	Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Башкирский государственный аграрный университет»	Методические рекомендации
		Б1.О.30 Генетика

Кафедра растениеводства,  
селекции растений и  
биотехнологии

## **Б1.О.30 ГЕНЕТИКА**

### **МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ К ПРАКТИЧЕСКИМ ЗАНЯТИЯМ**

**Направление подготовки**  
35.03.03 Агрохимия и агропочвоведение  
**Профиль подготовки**  
Экологический мониторинг в агробизнесе  
**Квалификация выпускника**  
бакалавр

Уфа 2022

.  
. .  
. .

Составитель: доцент кафедры растениеводства, селекции растений и биотехнологии, к.с.-х.н. Дмитриев А. М

Рассмотрена и одобрена на заседании методической комиссии факультета агротехнологий и лесного хозяйства «24» марта 2022 г. (протокол № 7).

Рецензент: к .б. н., доцент Рахимова Г.М.

Ответственный за выпуск: зав. кафедрой растениеводства, селекции растений и биотехнологии к.с.-х.н., доцент Алимгафаров Р.Р.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ, ПЕРВЫЙ И ВТОРОЙ ЗАКОНЫ МЕНДЕЛЯ.....	4
ПОЛИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ. ТРЕТИЙ ЗАКОН МЕНДЕЛЯ.....	12
НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ ПРИ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ НЕАЛЛЕЛЬНЫХ ГЕНОВ .....	17
ХРОМОСОМНЫЙ МЕХАНИЗМ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОЛА .....	24
СЦЕПЛЕННОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ И КРОССИНГОВЕР .....	33
ПОСТРОЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ КАРТ ХРОМОСОМ.....	46

## МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ, ПЕРВЫЙ И ВТОРОЙ ЗАКОНЫ МЕНДЕЛЯ.

**Цель:** Научиться анализировать наследование признаков при моногибридном скрещивании. Научиться оценивать степень соответствия опытных данных теоретически ожидаемым с помощью метода  $\chi^2$  (хи- квадрат) при гибридологическом анализе.

### **Задание:**

1. Изучить теоретический материал по пояснению к теме.
2. Изучить родительские растения гороха по признаку окраски семян. Проанализировать растения  $F_1$  и установить характер наследования изучаемого признака. Выявить доминантные и рецессивные признаки.
3. Проанализировать растения гибридов  $F_2$  и установить характер их расщепления по изучаемым признакам. Написать схему скрещивания с использованием генотипов.
4. Ознакомиться со статистическим характером расщепления гибридов. Научиться вычислять критерий соответствия  $\chi^2$ .
5. Определить теоретически ожидаемый и фактически полученный характер расщепления гибридов. Вычислить критерий  $\chi^2$  и определить соответствие наблюдаемого расщепления теоретически ожидаемому.
6. Проанализируйте и решите задачи.

**Материалы и оборудование:** Методические указания по теме, колбы с семенами гороха родительских форм, гибридов  $F_1$ , мешок с семенами  $F_2$ , коробки для анализа семян, шпатели.

### **Пояснение к теме**

Каждый вид организмов характеризуется определенным набором хромосом, например, у ржи 14 хромосом, у твердой пшеницы – 28, у кукурузы – 20, у кролика - 44, у человека – 46. Это двойной (диплоидный) набор хромосом. Он характерен для *соматических клеток*. В диплоидном наборе каждая хромосома имеет пару. Такие пары хромосом называются *гомологичными*. При половом размножении одна из гомологичной пары хромосом получена от отца, другая – от матери. Гомологичные хромосомы схожи по размерам, морфологии, по располагающимся в них генам. На одних и тех же местах гомологичных хромосом располагаются гены, детерминирующие один и тот же признак.

Гены, контролирующие различные качества одного и того же признака, называются аллельными. *Аллельные гены* – это различные состояния одного и того же гена. Например, пазушное и верхушечное расположение цветков (два качества признака «расположение цветка») контролируются аллельными генами. Аллельные состояния возникают в результате мутаций. Если в генотипе находятся два одинаковых аллеля одного гена, такой организм называется гомозиготным по данному признаку, если аллели разные – гетерозиготным.

Таким образом, каждый признак в организме контролируется, как минимум, двумя генами, один из которых получен от матери, другой – от отца.

Помимо диаллельных генов существует множественный аллелизм, когда ген существует в более, чем двух аллельных состояниях, например, группы крови человека по системе АВ0 контролируются тремя аллельными генами, а ген, определяющий рисунок на листьях белого клевера, имеет 7 аллельных состояний, которые в генотипе комбинируются попарно.

Совокупность генов организма называется *генотипом*, а совокупность внешних и внутренних признаков – *фенотипом*. Для удобства гены обозначаются буквенными символами. Заглавной буквой обозначается *доминантный аллель гена*, прописной – *рецессивный*, например, А – ген желтой окраски семян гороха, а – ген зеленой окраски семян гороха. АА, аа – гомозиготные генотипы, Аа – гетерозиготный генотип.

Аллельные гены в генотипе взаимодействуют друг с другом. Различают следующие *типы взаимодействия аллельных генов*:

1) *полное доминирование*: в гетерозиготе один аллель подавляет проявление другого, например, гладкая форма плодов томата доминирует над опушенной, карий цвет глаз человека - над голубым и т.д.

2) *неполное доминирование*: аллели в гетерозиготе обуславливают промежуточный признак, например, при скрещивании белоцветковых и красноцветковых растений ночной красавицы гибриды получают розовоцветковые.

3) *кодоминирование*: в гетерозиготе оба аллельных гена проявляются в фенотипе.

4) *сверхдоминирование*: доминантный признак более резко выражен в фенотипе гетерозиготной особи по сравнению с гомозиготной по доминантным аллелям.

*Закон чистоты гамет. Аллельные гены в гетерозиготном состоянии не изменяют друг друга, не сливаются, не разбавляются.* При образовании гамет (половых клеток) из пары аллельных генов в гамете может быть лишь один, например, гомозиготный генотип АА может образовать только один тип гамет А, гетерозиготный генотип Аа образует 2 типа гамет А и а.

Скрещивание, при котором родительские формы различаются по одной паре аллелей называется *моногибридным*.

*Дигибридным* называется скрещивание, при котором родительские формы отличаются по двум парам аллелей. Гены, детерминирующие разные признаки, обозначаются разными буквами алфавита, например, А – желтая окраска, а – зеленая окраска, В – гладкая форма, в – морщинистая форма семян.

*Полигибридным* называется скрещивание, при котором родительские формы различаются по многим аллелям и признакам. Дигибридное скрещивание есть частный случай полигибридного.

Если гибридное потомство скрещивается с родительскими формами, такое скрещивание называется *возвратным, или бекросс*. Скрещивание формы с доминантным признаком с формой, гомозиготной по рецессивной аллели, называется *анализирующим*. Оно используется для анализа неизвестного генотипа.

### Моногибридное скрещивание. Первый и второй законы Менделя.

**Первый закон Менделя – закон единообразия гибридов первого поколения: если родительские формы гомозиготные, то в потомстве наблюдается единообразие по генотипу и фенотипу.** Потомство по фенотипу похоже на одного из родителей, если имеет место полное доминирование, и имеет промежуточное качество признака, если имеет место неполное доминирование.

**Второй закон Менделя, закон расщепления: если скрещиваются гетерозиготные организмы, то в потомстве наблюдается расщепление.** При моногибридном скрещивании расщепление по фенотипу проходит в соотношении 3:1, если имеет место полное доминирование одного признака над другим, и в соотношении 1:2:1, если имеет место неполное доминирование.

В схеме скрещивания родители обозначаются латинской буквой P, потомство – F: F<sub>1</sub> – первое поколение, F<sub>2</sub> – второе поколение и т.д., x – знак скрещивания. На первом месте в скрещиваниях пишется женская особь (♀), на втором – мужская (♂).

Разберем пример, демонстрирующий первый и второй законы Менделя. При скрещивании гомозиготных растений томатов, имеющих гладкие плоды и опушенные плоды, все потомство получается с гладкими плодами. В F<sub>2</sub> получено 540 растений с гладкими и 174 – с опушенными плодами. Как наследуются признаки? Напишите схему скрещивания.

Напишем краткое условие задачи.

P: ♀ гладкие плоды x ♂ опушенные плоды

F<sub>1</sub>: гладкие плоды

F<sub>2</sub>: 540 с гладкими, 174 с опушенными плодами.

В F<sub>1</sub> наблюдается единообразное по фенотипу: все растения с гладкими плодами, что свидетельствует о гомозиготности родительских форм и доминировании гладкой формы плодов над опушенными. В F<sub>2</sub> наблюдается расщепление в соотношении примерно 3 : 1.

Введем буквенные обозначения генов:

Таблица 1 Обозначения генов

Ген	Признак
A	Гладкие плоды
a	Опушенные плоды

Напишем схему скрещивания:

P: ♀ AA x ♂ aa

Гаметы: A a

F<sub>1</sub>: Aa

От гомозиготных родителей получено потомство, единообразное по генотипу и фенотипу.

Если скрестить между собой представителей из F<sub>1</sub>, мы получим F<sub>2</sub>:

♀ Aa x ♂ Aa

Гаметы  $F_1$ : А, а А, а (аллельные гены попадают в разные гаметы, поэтому образуется по 2 сорта гамет).

