долях единицы. Так, частота белых фенотипов будет $756/8705 = 0,09$. Следовательно, $aa = q^2 = 0,09$, а частота аллеля $a = q = 0,09 = 0,3$. Частота аллеля $A = p = 1 - q = 1 - 0,3 = 0,7$.

Задача 4. Альбинизм наследуется как рецессивный аутосомный признак. Заболевание встречается с частотой $1 : 20\ 000$. Каково количество гетерозигот в популяции?

Решение.

Если принять, что альбинизм наследуется рецессивно, то величина особей $aa = q^2 = \sqrt{1/20\ 000}$. Отсюда частота аллеля $a = q = 1/20\ 000 = 1/141$. Тогда частота аллеля $A = p = 1 - q = 1 - 1/141 = 140/141$. Количество гетерозигот равно $2pq = 2 \times 140/141 \times 1/141 = 0,014$, или $1,4\ %$.

Задача 5. Врожденный вывих бедра наследуется доминантно, средняя пенетрантность $25\ %$. Заболевание встречается с частотой 6 на 10 000 (В. П. Эфроимсон, 1968). Определите число гомозигот по рецессивному гену.

Решение.

При доминантном наследовании человека с врожденным вывихом бедра будут иметь генотипы AA и Aa , здоровые – aa . Из закона Харди –

Вайнберга следует, что число особей с генотипом $aa = q^2 = 1 - p^2 - 2pq$. Однако в условиях задачи число больных (6 : 10 000) представлено не $p^2 + 2pq$, а лишь 25 % носителей аллеля A , т. е. $4(p^2 + 2pq)$. Следовательно, $p^2 + 2pq = 4 \times 6/10\,000 = 24/10\,000$. Тогда q^2 (число гомозигот aa) равно $1 - (24/10\,000) = 99,76\%$.

Задача 6. В популяциях, каждая из которых, размножаясь путем панмиксии, имеет следующую частоту генотипов:

- а) 0,2 AA и 0,8 Aa ;
- б) 0,4 AA + 0,4 Aa и 0,2 aa ;
- в) 0,6 AA + 0,4 aa ;
- г) 0,3 AA + 0,6 Aa + 0,1 aa .

Определить частоты генотипов AA , Aa и aa , которые будут в F_1 в каждой популяции.

Решение.

В каждой популяции по каждому генотипу образуется одинаковое число яйцеклеток и спермиев. При панмиксии число возможных их сочетаний находят алгебраическим путем:

- в популяции а) яйцеклеток: 0,2 A + 0,4 A + 0,4 a и образуется спермиев 0,2 A + 0,4 A + 0,4 a . Находим соотношение образующихся генотипов $(0,2 A + 0,4 A + 0,4 a)(0,2 A + 0,4 A + 0,4 a) = 0,04 AA + 0,08 AA + 0,08 Aa + 0,08 Aa + 0,16 AA + 0,16 Aa + 0,08 Aa + 0,16 Aa + 0,16 aa = 0,36 AA + 0,48 Aa + 0,16 aa$;

- в популяции б) образуется яйцеклеток: 0,4 A + 0,2 A + 0,2 a + 0,2 a , также и спермиев, в результате панмиксии образуются генотипы $0,36 AA + 0,4 Aa + 0,16 aa$. Такое же решение и по популяциям в) и г), у всех популяций после одного свободного скрещивания устанавливается одинаковое равновесное соотношение генотипов.

Задача 7. П. Ф. Рокицкий (1978) приводит следующие частоты групп крови популяции: I – 0,33; II – 0,36; III – 0,23; IV – 0,08. Вычислите частоты генов, определяющих группы крови в системе ABO в данной популяции.

Решение.