$F_2$  образуется в результате слияния из гамет  $F_1$ . Чтобы учесть все возможные сочетания гамет, строим решетку Пеннета.

Таблица 2. Решетка Пеннета  $F_2$ .

Гаметы ♀/♂	А	а
А	АА	Аа
а	Аа	аа

Проанализируем полученные результаты. При скрещивании единообразного гетерозиготного потомства  $F_1$  в  $F_2$  произошло расщепление по генотипу: 1АА : 2Аа : 1аа и по фенотипу:  $\frac{3}{4}$  потомства (1АА и 2 Аа) имеют гладкие плоды, а  $\frac{1}{4}$  (1 аа) – опушенные плоды, расщепление по фенотипу произошло в соотношении 3:1.

### Статистическая обработка данных гибридологического анализа

Явление расщепления в  $F_2$  основывается на теории вероятности и случайном расхождении хромосом в мейозе, случайном образовании различных типов гамет, равновероятном соединении гамет при оплодотворении, поэтому фактически полученные данные не всегда точно совпадают с теоретически ожидаемыми. Может наблюдаться отклонение числа гибридов в соответствующем фенотипическом классе от теоретически ожидаемого.

Имеется много причин, которые могут вызвать отклонения от теоретически ожидаемого расщепления:

- 1) нарушение нормального расхождения хромосом вследствие мейотических мутаций;
- 2) нарушение нормальной конъюгации гомологичных хромосом;
- 3) негомологичное спаривание хромосом;
- 4) «предпочтительное расхождение» хромосом в мейозе;
- 5) разная постмейотическая активность некоторых генов, обуславливающая преимущество в оплодотворении гаметам определенного типа (презиготический отбор);
- 6) влияние летальных мутаций, вызывающих избирательную гибель гамет;
- 7) сцепление с генами самонесовместимости;
- 8) зависимость расщепления от выживаемости зигот разного генотипа: а) влияние на расщепление доминантных генов с рецессивным летальным действием; в) влияние рецессивных летальных мутаций на расщепление;
- 9) неполная пенетрантность (способность гена проявляться фенотипически) и экспрессивность (степень выраженности признака).

Учитывая вероятностный характер расщепления, необходимо в  $F_2$  иметь достаточное количество растений, анализируемых по изучаемым признакам. В наименьшем классе должно быть не менее 5 растений (семян, особей и других объектов).

Для оценки степени соответствия фактически полученных теоретически ожидаемым при анализе расщепления в F<sub>2</sub> необходимо вычислить критерий соответствия — хи-квадрат  $\chi^2$ . Величину  $\chi^2$  вычисляют по формуле

$$\chi^2 = \sum d^2 / E$$

где  $\Sigma$  - знак суммирования;  $d = Q - E$  - отклонение теоретически ожидаемого  $E$  от фактически полученного  $Q$  числа гибридов в соответствующем фенотипическом классе.

Вычислять  $\chi^2$  удобно, пользуясь таблицей 1, в которую вносят данные генетического анализа. В таблице 1 приведен расчет критерия соответствия  $\chi^2$  для оценки данных, полученных при расщеплении гибридов F<sub>2</sub> при моногибридном скрещивании растений гороха, имеющих желтую и зеленую окраску семян. В F<sub>2</sub> было получено два фенотипических класса: 110 семян с желтой окраской семядолей и 44 - с зеленой. Подставив в таблицу данные о теоретически ожидаемом расщеплении (116:38), находим отклонение теоретически ожидаемых от фактически полученных ( $Q - E$ ), возводим разность в квадрат и полученное число делим на теоретически ожидаемое  $E$ . Затем по формуле определяем значение  $\chi^2$ .

$$\chi^2 = \sum (Q - E)^2 / E$$

Таблица 1 Вычисление критерия  $\chi^2$  при моногибридном скрещивании

Фенотипический класс семян у гороха в F <sub>2</sub>	Число семян		Отклонение		d <sup>2</sup> / E
	фактически полученное Q	теоретическое и ожидаемое E	d=Q-E	d <sup>2</sup>	
Желтые	110	116	-6	36	36/116=0,31
Зеленые	44	38	+6	36	36/38 = 0,95
	$\Sigma = 154$	$\Sigma = 154$			

Отклонение теоретически ожидаемых чисел от фактически полученных в каждом фенотипическом классе возводят в квадрат. Для вычисления  $\chi^2$  частные отделивания  $d^2$  на  $E$  суммируют по всем фенотипическим классам:  $\chi^2 = 0,31 + 0,95 = 1,26$ .

Зная значение критерия соответствия  $\chi^2$ , можно определить степень достоверности расщепления. Как видно из вышеприведенного примера,  $\chi^2$  будет тем меньше, чем меньше отклонение теоретически ожидаемых чисел от фактически полученных. В одних случаях это отклонение - результат действительно существующих причин и является закономерным: признак контролируется не одной или двумя парами аллелей, а большим числом, при взаимодействии генов, при сцепленном наследовании, при анеуплоидии и т. д. В других случаях это отклонение является случайным из-за малого числа анализируемых растений F<sub>2</sub>. Чтобы определить статистическую достоверность полученного значения  $\chi^2$ , его сопоставляют с данными таблицы 2 (по Фишеру P., с сокращением).

Статистически достоверное значение расщепления, определяемое значением  $\chi^2$ , зависит от числа степеней свободы df, которая равняется числу фенотипических классов в F<sub>2</sub> минус единица (n - 1). При моногибридном

скрещивании в  $F_2$  при расщеплении образуется при полном доминировании 2, при неполном доминировании 3 фенотипических класса. В этом случае число степеней свободы  $df$  равно:  $df = 3-1=2$  или  $df = 2-1=1$ .

Уровень значимой вероятности  $P$  в сельскохозяйственных исследованиях принимают равным 0,05 (5% значимости). Это значит, что если вычисленное значение  $\chi^2$  не превышает при данном числе степеней свободы табличного значения, находящегося в графе  $P$  со значимостью 0,05, или имеет меньшее значение, то фактически полученные данные соответствуют теоретически ожидаемым. Если вычисленное значение  $\chi^2$  больше табличного значения в графе 0,05, но меньше значения графы 0,01, то полученные данные сомнительны, а если больше 0,01, то фактически полученные данные не соответствуют теоретически ожидаемым и отклонения не случайны, а обусловлены более сложным наследованием изучаемого признака.

Таблица 2. Значения  $\chi^2$  при разных степенях свободы (по Фишеру  $P$ , с сокращением)

Число степеней свободы $df$	Вероятность $P$		
	0,20	0,05	0,01
1	1,64	3,84	6,63
2	3,22	5,99	9,21
3	4,64	7,82	11,34
4	5,19	9,49	13,28
5	7,28	11,07	15,09

В вышеприведенном примере при моногибридном скрещивании число степеней свободы  $df = 1$ ,  $\chi^2 = 1,26$ . Значение  $\chi^2$  меньше, чем при  $P = 0,05$  значимости, следовательно, фактически полученное расщепление статистически соответствует теоретически ожидаемому 3:1.

Метод  $\chi^2$  дает возможность рассматривать в одном масштабе различные численные отклонения при разном числе анализируемых растений в популяции  $F_2$ , что очень важно для оценки данных гибридологического анализа. При этом следует учитывать, что величина  $\chi^2$  зависит от величины отклонения, фактически полученного в каждом фенотипическом классе, от теоретически ожидаемого, а также от числа проанализированных растений в  $F_2$ . При малом числе растений увеличивается вероятность получения значения  $\chi^2$  больше табличного, поэтому трудно быть уверенным в достоверности выводов генетического анализа наследования изучаемых признаков. Если величина меньшего фенотипического класса не превышает 5 растений (семян, особей и т. д.), то данные не подлежат статистической обработке.

**Порядок выполнения задания.** Для выполнения данного задания необходимо использовать результаты гибридологического анализа  $F_2$  по моно- и дигибриднему скрещиванию, по изучению наследования признаков при взаимодействии генов по типу комплементарности, эпистаза, полимерии. Обязательно следует статистически по методу  $\chi^2$  обрабатывать данные гибридологического анализа при изучении наследования количественных

признаков. После сравнения показателя  $\chi^2$  с табличным необходимо сделать вывод о случайном или закономерном характере фактически полученных отклонений от теоретически ожидаемых.

### Задачи

1. У томатов кожица может быть гладкой или опушенной. Один сорт имеет гладкие плоды, другой – опушенные. При их скрещивании  $F_1$  имеет гладкие плоды, а в  $F_2$  - 174 растения с опушенными и 520 с гладкими плодами. Как наследуется опушенность? Сколько растений с гладкими плодами являются гомозиготными?

2. У собак породы сеттер черная окраска шерсти доминирует над коричневой. Охотник купил черную собаку и хочет быть уверен, что она не несет в своем генотипе генов коричневой окраски. Как охотнику проверить генотип купленной собаки?

3. Гетерозиготную черную крольчиху скрестили с серым кроликом. Определите, какое потомство по фенотипу и генотипу может получиться в результате этого скрещивания.

4. У пшеницы карликовость доминирует над высокорослостью. В скрещивании получено расщепление по фенотипу в соотношении 3: 1. Определите генотипы и фенотипы родителей.

5. У плодов арбуза корка может быть зеленой или полосатой, форма плода круглой или длинной. Гетерозиготное растение с круглыми зелеными плодами скрещено с растением, имеющим длинные полосатые плоды. Определите генотипы и фенотипы потомства.

6. Одна из пород кур отличается укороченными ногами (такие куры не разрывают огороды). Признак этот является доминирующим. Управляющий им ген вызывает 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 инкубаторе хозяйства, разводящего коротконогих кур, получено 3000 цыплят. Сколько среди них коротконогих?

7. У фасоли черная окраска семенной кожуры доминирует над белой. Растение, гомозиготное по черной окраске семян, скрещено с белосемянным растением. Определить генотипы и фенотипы  $F_1$  и  $F_2$ .

8. Красная окраска плодов у томата преобладает над желтой. Скрещивали гетерозиготный красноплодный томат с желтоплодным. Какое по фенотипу и генотипу получится потомство?

9. У овса иммунитет – невосприимчивость к грибковому заболеванию доминирует над восприимчивостью. Учитывая это, селекционер решил скрестить гомозиготную форму овса с растением, пораженным головней. Определите генотипы исходных форм. Объясните, как селекционер определил гомозиготность родителя, если гетерозиготная форма фенотипически неотличима от гомозиготной? Определите, будут ли в урожае  $F_1$  встречаться растения, пораженные головней? Почему при анализирующем скрещивании гетерозиготной формы с рецессивной гомозиготной половина урожая оказалась пораженной головней?

### **Варианты заданий для статистической обработки**

1. При скрещивании львиного зева с красными и желтыми цветками в F<sub>1</sub> получили растения с розовыми цветками, а в F<sub>2</sub> произошло расщепление: 54 растений с красными, 122 с розовыми и 58 с желтыми цветками. Определить генотипы исходных форм и критерий соответствия наблюдаемого расщепления теоретически ожидаемому. Сделать выводы.

2. При скрещивании растений фасоли, выросших из черных семян, получено 585 черных и 183 белых семени. Определить генотипы исходных форм и критерий соответствия фактически наблюдаемого расщепления теоретически ожидаемому. Сделать выводы.

3. При скрещивании растения фасоли, выросшего из черного семени, с белосемянным растением завязалось 176 черных и 198 белых семян. Определить генотипы исходных форм и критерий  $\chi^2$ - Сделать выводы. (Черная окраска семени является доминантной).

4. При скрещивании 2-х сортов земляники, один из которых один имеет усы, а у второго они отсутствуют, растения F<sub>1</sub>, имеют усы, а в F<sub>2</sub> наблюдается расщепление: 178 растений усатых и 56 - без усов. Определить критерий  $\chi^2$ . Сделать выводы.

5. У редиса корнеплод может быть длинным, круглым или овальным. При скрещивании растений с овальными корнеплодами получено следующее расщепление: 121 растение с длинными, 119 - с круглым и 243 - с овальным корнеплодами. Определить генотипы исходных форм, критерий  $\chi^2$ , сделать выводы.

6. При скрещивании растений арабидопсиса с зелеными и желто-зелеными листьями получено следующее расщепление в потомстве: 241 зеленых и 63 желто-зеленых. Определить генотипы исходных форм, критерий  $\chi^2$ . Сделать выводы.

7. При скрещивании растений арабидопсиса с опушенными листьями в потомстве получено 382 растения с опушенными листьями и 127 с неопушенными. Определить генотипы исходных растений и критерий  $\chi^2$ . Сделать выводы.

8. При скрещивании растений тыквы с белыми плодами в потомстве получили следующее расщепление: 79 растений с белыми плодами и 25 растений с желтыми плодами. Определите генотипы исходных белоплодных растений. Напишите схему скрещивания с использованием генотипов. Определите критерий  $\chi^2$ . Сделайте выводы.

### **Библиографический список**

1. Пухальский В.А. Введение в генетику. – М.: КолосС, 2007.-224 с.
2. Никольский В.И. Генетика / В.И. Никольский. – М.: Издательский центр «Академия», 2010. – 256 с.
3. Генетика / А.А.Жученко, Ю.Л.Гужов и др.; М.: КолосС, 2003. – 480.
4. Голубев А.К., Скробач Н.В., Забелина, СПб.: СПГАУ, 1999. – 186 с.Абрамова З.В.
5. Практикум по генетике. – М.: Агропромиздат, 1992. – 224 с.

## ПОЛИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ. ТРЕТИЙ ЗАКОН МЕНДЕЛЯ.

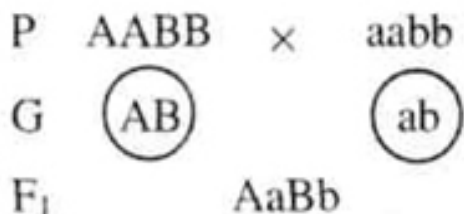
**Цель:** Научиться анализировать наследование признаков при полигибридном скрещивании и независимом наследовании признаков.

**Задание:**

1. Изучить пояснение к теме.
2. Изучить родительские формы растений по признакам окраски и формы семян.
3. Проанализировать семена  $F_1$  и установить характер наследования изучаемых признаков, выявить доминантные и рецессивные признаки.
4. Проанализировать семена  $F_2$ , по сочетанию признаков распределить их в фенотипические классы и сосчитать число семян в каждом из них.
5. Написать схему скрещивания, начертить решетку Пеннета, внести в нее результаты подсчета и определить соответствие фактически полученного расщепления теоретически ожидаемому. Сделать выводы.
6. Проанализируйте и решите задачи.

### Пояснение к теме

Изучив наследование одной пары аллелей, Мендель проследил наследование двух признаков одновременно. С этой целью он использовал гомозиготные растения гороха, отличающиеся по двум парам альтернативных признаков: семена желтые гладкие (А, В — доминантные признаки) и зеленые морщинистые (а, b — рецессивные признаки).



В результате такого скрещивания в первом поколении он получил растения, у которых все семена были желтые гладкие. Этот результат подтверждает, что закон единообразия гибридов первого поколения проявляется не только при моногибридном скрещивании, но и при дигибридном.

Полученные гибриды первого поколения (AaBb) будут давать четыре типа гамет в равном соотношении, так как в процессе мейоза из каждой пары генов в гамету попадает один ген, свободно комбинируясь с генами другой пары.

При оплодотворении каждая из четырех типов гамет одного организма случайно встречается с одной из гамет другого. Следовательно, возможно 16 вариантов их сочетаний. Для удобства записи пользуются решеткой Пеннета, в которой по горизонтали записывают женские гаметы, а по вертикали — мужские:

P (F <sub>1</sub> )	AaBb	X	AaBb	
♀ \ ♂	AB	Ab	aB	ab
AB	AA BB	AA Bb	Aa BB	Aa Bb
Ab	AA Bb	AA bb	Aa Bb	Aa bb
aB	Aa BB	Aa Bb	aa BB	aa Bb
ab	Aa Bb	Aa bb	aa Bb	aa bb
F <sub>2</sub>	9A-B-;	3A-bb;	3aaB-;	1aabb;

Краткая запись генотипа (А-В-) применяется для обозначения фенотипа особи, так как независимо от второй аллели (А или а) фенотип особи будет доминантный (желтый). Легко подсчитать, что по

фенотипу потомство делится на 4 группы:

- 9 частей растений с желтыми гладкими семенами (А-В-),
- 3 части — с желтыми морщинистыми (А-bb),
- 3 части с зелеными гладкими (aaB-) и
- 1 часть — с зелеными морщинистыми (aabb).

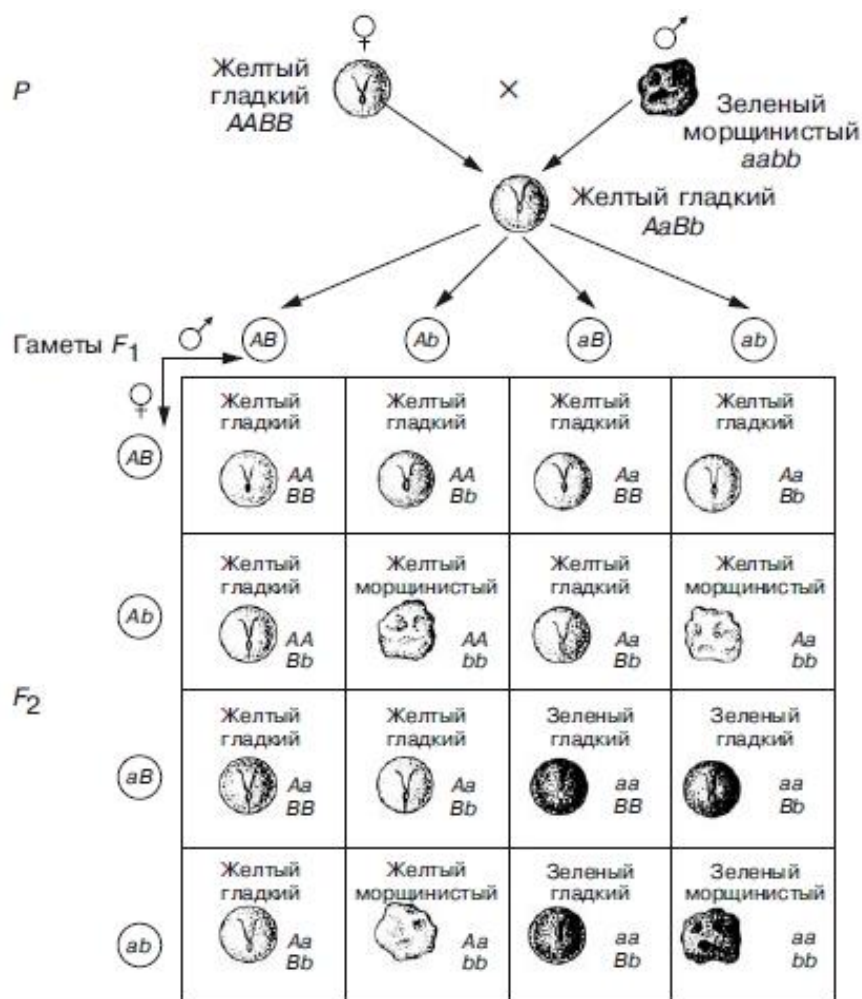


Схема наследования окраски и формы семян у гороха: А — желтая, а — зеленая; В — гладкая, b — морщинистая