Группы крови в системе ABO определяются тремя аллельными генами: J^0 , J^A , J^B , а генотипы I группы – J^0J^0 , II – J^AJ^A , III – J^BJ^B и J^BJ^0 , IV – J^AJ^B . Обозначим частоту гена J^A – через p , J^B – q , J^0 – через r . Формула частот всех генов $p + q + r = 1$, а частоты генотипов $p^2 + q^2 + r^2 + 2pq + 2pr = 1$. Соответственно первая группа крови встречается с частотой $r^2 J^AJ^A$ –

$p^2, J^A J^0 - 2pr, J^B J^B - q^2, J^B J^0 - 2pq$. Исходя из условия задачи, составляем рабочую таблицу:

$$\begin{aligned} \text{I группа} - r^2 &= 0,33; \\ \text{II группа} - r^2 + 2pr &= 0,36; \\ \text{III группа} - q^2 + 2qr &= 0,23; \\ \text{IV группа} - 2pq &= 0,08. \end{aligned}$$

Отсюда определяем частоту гена $J^0/r = \sqrt{0,33} = 0,574$. Для вычисления частот генов J^A и J^B можем комбинировать материал в два варианта: по частотам групп крови I и II или же I и III.

В первом варианте мы получим формулу $p^2 + 2pr + r^2$, во втором – $q^2 + 2qr + r^2$. По условию задачи $p^2 + 2pr + r^2 = (p + r)^2 = 0,69$. Следовательно, $p + r = \sqrt{0,69} = 0,831$.

Ранее мы определили, что $r = 0,574$. Отсюда $p = 0,831 - 0,574 = 0,257$, т. е. это частота гена J^A . Таким же образом вычисляем частоту гена J^B : $q^2 + 2qr + r^2 = (q + r)^2 = 0,56$; $q + r = 0,56 = 0,748$, а $q = 0,748 - 0,574 = 0,174$. Частота гена $J^B = 0,174$. В результате расчетов сумма $p + q + r > 1$ на 0,005, что связано с округлением цифр.

Задача 8. Популяция состоит из 60 % особей с генотипом MM и 40 % с генотипом mt . Определить в долях единицы частоты генотипов MM , Mt и mt после установления в популяции равновесия в соответствии с законом Харди – Вайнберга.

Решение.

Частота (p) гена $M = 0,6$, или 60 %, частота (q) гена $m = 0,4$, или 40 %. В соответствии с законом Харди – Вайнберга в популяции после первого поколения установится следующее равновесие: $p^2 + 2pq + q^2 = 1$. $MM(0,6 \times 0,6) + 2 Mt(0,6 \times 0,4) + mt(0,4 \times 0,4) = 1$, т. е. $0,36 MM + 0,48 Mt = 0,16 mt = 1$.

ЗАДАЧИ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОГО РЕШЕНИЯ

1. Рecessивный ген встречается с частотой 1 : 90. Какова вероятность поражения потомка в браке между двоюродным братом и сестрой, обладающими нормальным фенотипом?

2. В популяции встречаемость заболевания 1 на 400 человек. Определить число носителей мутантного аллеля.

3. В популяции 60 % особей обладают геном A и 41 % – гетерозигот. Какова вероятность получить чистый рецессив, если поставить 10 скрещиваний?

4. Доминантный ген R обуславливает развитие у человека способности свертывать язык желобком, а аллель r этого гена не позволяет свертывать язык. Как вычислить частоту аллеля R у жителей Балтиморы, если известно, что 64 % опрошенных обладают способностью свертывать язык, а 36 % – нет?

5. Б. Н. Васин у стада каракульских овец заревманской овчарни обнаружил следующее соотношение генотипов по гену безухости: 729 AA + 111 Aa + 4 aa . Соответствует ли оно формуле Харди – Вайнберга? Соответствует ли этому закону соотношение в популяции гомозигот и гетерозигот, равное 239 AA : 79 Aa : 6 aa ?

6. Определить вероятное количество гетерозигот в шиншилловом стаде кроликов, насчитывающем 500 животных, если в нем выщепляются примерно 4 % альбиносов. Каким будет количество гетерозигот в этом же стаде, если альбиносов 10 %; если их 0,5 %? Каким методам можно избавиться от появления в стаде альбиносов? Как отличить гомо- от гетерозигот?

7. Соответствует ли формуле Харди – Вайнберга следующее соотношение гомозигот и гетерозигот в популяции: 239 AA : 79 Aa : 6 aa ?

8. В популяции лис, насчитывающей 174 животных и состоящей из черно-бурых, красных и сиводушек, обнаружено 86,4 % красных особей. Определить процент черно-бурых лисиц и сиводушек при полной панмиксии в популяции.