Если учесть расщепление по одной паре признаков (желтый и зеленый цвет, гладкая и морщинистая поверхность), то получится: 9 + 3 особи с желтыми (гладкими) и 3 + 1 особи с зелеными (морщинистыми) семенами. Их соотношение равно 12:4, или 3:1.

Следовательно, при дигибридном скрещивании каждая пара признаков в потомстве даст расщепление независимо от другой пары, как и при моногибридном скрещивании. При этом происходит случайное комбинирование генов, приводящее к новым сочетаниям признаков, которых не было у родительских форм. В нашем примере исходные растения гороха имели желтые гладкие и зеленые морщинистые семена, а во втором поколении, кроме таких сочетаний признаков, получены растения с желтыми морщинистыми и зелеными гладкими семенами.

Отсюда следует **третий закон Менделя** — закон независимого наследования двух разных признаков: при скрещивании гомозиготных особей, анализируемых по двум или нескольким парам альтернативных признаков, во втором поколении наблюдается независимое комбинирование генов разных аллельных пар и соответствующих им признаков. Закон базируется на независимом расхождении в мейозе гомологичных хромосом разных пар.

Опыты Менделя легли в основу новой науки — генетики. Генетика — это наука, изучающая наследственность и изменчивость.

Таблица 1. Дигибридное скрещивание

РОДИТЕЛИ	ПОТОМСТВО
Дигетерозиготные, полное доминирование по обоим признакам AaBb x AaBb	Расщепление: по фенотипу 9:3:3:1, по генотипу 4 AaBb: 2AABb:2AaBB: 2Aabb:2aaBb:1AABB:1Aabb:1aaBB: 1aabb
Дигетерозиготные, полное доминирование по одному и неполное доминирование по другому признаку AaBb x AaBb	Расщепление: по фенотипу 6:3:3:2:1:1, по генотипу 4AaBb:2AABb:2AaBB: 2Aabb:2aaBb:1AABB:1Aabb:1aaBB: 1aabb
Дигетерозиготные, неполное доминирование по обоим признакам AaBb x AaBb	Расщепление: по фенотипу 4:2:2:2:2:1:1:1:1 по генотипу 4AaBb:2AABb:1AaBB: 2Aabb:2aaBb:1AABB:1Aabb:1aaBB: 1aabb

### Задачи.

1. У тыквы белая окраска плода доминирует над желтой, дисковидная форма над сферической. Растение с белыми дисковидными плодами, гетерозиготное по обоим генам, скрестили с растением, имеющим желтые сферические плоды. Определить какое ожидается потомство.

2. У львиного зева красная окраска цветка не полностью доминирует над белой, гетерозигота обуславливает розовую окраску цветка. Нормальная форма цветка доминирует над пилорической. Растения, дигетерозиготные по окраске и форме цветка, скрещены между собой. Определить генотип и фенотип полученного потомства.

3. У плодов арбуза корка может быть зеленой или полосатой, форма плода круглой или длинной. Гетерозиготное растение с круглыми зелеными плодами скрещено с растением, имеющим длинные полосатые плоды. Определите генотипы и фенотипы потомства.

4. У кур черная окраска оперения доминирует над бурой, наличие хохла над отсутствием. Бурый хохлатый петух, гетерозиготный по 2ой аллели, скрещен черной курицей без хохла, гетерозиготной по первой аллели. Определить какое получится потомство.

5. У тыквы белая окраска плода доминирует над желтой, дисковидная форма над сферической. Растение с белыми дисковидными плодами, гетерозиготное по обоим генам, скрестили с растением, имеющим желтые сферические плоды. Определить какое ожидается потомство.

6. У плодов арбуза корка может быть зеленой или полосатой, форма плода круглой или длинной. Гетерозиготное растение с круглыми зелеными плодами скрещено с растением, имеющим длинные полосатые плоды. Определите генотипы и фенотипы потомства.

7. Напишите все типы гамет, которые может образовать особь со следующим генотипом: AaBbCcDd.

8. Дигетерозиготный комолый черный бык скрещен с рогатой красной коровой. Какое потомство можно ожидать в результате этого скрещивания?

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

10. Бурый хохлатый петух скрещен с черной курицей без хохла. В их потомстве половина цыплят черных хохлатых и половина бурых хохлатых. Каковы генотипы родителей – петуха и курицы? Наличие хохла – А, черная окраска – В.

11. Скрещиваются 2 сорта арбуза. Один имеет плоды длинные зеленные, другой – круглые полосатые. В F<sub>1</sub> плоды были круглые зеленые. Какое расщепление по фенотипу ожидается в F<sub>2</sub> ?

12. Черные морские свинки с курчавой шерстью при скрещивании друг с другом дали двух потомков – курчавого белого и гладкого черного. Каковы генотипы родителей и потомков?

13. Растение флокса с белыми воронковидными цветками скрещено с растением, имеющим кремовые плоские цветки. В потомстве 37 растений имеют цветки белые плоские и 39 – кремовые плоские.. Определите генотипы исходных растений. (А – белая окраска, В – плоская форма).

14. Скрещиваются 2 сорта земляники. Один сорт имеет усы и красные ягоды, а другой – белые ягоды и усы отсутствуют. Растения F<sub>1</sub> имеют усы и розовые ягоды. Какое расщепление по фенотипу ожидается в F<sub>2</sub> ?

15. Известно, что растение имеет генотип ААВвсс.

а) Сколько различных типов гамет образует это растение?

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

в) Сколько разных генотипов может быть получено в потомстве этого растения при самоопылении?

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

16. Как определить, различаются ли два растения гороха, полученные из желтых гладких семян?

17. Скрещиваются особи АаВвСсДд х АаввССДд. Какую часть в потомстве составят особи с генотипом: ААввССдд, ааввссдд, АаВвСсДд?

### **Библиографический список**

1. Пухальский В.А. Введение в генетику. – М.: КолосС, 2007.-224 с.
2. Никольский В.И. Генетика / В.И. Никольский. – М.: Издательский центр «Академия», 2010. – 256 с.
3. Генетика / А.А.Жученко, Ю.Л.Гужов и др.; М.: КолосС, 2003. – 480.
4. Голубев А.К., Скробач Н.В., Забелина, СПб.: СПГАУ, 1999. – 186 с.
5. Абрамова З.В. Практикум по генетике. – М.: Агропромиздат, 1992. – 224 с.

## НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ ПРИ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ НЕАЛЛЕЛЬНЫХ ГЕНОВ

**Цель занятия:** Научиться анализировать скрещивания при взаимодействии неаллельных генов.

**Задание:** 1. Изучить основные типы неаллельного взаимодействия генов.  
2. Ознакомиться с методикой анализа скрещиваний при взаимодействии неаллельных генов.  
3. Решить задачи по заданию преподавателя.

### Пояснения к заданию

В генотипе между собой взаимодействуют не только аллельные, но также и неаллельные гены и фенотипическое выражение большинства признаков и свойств организма определяется в онтогенезе взаимодействием многих генов. Взаимодействие неаллельных генов проявляется в следующих основных формах: комплементарности, эпистаза, полимерии, модифицирующего действия генов и плейотропии.

**Комплементарное** действие генов наблюдается в тех случаях, когда неаллельные гены при одновременном присутствии в генотипе обуславливают развитие нового признака. Рассмотрим пример: у кукурузы растения нормальной длины имеют в своем генотипе два неаллельных доминантных гена. Гомозиготность по рецессивным аллелям даже одного из них приводит к возникновению карликовых форм. От скрещивания двух карликовых растений получили гибриды F<sub>1</sub> нормальной высоты. Какие результаты по генотипу и фенотипу ожидаются от самоопыления растений F<sub>1</sub> в потомстве F<sub>2</sub>?

Запишем краткое условие задачи.

Кукуруза. Наследование высоты растений.

A-B- - растения нормальной длины;

aaB- - карликовые растения;

A-вв - карликовые растения;

aавв - карликовые растения.

Схема скрещивания:

P: ♀ карлик × ♂ карлик

I: растения нормальной высоты

F<sub>2</sub> ?

Т.к. в F<sub>1</sub> наблюдается единообразие, значит родительские формы гомозиготные и гены A и B находятся у разных родителей. Следовательно, родители имеют следующие генотипы: AAвв и aaBB. Напишем схему скрещивания и определим F<sub>2</sub>.

P: ♀ AAвв × ♂ aaBB

F<sub>1</sub>: AaBb

Таблица 1 Потомство F2:

Гаметы ♀/♂	AB	Ab	aB	ab
AB	ААВВ Норм. выс.	ААВв Норм. выс.	АаВВ Норм. выс.	АаВв Норм. выс.
Ab	ААВв Норм. выс.	ААвв карлик	АаВв Норм. выс.	Аавв карлик
aB	АаВВ Норм. выс.	АаВв Норм. выс.	ааВВ карлик	ааВв карлик
ab	АаВв Норм. выс.	Аавв карлик	ааВв карлик	аавв карлик

Во втором поколении произошло расщепление в соотношении 9 : 7.

При комплементарном взаимодействии двух генов расщепление в F2 может произойти в соотношении 9 : 3 : 3 : 1; 9 : 7; 9 : 6 : 1; 9 : 3 : 4; 10 : 3 : 3; 10 : 6.

Подавление (ингибирование) действия одной аллельной пары генов геном другой, не аллельной им пары, называется **эпистазом**. Различают **доминантный эпистаз** (доминантный ген одной аллельной пары не допускает проявления генов другой аллельной пары) и **рецессивный эпистаз** (рецессивный ген одной аллельной пары не допускает проявления генов другой аллельной пары). При эпистатическом взаимодействии двух пар генов расщепление в F2 может происходить в соотношении 12 : 3 : 1; 13 : 3.

Все числовые расщепления при взаимодействии двух пар генов являются видоизменениями расщепления 9 : 3 : 3 : 1.

Разберем пример: При скрещивании тыкв с белыми плодами в F1 получили 67 растений с белыми, 19 с желтыми и 6 с зелеными плодами. Объясните результаты, определите генотипы исходных растений.

Краткая запись условия задачи:

Тыква. Наследование окраски плодов.

P: ♀ белые x ♂ белые

F1 67 белые,

19 желтые,

6 зеленые.

Решение:

1). Поскольку в F1 наблюдается расщепление – исходные формы гетерозиготны.

2). Расщепление явно не соответствует расщеплению при моногенном наследовании – не 1 : 2 : 1, предполагаем дигенное наследование. Находим величину одного возможного сочетания гамет в расщеплении:  $92 : 16 = 5,75$ . Расщепление в опыте:  $67 : 5,75 = 11,6$ ;  $19 : 5,75 = 3,3$ ;  $6 : 5,75 = 1$ , т.е. примерно 12:3:1. Следовательно, окраска определяется взаимодействием двух генов по типу доминантного эпистаза. Поскольку расщепление 12 : 3 : 1 является видоизменением расщепления 9 : 3 : 3 : 1, исходные растения имели

дигетерозиготный генотип АаВв. Ген А подавляет проявление генов желтой (В) и зеленой (в) окраски. Напишем схему скрещивания.

Р: ♀ АаВв х ♂ АаВв

Гаметы: АВ, Ав, аВ, ав,

Ав, ав. Ав, ав.

Строим решетку Пеннета и определяем все возможные генотипы.

Таблица 2 Генотипы потомства

Гаметы	АВ	Ав	аВ	ав
АВ	ААВВ Белые	ААВв Белые	АаВВ Белые	АаВв Белые
Ав	ААВв Белые	ААвв Белые	АаВв Белые	Аавв Белые
аВ	АаВВ Белые	АаВв Белые	ааВВ Желтые	ааВв Желтые
ав	АаВв Белые	Аавв Белые	ааВв Желтые	аавв Зеленые

Во всех тех случаях, когда в генотипе присутствует ген А, окраска будет белой (9А- В-, 3 А-вв), в отсутствие гена А проявляется желтая окраска (3ааВ-) и зеленая окраска (1аавв).

Выводы:

1. Окраска плодов тыквы определяется взаимодействием двух генов по типу доминантного эпистаза.
2. Исходные растения дигетерозиготные: АаВв.

**Задача** При скрещивании двух сортов левкоя, один из которых имеет махровые красные цветки, а второй – махровые белые, в F1 все гибриды имеют простые красные цветки, а в F2 наблюдается расщепление: 68 растений с махровыми белыми цветками, 275 – с простыми красными, 86 – с простыми белыми и 213 – с махровыми красными цветками. Как наследуются окраска и форма цветка?

Решение:

Напишем краткое условие задачи.

Левкой. Наследование окраски и формы цветка.

Р: ♀ махровые красные х ♂ махровые белые

F1: простые красные

F2: 68 – махровые белые,

275 - простые красные,

86 - простые белые,

213 - махровые красные.

Сумма 642

Наследование каждого признака анализируем по отдельности.

1. Анализ наследования формы цветка.

Р: ♀ махровые х ♂ махровые

F1: простые

F2: махровые :  $68 + 213 = 281$ ,  
простые :  $275 + 86 = 361$ .

1) В F1 наблюдается единообразие, значит родители гомозиготные. Наследование явно не моногенное. Предполагаем дигенный контроль наследования формы цветка. Чтобы определить тип взаимодействия генов, рассчитываем расщепление в F2. Находим величину одного возможного сочетания гамет:  $642:16 = 40$ . Определяем расщепление в опыте:  $281:40 = 7$ ;  $361:40 = 9$ . Расщепление в F2 9:7 наблюдается при комплементарном взаимодействии генов. Гены А и В по отдельности определяют махровую форму цветков, совместно они определяют простую форму цветков. Генотипы родителей по данному признаку следующие: ААВВ и ааВВ, в F1 АаВв. В F2 9 А-В- дадут простую форму цветка, 3А-вв, 3 ааВ-, 1 аавв дадут махровую форму цветка.

2. Анализ наследования окраски цветка.

P: ♀ красные x ♂ белые

F1 красные

F2 красные :  $275 + 231 = 506$ ,

белые :  $68 + 86 = 154$ .

В F1 наблюдается единообразие и фенотип похож на одного из родителей.

Расщепление в F2 :  $642 : 4 = 160,5$  (величина одного возможного сочетания гамет).  $506 : 160,5 = 3$ ,  $154 : 160,5 = 0,95$ , т.е. расщепление примерно 3:1. Окраска цветков наследуется моногенно, с полным доминированием красной окраски (С) над белой (с). Генотипы родителей по окраске: СС – красные цветки, сс – белые цветки, F1 – Сс, F2 – 1СС, 2 Сс – с красными цветками, 1сс - с белыми цветками.

Вывод: простая форма цветков определяется комплементарным взаимодействием двух доминантных генов, отсутствие в генотипе одного или обоих доминантных генов определяет образование махровой формы цветков. Окраска наследуется моногенно с полным доминированием красной окраски над белой.

Генотипы исходных растений: ♀ ААВВСС x ♂ ааВВсс, F1 – АаВвСс,

F2 : (9 простых : 7 махровых)(3 красных : 1 белый) = 27 простых красных : 21 махровых красных : 9 простых белых : 7 махровых белых.

Неаллельные гены, действующие однозначно на формирование одного и того же признака, называются **полимерными** (множественными). Их обозначают одной и той же буквой, а разные аллели их отмечают цифрами, например, А1А1А2А2; А1а1А2а2; а1а1а2а2. При полимерном взаимодействии двух пар генов в F2 расщепление может происходить в соотношении 15 : 1;

1 : 4 : 6 : 4 : 1.

Пример: Уши кроликов породы баран 30 см длины, у других пород 10 см. Предположим, что различия в длине ушей зависят от двух пар генов с однозначным действием. Генотип баранов А1 А1А2А2, обычных кроликов а1а1а2а2.

Определите длину ушей кроликов F1 и всех возможных генотипов F2.

Решение. Каждый доминантный ген определяет  $30 : 4 = 7,5$  см длины ушей, а каждый рецессивный ген –  $10 : 4 = 2,5$  см длины. F1 будет иметь дигетерозиготное потомство  $A1a1A2a2$ , длина шерсти этих дигетерозигот =  $7,5 + 2,5 + 7,5 + 2,5 = 20$  см. Скрещиваем дигетерозиготы F1, пишем гаметы ( $A1A2, A1a2, a1A2, a1a2$ ), строим решетку Пеннета и определяем все генотипы и фенотипы F2. Расщепление по длине ушей пойдет в соотношении 1:4:6:4:1.

Таблица 3 Расщепления по фенотипу при взаимодействии двух неаллельных генов.