9. Какова концентрация гамет с доминантным и рецессивным геном в стаде кроликов, где родилось 800 черных и 120 голубых или 605 шиншилловых и 41 альбинос?

10. Население острова произошло от нескольких человек из популяции, где частота доминантного аллеля B (карие глаза) равна 0,2, а рецессивного b (голубые глаза) – 0,8. Определить процент кареглазых и голубоглазых людей в популяции в первой генерации. Каково будет их соотношение и генофонд популяции после нескольких поколений при полной панмиксии и отсутствии мутаций?

11. В США 30 % населения ощущает горький вкус фенилтиокарбамида (ФТК), а 70 % – нет. Эта способность определяется рецессивным геном a . Определить чистоту аллелей A и a генотипов AA , Aa и aa в этой популяции.

12. В панмиксической популяции доля особей AA равна 0,09. Какова часть популяции гетерозиготна по гену A ? Каков будет процент гомозигот AA и aa , если частота аллеля A равна 0,3, а $a = 0,7$.

13. Допустим, что у определенного вида растений окрашенные цветы доминируют над белыми и что вид этот в природных условиях размножается самоопылением (фасоль). Допустим, что на остров, на кото-

ром нет ни одного представителя этого вида, завезено одно гетерозиготное растение с окрашенными цветами Cc и что его потомство будет размножаться и распространяться в огромных количествах. Наконец, допустим, что растение является однолетним, так что возможность скрещивания между собой особей, принадлежащих к разным поколениям, исключается. Каков будет в отношении окраски цветов внешний вид пятого поколения потомков?

14. Сделаем допущения, как и в предыдущей задаче, за исключением того, что:

а) растение, о котором идет речь, будет бесплодным при самоопылении (подсолнечник, большинство животных), и для образования жизнеспособных семян должно быть скрещено с другими растениями;

б) будут завезены два гетерозиготных растения. Каково будет по фенотипу и генотипу F_5 в обоих случаях?

15. При определении MN групп крови в популяции коренного населения Австралии из 2800 обследованных 84 человека имели антиген M , 1876 человек – антиген N и 2100 – оба антигена.

а) Вычислить частоту всех трех генотипов в популяции, выразив ее в процентах.

б) Вычислить частоту этих же генотипов, выразив ее в долях единицы.

16. При определении MN групп крови в популяции эскимосов восточной Гренландии установлено, что из 3000 обследованных 2505 имели генотип $L^M L^M$, 27 – генотип $L^N L^N$ и 468 – генотип $L^M L^N$.

а) Определить частоту всех трех генотипов, выразив ее в процентах.

б) Вычислить частоту этих же генотипов, выразив ее в долях единицы.

17. В районе с населением 280 000 человек при регистрации случаев болезни Шпильмейера – Фогта (юношеская форма амавротической семейной идиотии) обнаружено семь больных. Болезнь наследуется по типу аутосомного рецессивного признака (генотип ss). Определить частоту генотипа ss , вычислив число больных на 1 млн населения.

18. В районе с населением 50 000 человек при полной регистрации заболеваемости муковисцидозом (генотип mm) обнаружено 12 больных. Определить частоту генотипа mm , вычислив число больных на 100 000 населения.

19. Из 84 000 детей, родившихся в течение 10 лет в родильных домах, обслуживающих город К., у 210 детей обнаружен патологический рецессивный признак d (генотип dd).

а) Определить частоту генотипа dd среди новорожденных, выразив ее в долях единицы (в виде десятичной дроби).

б) Определить, на какое число новорожденных приходится один ребенок с генотипом dd .

20. Из 27 312 детей, родившихся в родильных домах, обслуживающих город Р., у 32 детей обнаружен патологический рецессивный признак z (генотип zz).

а) Определить частоту генотипа zz среди новорожденных, выразить ее десятичной дробью.

б) Установить, на какое число новорожденных приходится один ребенок с генотипом zz .

21. В популяциях Европы частота альбинизма (генотипа aa) составляет 7×10^{-5} . На какое число особей в популяции приходится один альбинос?

22. В популяциях Европы частота болезни Той Сакса (детская форма амавротической семейной идиотии) составляет 4×10^{-5} . На какое число особей в популяции приходится один больной ребенок?