Родители	Расщепление по фенотипу в потомстве
<b>Комплементарное взаимодействие генов</b>	
Гетерозиготные $AaBb \times AaBb$	расщепление по фенотипу: 9:3:3:1 9:3:4 9:6:1 9:7
<b>Эпистатическое взаимодействие генов</b>	
Гетерозиготные $AaBb \times AaBb$	расщепление по фенотипу: 12:3:1 13:3
<b>Полимерное взаимодействие генов</b>	
гетерозиготные $A1 a1 A2 a2 \times A1 a1 A2 a2$	расщепление по фенотипу: 1:4:6:4:1 15:1

### Задачи для закрепления темы

Задача 1. У кукурузы растения нормальной длины имеют в своем генотипе два неаллельных доминантных гена. Гомозиготность по рецессивным аллелям даже одного из этих генов приводит к возникновению карликовых форм. От скрещивания двух карликовых растений получили гибриды F1 нормальной высоты. Какие результаты по генотипу и фенотипу ожидаются от самоопыления растений F1 в потомстве F2?

Задача 2. Для получения окрашенных луковиц необходимо наличие у растений лука доминантного гена (A). При гомозиготности по рецессивному аллелю (a) получают белые луковицы. При наличии доминантного гена (A) вторая пара аллелей определяет цвет луковицы – красный (B) или желтый (b). Наследование генов независимое. Скрещивая гомозиготные белолуковичные растения с желтолуквичными, получили краснолуковичные растения F1. Что ожидается по генотипу и фенотипу от переопыления растений F1?

Задача 3. У лука устойчивость к антракнозу наследуется по типу эпистаза. Ген (A) обуславливает устойчивость к антракнозу, ген (a) – восприимчивость к антракнозу. Ген (S) – супрессор доминантной аллели, ген (s) – нейтрален в своем действии. Какие результаты по фенотипу и генотипу получат в потомстве

от скрещивания дигетерозиготных растений, если наследование неаллельных генов независимое?

Задача 4. Цвет кожи человека контролируется полимерными генами. Полный негр имеет в своем генотипе 4 доминантных гена  $A A A A$ . У белого человека все гены рецессивные  $a a a a$ . Дигетерозигот по этим генам называют мулатами. Какое потомство можно ожидать от брака между двумя мулатами?

Задача 5. Длина шерсти у овец определяется двумя парами генов по типу полимерии. Овцы одной породы имеют длину шерсти 40 см, а другой породы – 8 см. Какая будет длина шерсти у гибридов  $F_1$  и  $F_2$  от скрещивания этих двух пород овец?

6. Скрещиваются 2 сорта земляники – безусая с красной ягодой и безусая с белой ягодой. В  $F_1$  все растения усатые с красной ягодой.

В  $F_2$  331 растение усатое с красной ягодой;

98 растений усатых с белой ягодой;

235 растений безусых с красной ягодой;

88 растений безусых с белой ягодой.

Определить генотипы исходных растений и характер наследования окраски ягоды и усатости. Написать схему скрещивания с использованием генотипов.

7. Скрещиваются 2 сорта льна, один из которых имеет розовую окраску цветка и нормальные лепестки, а другой – белую окраску и нормальные лепестки. В  $F_1$  окраска цветка розовая, лепестки нормальные. В  $F_2$  наблюдается расщепление: 40 розовых нормальных, 8 розовых гофрированных, 4 белых гофрированных и 14 белых нормальных. Как наследуются окраска цветка и тип венчика?

8. Скрещиваются 2 линии норки бежевой и серой окраски. У гибридов  $F_1$  коричневая окраска меха. В  $F_2$  происходит расщепление: 14 серых, 46 коричневых, 5 кремовых и 16 бежевых. Как наследуются эти окраски? Какое может быть потомство от скрещивания гибридных коричневых норок с кремовыми?

9. 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 и 39 белых. Как наследуются окраска семени? Что получится, если скрестить гибриды  $F_1$  с гомозиготными желтозерными и белозерными растениями?

10. При скрещивании 2 пород кур, из которых одна имела белое оперение и хохол, а вторая тоже белая, но без хохла, в  $F_1$  все цыплята оказались белыми хохлатыми. В  $F_2$  получено следующее расщепление: 39 белых хохлатых, 4 рыжих без хохла, 12 белых без хохла и 9 рыжих хохлатых. Объясните, как наследуются анализируемые признаки?

11. Овцы одной породы имеют длину шерсти в среднем 40 см, а другой – 10 см. Различия между ними зависят от двух пар неаллельных генов с однозначным действием. Определите какие будут  $F_1$  и  $F_2$  от скрещивания этих двух пород между собой.

12. У человека врожденная глухота может определяться генами  $a$  и  $b$ . Для нормального слуха необходимо наличие в генотипе обеих доминантных

аллелей (АВ). Определите генотипы родителей в следующих семьях: а) оба родителя глухие. а их 7 детей имеют нормальный слух; б) у глухих родителей 4 глухих ребенка.

## ХРОМОСОМНЫЙ МЕХАНИЗМ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОЛА

**1 Цель занятия** Знакомство с хромосомным механизмом определения пола и с основными закономерностями наследования признаков, сцепленных с полом.

### 2 Задание

2.1 Изучить материал по учебникам /1/ и /2/ и методическим указаниям. Ответить на вопросы для самоконтроля.

2.2 Изучить примеры анализа скрещиваний, приведенные в методических указаниях.

2.3 Выполнить предложенный преподавателем вариант задания.

**3 Отчетность** показать преподавателю рабочую тетрадь с выполненным заданием и ответить на предложенные вопросы.

Хромосомные наборы мужского и женского пола отличаются друг от друга одной парой хромосом, названных **половыми**. Остальные хромосомы, одинаковые у самцов и самок животных и у мужских и женских растений, получили название **аутосом**. Те из половых хромосом, которые одинаковы у особей мужского и женского пола и являются парными у одного из полов, получили название **X (икс) - хромосом**. Непарная половая хромосома, имеющаяся у организмов одного пола и отсутствующая у другого, была названа **Y (игрек) - хромосомой**. Следовательно, у любого вида организмов особи обоих полов имеют одинаковые аутосомы и одну из X -хромосом. Различаются же они тем, что у одного пола имеются две X - хромосомы, а у другого - X и Y - хромосомы или только одна X - хромосома или две Y - хромосомы.

Один пол организмов всегда образует одинаковые гаметы в отношении половых хромосом, а другой - разные. Так, например, конопля посевная имеет  $2n=20$ . Мужские и женские растения конопли имеют по 18 аутосом. В дополнение к ним у женских растений две X - хромосомы (XX), а у мужских - одна X - и одна Y - хромосома (XY). Гаметы женских растений в отношении половых хромосом одинаковые: каждая яйцеклетка получает одну X - хромосому из двух. Мужские растения будут производить гаметы двух типов: с X - и с Y - хромосомой. Пол, образующий одинаковые гаметы в отношении половых хромосом, называется **гомогаметным**, а пол, который производит гаметы 2х сортов - **гетерогаметным**.

Таблица 1 Хромосомный механизм определения пола

Организмы	Пол	
	Женский	мужской
1. Человек, млекопитающие животные, дрозофила и другие	XX	XУ
2. Растения	XX	XУ,УУ
3. Птицы, бабочки	XУ	XX
4. Кузнечики, клоп	XX	XO
5. Моль	XO	XX

Примечание: O означает отсутствие гомологичной хромосомы.

## 5 Расщепление по полу

Рассмотрим, как происходит расщепление по полу. Возьмем женский пол гомогаметный, а мужской - гетерогаметный и наоборот.

P: ♀ XX x ♂ XY P: ♀ XY x ♂ XX

Гаметы: X X ,Y Гаметы: X ,Y X

F1: XX : XY = 1♀ : 1♂ F1: XX : XY = 1♂ : 1♀

Таким образом, расщепление по полу происходит в соотношении 1:1.

### 6 Наследование признаков, сцепленных с полом

Признаки, гены которых располагаются на половых хромосомах, называются **признаками, сцепленными с полом**. Наследование таких признаков было открыто и изучено Т.Морганом.

Сопоставляя проявление признака в F1 реципрокных скрещиваний, можно сделать вывод о сцеплении признака с полом. В том случае, когда гены находятся в аутосомах, реципрокные скрещивания дают одинаковый результат, т.е. будем ли мы вводить в скрещивание желтую окраску семян гороха со стороны материнского растения или отцовского, в F1 растения будут иметь желтые семена. При локализации гена в половых хромосомах результаты F1 реципрокных скрещиваний будут разными. У многих организмов Y - хромосома в отличие от X - хромосомы наследственно инертна, т.к. почти не содержит генов. Поэтому гены, находящиеся в X - хромосоме, аллелей в Y - хромосоме, как правило, не имеют. В результате у гетерогаметного пола даже рецессивные гены, находясь в X - хромосоме, и, не имея аллели в Y - хромосоме, проявляются в фенотипе, как у гомозиготы. Поэтому, если ген локализован только в X- хромосоме, в F1 одного из реципрокных скрещиваний проявляется **крисс-кросс (крест-накрест)** наследование: признак отца будет передан потомкам женского пола, а признак матери - потомкам мужского пола, а в другом (пример смотрим в разделе 7) наблюдается единообразие.

### 7 Пример анализа наследования признаков, сцепленных с полом, когда ген локализован в X- хромосоме

При опылении женского растения дремы с нормальными листьями пыльцой мужского растения, имеющего узкие листья, в F1 все растения имеют нормальные листья, в F2 происходит расщепление в отношении 3 с нормальными листьями к 1-ому с узкими листьями. Но узкие листья имеют только мужские растения, а среди растений с нормальными листьями мужские и женские растения встречаются в соотношении 2о:1о. В F1 реципрокного скрещивания наблюдается расщепление 1:1. При этом женские растения F1 имеют нормальные листья, а мужские – узкие. В F2, как и в F1, наблюдается расщепление 1:1, причем как среди женских, так и среди мужских растений половина с нормальными листьями, половина с узкими. Как объяснить такое наследование?

Запишем приведенные скрещивания.

	Прямое скрещивание	Обратное скрещивание
P:	♀ норм. х ♂ узкие листья листья	P: ♀ узкие х ♂ норм. листья листья
F1	нормальные листья	F1 норм. : узкие листья листья
:		: 1 ♀ : 1 ♂
F2	норм. : узкие листья листья	F2 норм. : узкие листья листья
:	3 : 1 2 ♀ : 1 ♂ 1 ♂	: 1 : 1 1 ♀ : 1 ♂ 1 ♀ : 1 ♂

Так как результаты реципрокных скрещиваний различны и признак "форма листьев" по-разному проявляется у женских и мужских растений, по-видимому, он сцеплен с полом, т.е. ген этого признака расположен в X-хромосоме.

Из результатов прямого скрещивания следует, что нормальная форма листьев доминирует над узкой; единообразие в F1 свидетельствует о гомозиготности женского растения по данной аллели. А единственная X-хромосома мужского растения содержит рецессивную аллель узкой формы листьев. Введем обозначения генов: А - ген нормальной формы листьев (ХА), а - ген узкой формы листьев (Ха). Рассмотрим прямое скрещивание.

Генотип женского растения ХАХА, генотип мужского растения ХаУ

P: ♀ ХАХА х ♂ ХаУ

гаметы : ХА Ха, У

F1 ХАХа : ХАУ

♀ ♂

фенотип: нормальные листья.

Для получения F2 скрещиваем растения из F1:

♀ ХА Ха х ♂ ХАУ

гаметы: ХА, Ха ХА, У

Таблица 2 Потомство F2

♀ \ ♂	ХА	У
ХА	ХАХА	ХАУ
Ха	ХАХа	ХаУ

♀ ХАХА – нормальные листья, ♀ ХАХа - нормальные листья, ♂ ХАУ - нормальные листья, ♂ ХаУ - узкие листья.

Поскольку исходное материнское растение является гомозиготным по доминантной аллели, расположенной в X-хромосоме, оно каждому из потомков передает вместе с одной из X-хромосом эту аллель. Благодаря этому женские и мужские растения в F1 имеют нормальные листья. Исходное мужское растение имеет только одну рецессивную аллель узкой формы листьев. Такое состояние гена в отличие от гомо- и гетерозиготного носит название **гемизиготного**, а генотип называется **гемизиготным**. Гемизиготное мужское растение свою X-

хромосому с аллелью узкой формы листьев передает потомкам женского пола, которые являются, таким образом, гетерозиготными и с нормальными листьями, а "пустую" У-хромосому - потомкам мужского пола, которые будут гемизиготными по доминантной аллели и с нормальными листьями по фенотипу. В F2 половина женских растений получают от отца и матери - гибридов F1 - по одной X-хромосоме с доминантной аллелью "А" и являются гомозиготными (ХАХА). Вторая половина женских растений гетерозиготна, т.к. получает X-хромосому от отца с аллелью "А", а от матери - с "а". Что касается мужских растений F2, то половина из них гемизиготна по аллели "А" и имеет нормальные листья, а вторая половина - по аллели "а" и имеет узкие листья. Обе аллели получены от женского растения F1 с нормальными листьями. Рассмотрим обратное скрещивание.

**P:** ♀ Х<sub>а</sub>Х<sub>а</sub> x ♂ Х АУ  
 гаметы: Х<sub>а</sub> ХА, У  
 F1 ♀ ХАХ<sub>а</sub> : ♂ Х<sub>а</sub>У  
 нормальные узкие  
 листья листья  
 1♀ : 1♂

Для получения F2 скрещиваем растения из F1

♀ ХА Х<sub>а</sub> x ♂ Х<sub>а</sub> У  
 гаметы: ХА, Х<sub>а</sub> Х<sub>а</sub>, У

Таблица 3 Потомство F2

♀ \ ♂	Х <sub>а</sub>	У
ХА	ХАХ <sub>а</sub>	Х АУ
Х <sub>а</sub>	Х <sub>а</sub> Х <sub>а</sub>	Х <sub>а</sub> У

ХА Х<sub>а</sub> - ♀ нормальные листья, Х<sub>а</sub>Х<sub>а</sub> - ♀ узкие листья, ХАУ - ♂ нормальные листья, Х<sub>а</sub>У - ♂ узкие листья.

В данном случае расщепление происходит уже в F1 и наблюдается крисс-кросс наследование: признак "узкие листья" передается от материнского растения потомкам мужского пола, а признак "нормальные листья" - от отцовского растения к потомкам женского пола. Причина такого наследования состоит в различии половых хромосом мужских и женских растений. Потомки мужского пола от матери вместе с X - хромосомой получают аллель "а" а от отца "пустую" У - хромосому, поэтому они являются гемизиготными и проявляют в фенотипе рецессивный признак "узкие листья". Потомки женского пола кроме "а", полученной от матери вместе с X - хромосомой, получают X-хромосому отца, несущую доминантный аллель "А", Здесь четко прослеживается связь наследования признака формы листьев и пола растений с наследованием половых хромосом.

В F2, как и в F1 наблюдается расщепление 1 : 1. Гетерозиготное женское растение F1 дает половину гамет с аллелью "А", половину - с аллелью "а", а мужские растения - половину гамет с аллелью "а", половину - с У-хромосомой, поэтому среди гибридов F2 обоего пола наблюдается расщепление 1 : 1.

Таким образом, в случае сцепленного с полом наследования признаки ведут себя в соответствии с поведением половых хромосом при образовании гамет и сочетанием этих гамет в процессе оплодотворения. Поэтому наследование признаков, сцепленных с полом, служит доказательством того, что гены, определяющие эти признаки, находятся в половых хромосомах или, обобщая, хромосомы являются носителями генов.

### 8 Наследование признака при сцеплении с У-хромосомой

Если ген локализован в У-хромосоме, признак передается особями одного пола и проявляется только у особей того же пола независимо от того, доминантным или рецессивным является этот признак (практически это невозможно установить, т.к. ген находится в гемизиготном состоянии). Например, ген признака "волосатые уши" у человека локализован в У-хромосоме и передается следующим образом:

Р: фенотип: о нормальные уши х о волосатые уши

генотип: ♀ XX х ♂ ХУА

гаметы: X X, УА

F1: генотип: ♀ XX : ♂ ХУА

фенотип: о нормальные уши : о волосатые уши. Таким образом, признак передается только по мужской линии: от отца к сыну.

### 9 Наследование признака при частичном сцеплении с полом

Когда ген локализован в обеих половых хромосомах (X и Y), наблюдается частичное сцепление с полом. В этом случае в F1 реципрокных скрещиваний наблюдается единообразие и частичное сцепление с полом обнаруживается только по особенностям расщепления в F2. Расщепление в F2 в реципрокных скрещиваниях будут одинаковыми - 3/4A : 1/4a, однако рецессивный признак при этом в одном скрещивании проявится у особей женского, в другом - у особей мужского пола:

Прямое скрещивание: Обратное скрещивание:

Р: ♀ ХАХА х ♂ ХаУа Р: ♀ ХаХа х ♂ ХАУА

F1: ХАХа : ХАУа F1: ХаХА : ХаУА

F2: ХАХА: ХАУа : ХАХа : ХаУа F2: ХаХа : ХаУА : ХАХа : ХАУА

3/4А: 1/4а (♂) 3/4А : 1/4 а (♀)

### 10 Наследование признаков, ограниченных полом и зависимых от пола

Гены, определяющие признаки пола, находятся не только в половых хромосомах, но и в аутосомах. С другой стороны, признаки, гены которых расположены на X и Y хромосомах, могут не иметь отношения к определению пола. Существуют признаки, гены которых могут находиться в аутосомах или половых хромосомах обоих полов, но проявляются лишь у одного из них, например, молочность крупного рогатого скота. Ген этого признака имеется и у женского и у мужского пола, но признак проявляется только у женского пола. Такие признаки называются ограниченными полом.

Существуют признаки, характер доминирования которых зависит от пола. Такие признаки называются зависимыми от пола. Зависимые от пола признаки по-разному проявляются у гетерозиготных самцов и самок. Например, у некоторых пород овец рогатость доминирует у самцов, но рецессивна у самок. Поэтому гетерозиготные самцы оказываются рогатыми, а самки - комолыми.

P: ♀ комолые x ♂ рогатые P: ♀ рогатые x ♂ комолые  
aa AA AA aa

F1: самки Aa комолые F1: самки Aa комолые  
самцы Aa рогатые самцы Aa рогатые

Таблица 4 Потомство F2

F2	AA	2Aa	a a	
♀	рогатые	комолые	комолые	3/4 комолые : 1 /4 рогатые
♂	рогатые	рогатые	комолые	3/4 рогатые : 1/4 комолые

Таким образом, хотя характер расщепления в F2 3/4 : 1/4, но признаки по-разному проявляются у особей разного пола.