23. Группа особей состоит из 30 гетерозигот Aa . Вычислить частоту (p) нормального аллеля – A , и частоту (q) мутантного аллеля – a , выразив частоты в долях единицы и в процентах от числа аллелей (A и a) в данной группе особей.

24. Вычислить частоту (p) доминантного аллеля и частоту (q) рецессивного аллеля в следующих группах особей:

а) состоящей из 60 гомозигот BB и 40 гомозигот bb ;

б) из 160 особей DD и 40 особей dd ;

в) из 360 особей FF и 40 особей ff .

25. В трех популяциях частота генотипов по кодоминантным аллелям A и A^1 составила:

а) в первой популяции: $AA - 25\%$, $A^1A^1 - 25\%$ и $AA^1 - 50\%$;

б) во второй популяции: $AA - 64\%$, $A^1A^1 - 81\%$, $AA^1 - 18\%$.

Определить частоту (p) аллеля A и частоту q аллеля A^1 в каждой из этих популяций, выразив частоты в долях единицы.

26. При определении MN групп крови в трех популяциях получены следующие данные:

а) популяция белого населения США: частота крови $M - 29,16\%$, $N - 21,26\%$, $MN - 49,58\%$;

б) популяция эскимосов восточной Гренландии: частота группы крови $M - 83,48\%$, $N - 0,88\%$, $MN - 15,64\%$;

в) популяция коренного населения Австралии: частота группы крови $M - 3,00\%$, $N - 67,4\%$, $MN - 29,6\%$.

Определить частоту (p) аллеля L^M и частоту (q) аллеля L^N в каждой из трех популяций, используя приведенные выше эмпирические данные. Частоты p и q выразить в процентах.

27. Группа состоит из 50% особей с генотипом AA и 50% с генотипом aa . Показать, что в условиях панмиксии в первом же поколении воз-

никает равновесие генотипов AA , aa и Aa , подчиняющееся закону Харди – Вайнберга. Установить частоты (в долях единицы) этих трех генотипов в популяции после установления равновесия.

28. Группа состоит из 90 % особей с генотипом BB и 10 % с генотипом bb . Показать, что в условиях панмиксии в первом же поколении установится равновесие генотипов BB , bb и Bb . Определить частоты этих трех генотипов после установления равновесия популяции, выразив частоты в долях единицы.

29. Имеются четыре группы особей со следующей частотой генотипов:

- а) 60 % – RR , 40 % – rr ;
- б) 40 % – RR , 40 % – Rr , 20 % – rr ;
- в) 30 % – RR , 60 % – Rr , 10 % rr ;
- г) 20 % – RR , 80 % – Rr .

Определить, какие частоты (в %) генотипов RR , Rr и rr установятся в первом поколении потомков особей каждой из четырех групп при условии панмиксии.

30. В популяции итальянского населения одного города в период между 1928 и 1942 г. родилось около 26 000 детей, из которых 11 были гомозиготами по рецессивному гену (th), вызывающему анемию Кули (талассемию).

- а) Определить частоту аллелей th и Th в популяции.
- б) Определить генетическую структуру популяции (частоту генотипов $ThTh$, $Thth$, $thth$).

31. Альбиносы (aa) встречаются в популяциях Европы по данным Штерна с частотой 0,00005.

- а) Установить частоту аллелей A и a в этих популяциях.
- б) Установить частоту генотипов AA , Aa и aa в популяциях.
- в) На какое число особей популяции приходится один альбинос?
- г) На какое число особей популяции приходится один гетерозиготный носитель?

32. Наследственная метгемоглобина (повышенный уровень метгемоглобина в крови, обусловленный дефектом фермента диафоразы) детерминирована рецессивным геном m . В популяции эскимосов Аляски она встречается с частотой 0,09 %.

- а) Определить частоту аллелей M в этой популяции.
- б) Определить частоту гетерозиготных носителей гена m в популяции.

33. Фруктозурия, вызываемая рецессивным геном (f), встречается в популяциях с частотой 7×10^{-6} .

- а) Определить частоту аллелей F и f в популяциях.

б) На какое число особей популяции приходится 1 больной?

в) На какое число особей популяции приходится гетерозиготный носитель болезни?

34. При изучении панмиктической популяции было установлено, что гомозиготы по рецессивным генам (a, b, c, d, e) встречаются в популяции со следующей частотой: частота гомозигот $aa - 1\%$, $bb - 0,1\%$, $cc - 0,01\%$, $dd - 0,001\%$, $ee - 0,0001\%$. Предлагается вычислить для каждого из пяти генов:

а) частоту рецессивного гена в популяции (%);

б) частоту гетерозигот (%);

в) число гетерозиготных особей на одну рецессивную гомозиготную особь?

35. В популяции зайцев на 1000 серых встречается 10 белых особей. Какова частота аллеля A (серой окраски) и a (белой окраски), количество гомо- и гетерозиготных особей?

36. В популяции встречаются три генотипа по гену альбинизма в соотношении: $9/16 AA$, $6/16 Aa$ и $1/16 aa$. Находится ли популяция в состоянии генетического равновесия?

37. В данной популяции дрозофилы частота аллелей b (черная окраска тела) равна $0,1$, в другой – $0,9$. Какова частота серых и черных мух в обеих популяциях? Доля гомо- и гетерозигот?

38. Среди населения земного шара группы крови по системе ABO распределены неравномерно. В сводках Д. Ниля и У. Шэлла (1958) и В. П. Эфроимсона (1969) указано, что у некоторых американских индейцев и у аборигенов западной Австралии встречаются только I и II группы крови (OO, AO, AA), у бушменов – I и III группы крови (OO, OB, BB). Число лиц с I группой крови определено (%): уты – $97,4$; тоба – $98,5$; Навахо – $77,7$; Черногорие – $23,5$; австралийские аборигены – $48,1$; бушмены – 83 . Определите генетическую структуру указанных популяций.

39. Прямые мутации в локусе A происходят с частотой 2×10^{-5} , а обратные – с частотой 3×10^{-7} . Каковы ожидаемые частоты аллелей A и a в популяции при ее равновесном состоянии, если никакие другие процессы в ней не происходят?

40. Частоты групп крови системы ABO в некоей популяции человека следующие: $A = 0,45$; $B = 0,13$; $AB = 0,06$ и $O = 0,36$. Определить частоты аллелей гена J .

41. Предположим, что частота мутаций $A \rightarrow a$ равна 10^{-6} , причем обратные мутации отсутствуют. Какова будет частота аллеля A через 10, 1000 и 100 000 поколений?

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1

Примеры доминантных и рецессивных признаков у человека

Части тела	Доминантный признак	Рецессивный признак
Глаза	<p>Большие</p> <p>Разрез глаз прямой</p> <p>Монголоидный тип глаз</p> <p>Верхнее веко нависающее</p> <p>Длинные ресницы</p> <p>Близорукость</p> <p>Дальнозоркость</p> <p>Астигматизм</p> <p>Карие (светло-карие и зеленые)</p> <p>Предрасположенность к катаракте</p> <p>Куриная слепота (ослабленное зрение в сумерках)</p>	<p>Маленькие</p> <p>Разрез глаз косой</p> <p>Европеоидный тип глаз</p> <p>Верхнее веко нормальное</p> <p>Короткие ресницы</p> <p>Норма</p> <p>Норма</p> <p>Норма</p> <p>Серые или голубые</p> <p>Норма</p> <p>Норма</p>
Рот	<p>Способность загибать язык назад</p> <p>Способность свертывать язык трубочкой</p> <p>Зубы при рождении</p> <p>Выступающие вперед зубы и челюсти</p> <p>Щель между резцами</p> <p>Предрасположенность к кариесу зубов</p> <p>Полные губы</p> <p>Габсбургская губа</p>	<p>Нет</p> <p>Нет</p> <p>Отсутствуют</p> <p>Зубы и челюсти не выступают</p> <p>Отсутствует</p> <p>Норма</p> <p>Тонкие губы</p> <p>Норма</p>
Лицо и голова	<p>Короткий череп (брахицефал)</p> <p>Лицо круглое</p> <p>Подбородок прямой</p> <p>Ямочка на подбородке</p> <p>Ямочки на щеках</p>	<p>Длинный (долихоцефал)</p> <p>Продолговатое</p> <p>Скошенный назад подбородок</p> <p>Гладкий подбородок</p> <p>Гладкие щеки</p>

Части тела	Доминантный признак	Рецессивный признак
Лицо и голова	Выдающиеся скулы Веснушки Подбородок длинный Подбородок широкий	Норма Отсутствуют веснушки Короткий Узкий и острый
Голос	Сопрано у женщин Бас у мужчин	Альт Тенор
Нос	Крупный Узкий, острый, выступающий вперед Высокая и узкая переносица Нос с горбинкой Кончик носа направлен прямо Широкие ноздри	Средней величины или маленький Широкий Низкая и широкая переносица Прямая или согнутая переносица Курносый нос Узкие ноздри
Уши	Свободная мочка Острая верхушка уха (Дарвиновский бугорок имеется)	Приросшая мочка Отсутствует
Слух	Абсолютный музыкальный слух	Слух отсутствует
Волосы	Темные Не рыжие Курчавые Волнистые Шерстистые Облысение (у мужчин) Норма Белая прядь «Мыс вдовы» Преждевременное поседение Обильная волосатость тела Широкие пушистые брови Синофриз	Светлые Рыжие Волнистые Прямые Гладкие Норма Облысение (у женщин) Норма Норма Норма Норма Мало волос на теле Норма Норма
Руки	Праворукость Указательный палец руки длиннее безымянного (у мужчин) Большой палец руки толстый и короткий (расплющенный) Ногти тонкие и плоские Ногти очень твердые Узоры на коже пальцев эллиптические	Леворукость Указательный палец руки длиннее безымянного (у женщин) Нормальное строение пальца (нормальной длины, равномерной толщины, не широкий) Нормальные Нормальные Узоры на коже пальцев циркулярные

Части тела	Доминантный признак	Рецессивный признак
Ноги	Предрасположенность к варикозному расширению вен Второй палец ноги длиннее большого Повышенная подвижность большого пальца	Норма Второй палец ноги короче Норма
Тело	Смуглая кожа Пегая пятнистость (белопегость) Пигментированное пятно в области крестца Низкий рост Кожа толстая Сильная волосатость тела	Светлая кожа Нормальный цвет кожи Отсутствует Высокий рост Кожа тонкая Слабая волосатость тела
Кровь	Группа крови А, В и АВ Наличие резус-фактора (Rh ⁺)	Группа крови О Отсутствие резус-фактора (Rh ⁻)
Обмен веществ	Ощущение вкуса фенилтиомочевины Способность к секреции в слюну агглютининов (т. н. «секреторы») Способность выделять в мочу после приема пищи метанэтиола (спаржи), бетанина (свеклы), β-аминоизомасляной кислоты (продукт катаболизма тимина) Склонность к ожирению	Неспособность ощущать вкус фенилтиомочевины Отсутствие этого признака Отсутствие этих признаков Отсутствует
Наследственные заболевания рецессивного типа	Норма Норма Норма Норма Норма Норма Норма Норма Норма	Фенилкетонурия Предрасположенность к шизофрении Предрасположенность к сахарному диабету Парагемофилия (склонность к кожным и носовым кровотечениям) Альбинизм Пигментная ксеродерма Врожденная глухонмота Отсутствие резцов и клыков на верхней челюсти Серповидноклеточная анемия Талассемия

Части тела	Доминантный признак	Рецессивный признак
	Норма Норма Норма Норма	Муковисцидоз Цистофиброз Тританопия Анэнцефалия
Наследственные заболевания доминантного типа	Полидактилия Брахидактилия Синдактилия Элиптоцитоз Арахнодактилия Ахондроплазия Черепно-ключичный дизостоз Отсутствие малых коренных зубов Нейрофиброматоз Некоторые формы аниридии Краниосиностоз Миоплегия Склонность к подагре Гиперхолестеринемия Множественная телеангиэктазия	Норма Норма Норма Норма Норма Норма Норма Норма Норма Норма Норма Норма Норма Норма Норма

*Примечание. Некоторые термины поясняются в теме 9.

Таблица 2

Значения χ^2 , соответствующие различным уровням значимости и степеням свободы

Степени свободы	Уровни значимости		
	0,05	0,01	0,001
1	3,84	6,64	10,83
2	5,99	9,21	13,82
3	7,82	11,34	16,27
4	9,49	13,28	18,47
5	11,07	15,09	20,52
6	12,59	16,81	22,46
7	14,07	18,48	24,32
8	15,51	20,09	26,13
9	16,92	21,67	27,88
10	18,31	23,21	29,59

ЛИТЕРАТУРА

Основная

- Айала, Ф.* Современная генетика / Ф. Айала, Дж. Кайгер. М., 1987.
- Алиханян, С. И.* Общая генетика / С. И. Алиханян, А. П. Акифьев, Л. С. Чернин. М., 1985.
- Гершензон, С. М.* Основы современной генетики / С. М. Гершензон. Киев, 1979.
- Дубинин, Н. П.* Общая генетика / Н. П. Дубинин М., 1986.
- Жимулев, И. Ф.* Общая и молекулярная генетика / И. Ф. Жимулев. Новосибирск, 2002.
- Жученко, А. А.* Генетика / А. А. Жученко [и др.]. М., 2004.
- Инге-Вечтомов, С. Г.* Генетика с основами селекции / С. Г. Инге-Вечтомов. М., 1989.
- Лобашев, М. Е.* Генетика / М. Е. Лобашев. Л., 1967.
- Каминская, Э. А.* Сборник задач по генетике / Э. А. Каминская. Минск, 1977.
- Орлова, Н. Н.* Генетический анализ / Н. Н. Орлова. М., 1991.
- Орлова, Н. Н.* Сборник задач по общей генетике / Н. Н. Орлова [и др.]. М., 2001.
- Тихомирова, М. М.* Генетический анализ / М. М. Тихомирова. Л., 1990.
- Хедрик, Ф.* Генетика популяций / Ф. Хедрик. М., 2003.
- An Introduction to Genetic Analysis / Ed. A. J. F. Griffiths [et al.].* New York, 1993.

Дополнительная

- Патрушев, Л. И.* Экспрессия генов / Л. И. Патрушев. М., 2004.
- Равич-Щербо, И. В.* Психогенетика / И. В. Равич-Щербо [и др.]. М., 1999.
- Рокицкий, П. Ф.* Введение в статистическую генетику / П. Ф. Рокицкий. Минск, 1974.
- Сингер, М.* Гены и геномы : в 2 т. / М. Сингер, П. Берг. М., 1998.
- Стент, Г.* Молекулярная генетика / Г. Стент, Р. Кэлиндар. М., 1981.
- Фогель, Ф.* Генетика человека / Ф. Фогель, А. Мотульский. М., 1989.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
Тема 1. МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ.....	4
Тема 2. ДИ- И ПОЛИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ.....	27
Тема 3. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ.....	45
Тема 4. НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ, СЦЕПЛЕННЫХ С ПОЛОМ.....	72
Тема 5. СЦЕПЛЕННОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ И КРОССИНГОВЕР	82
Тема 6. КАРТИРОВАНИЕ ХРОМОСОМ.....	94
Тема 7. ТЕОРИЯ ГЕНА	106
Тема 8. ГЕННЫЕ МУТАЦИИ	127
Тема 9. ГЕНОМНЫЕ МУТАЦИИ.....	144
Тема 10. ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ.....	152
ПРИЛОЖЕНИЕ.....	162
ЛИТЕРАТУРА.....	166

Учебное издание

Максимова Наталья Павловна
Титок Марина Алексеевна
Анохина Вера Степановна и др.

СБОРНИК ЗАДАЧ ПО ГЕНЕТИКЕ

**Для студентов
биологического факультета**

Редактор *Е. А. Логвинович*
Технический редактор *Т. К. Раманович*
Корректоры *Г. М. Добыш, Л. С. Лис*
Компьютерная верстка *С. Н. Егоровой*

Подписано в печать 06.06.2008. Формат 60×84/16. Бумага офсетная.
Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 9,76. Уч.-изд. л. 9,3.
Тираж 300 экз. Зак. 1161.

Белорусский государственный университет.
ЛП № 02330/0056804 от 02.03.2004.
220030, Минск, проспект Независимости, 4.

Отпечатано с оригинала-макета заказчика.
Республиканское унитарное предприятие
«Издательский центр Белорусского государственного университета».
ЛП № 02330/0056850 от 30.04.2004.
220030, Минск, ул. Красноармейская, 6.