11 Вопросы для самоконтроля

- 1) Как отличаются хромосомные наборы мужских и женских особей?
- 2) Какие хромосомы называются аутосомами?
- 3) Какие хромосомы называются половыми?
- 4) Каков механизм определения пола у растений? у млекопитающих? у птиц? у человека? у дрозофилы?
- 5) В каком соотношении происходит расщепление по полу?
- 6) Как наследуются признаки, гены которых расположены на аутосомах?
- 7) Какие признаки называются сцепленными с полом?
- 8) Каким способом можно определить сцеплен признак с полом или нет?
- 9) Что такое крисс-кросс наследование?
- 10) Почему у гетерогаметного пола рецессивный ген, расположенный в X - хромосоме, проявляется в фенотипе, как у гомозиготы?
- 11) Какой генотип называется гемизиготным?
- 12) Как наследуется признак, если его ген локализован в Y-хромосоме?
- 13) Что значит частичное сцепление с полом?
- 14) Как происходит наследование признаков при частичном сцеплении с полом?
- 15) Какие признаки называются зависимыми от пола? Как они наследуются?
- 16) Какие признаки называются ограниченными полом? Как они наследуются?

12 Индивидуальные задания

12.1 Доминантный ген красной окраски глаз у дрозофилы A и рецессивный ген белой окраски a находятся в X-хромосоме. Определить какие типы гамет образуются у: а) гетерозиготной красноглазой самки, б) красноглазого самца, в) белоглазого самца, г) гомозиготной белоглазой самки?

12.2 У канареек, сцепленный с полом ген В определяет зеленую окраску оперения, в - коричневую. Определить какие типы гамет образуются у: а) гетерозиготного зеленого самца, б) зеленой самки, в) коричневого самца, г) коричневой самки?

12.3 Пыльцой мужского растения дремы с зелеными листьями опыляют цветки женских растений с желто-зелеными листьями. В F1 женские растения имеют зеленые листья, а мужские - желто-зеленые. Какое будет F1?

12.4 Женские растения дремы, имеющие узкие листья, опыляют пыльцой мужского растения с нормальными листьями. В F1 женские растения имеют листья нормальные, а мужские - узкие. Какое получится потомство, если цветки женских растений F1 опылить пыльцой мужского растения, аналогичного отцовскому?

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

12.6 Гетерозиготного по тому или иному гену человека называют носителем. Мужчина с цветной слепотой - дальтоник (признак сцеплен с полом) - женится на женщине - носителем цветной слепоты. Какое потомство можно ожидать в этом браке?

12.7 У мужа и жены нормальное зрение, а сын - дальтоник. Каковы генотипы родителей?

12.8 Если альбинизм определяется рецессивным аутосомным геном, а гемофилия - рецессивный сцепленный с полом признак, то могут ли быть мужчины гемофилики и альбиносы? Каков может быть их генотип?

12.9 Напишите генотип здоровой женщины, если ее отец был гемофиликом, а мать - альбиносом.

12.10 Здоровый мужчина альбинос женится на здоровой женщине, чей отец был гемофилик, а мать - альбинос. Какие дети могут быть от этого брака и в какой пропорции?

12.11 Отец и сын в семье гемофилики и кареглазые (доминантный признак), а мать имеет нормальную свертываемость крови и голубоглазая, можно ли сказать, что сын унаследовал оба признака от отца?

12.12 У канареек сцепленный с полом ген В определяет зеленую окраску оперения, в - коричневую. Наличие хохолка зависит от аутосомного гена С, его отсутствие - с.

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

б) оба родителя зеленые хохлатые. Потомков от них получено 2: зеленый хохлатый самец и коричневая хохлатая самка. Определить генотипы родителей.

12.13 У кошек желтая окраска шерсти определяется доминантным геном В, черная - в. Гетерозиготы Вв имеет черепаховую окраску шерсти. Признак сцеплен с полом. Какие могут быть котята, если кот черный, а кошка желтая? Если кот черный, а кошка черепаховая? Может ли кот иметь черепаховую окраску?

12.14 У кур полосатая окраска оперения определяется доминантным сцепленным с полом геном В, черная - в; темная окраска кожи зависит от аутосомного гена С, белая - с; розовидный гребень - Р, листовидный - р. Аутосомный ген Д в гетерозиготном состоянии обуславливает коротконогость, а в гомозиготном имеет летальный эффект, рецессивная гомозигота имеет нормальную длину ног.

а) коротконогую полосатую петуха скрещивают с коротконогой черной курицей. Каковы будут F1 и F2?

б) черный темнокожий петух с розовидным гребнем скрещен с темнокожей полосатой курицей, имеющей листовидный гребень. Среди цыплят 6 полосатых темнокожих петушков, 2 полосатых белокожих петушка, 5 черных темнокожих курочек и 2 черные белокожие курочки. Все цыплята с розовидным гребнем. Каковы генотипы родителей и потомства?

12.15 У леггорнов имеется сцепленный с полом рецессивный ген, который вызывает гибель эмбрионов за 3 дня до окончания инкубации. От скрещивания гетерозиготных по этому признаку петухов с нормальными курами было получено и заложено в инкубатор 200 яиц.

- 1) Сколько цыплят можно получить из этих яиц?
- 2) Сколько будет среди них курочек?
- 3) Сколько разных генотипов будут иметь петушки?
- 4) Сколько разных генотипов будут иметь курочки?
- 5) Сколько петушков будут гомозиготными?

12.16 У кур рябое оперение является доминантным признаком по отношению к нерябому и наследуется сцепленно с полом. Гетерозиготная рябая курица претерпела превращение и стала настоящим самцом. От скрещивания ее с другой нерябой курицей было получено 15 цыплят.

- 1) Сколько типов гамет может образовать претерпевшая превращение курица?
- 2) Сколько типов гамет может образовать нормальная курица?
- 3) Сколько зигот при таком скрещивании будут нежизнеспособными?
- 4) Сколько было в потомстве рябых курочек?
- 5) Сколько было в потомстве рябых петушков?

12.17 У небольшой рыбки *Aplocheilus* пол наследуется по тому же типу, что и у дрозофилы. Пара аллелей, определяющих цвет тела (R и r) локализована в обеих половых хромосомах X и Y. Красный цвет является доминантным (R), белый рецессивным (r).

От спаривания красной гомозиготной самки с белым самцом в F1 было получено 36 рыбок F<sub>1</sub>, из которых 20 рыбок были самками.

- 1) Сколько рыбок F1 имело красную окраску?
- 2) Сколько разных генотипов будет в F<sub>1</sub>?
- 3) Сколько самцов F<sub>1</sub> будут иметь красную окраску?
- 4) Сколько всего красных рыбок будет в F<sub>1</sub>?
- 5) Сколько самок F<sub>1</sub> будут иметь белую окраску?

12.18 У тутового шелкопряда экономически целесообразно выкармливать гусениц мужского пола, т.к. их коконы дают выход шелка на 30% больше, чем

женские. Удалось локализовать рецессивный ген черной окраски яиц (грены) в X-хромосоме.

Скрещивали самцов тутового шелкопряда, вылупившихся из черной грены, с самкой, вылупившейся из желтой грены. Было получено 120 яичек.

- 1) Сколько разных генотипов образуется при таком скрещивании?
- 2) Сколько яиц будет иметь темную окраску?
- 3) Сколько яиц имело желтую окраску?
- 4) Из скольких яиц должны вылупиться самки?
- 5) Из скольких яиц темного цвета вылупятся самки?

12.19 У человека дальтонизм обусловлен сцепленным с полом рецессивным геном, а альбинизм - с аутосомным рецессивным геном. У супружеской пары, нормальной по этим признакам, родился сын с двумя указанными аномалиями. Укажите возможные генотипы родителей. Установите, какова вероятность того, что у данной супружеской пары может родиться здоровая дочь?

12.20 У дрозофилы имеется два сцепленных мутантных гена, определяющих киноварную окраску глаз (а) и рассеченные крылья (в). Доминантные аллели этих генов определяют развитие признаков, характерных для мух дикого типа (красная окраска глаз и нормальные крылья). В одном из скрещиваний было получено следующее соотношение гибридов F<sub>2</sub>:

Самцы

- 1) 35 дикого типа
- 2) 71 с киноварными глазами
- 3) 65 с рассеченными крыльями
- 4) 30 с киноварными глазами и рассеченными крыльями

Самки

- 1) 100 дикого типа
- 2) 103 с рассеченными крыльями

- а) являются ли данные гены сцепленными с полом или аутосомными;
- б) указать генотипы родителей.

12.21 У мужчины по краю ушной раковины сильно развит волосной покров. У его отца, деда, прадеда уши также были волосатыми. У двух сыновей мужчины уши волосатые, а у дочери края ушной раковины лишены волосного покрова. Определите характер наследования признака, если известно, что со стороны супруги у мужчин ни у кого в родословной признак волосатых ушей никогда не проявлялся.

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

## СЦЕПЛЕННОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ И КРОССИНГОВЕР

**1. Цель занятия:** знакомство с закономерностями сцепленного наследования признаков.

**2. Задания:**

**2.1.** Изучить материал по учебнику и лекциям и ответить на вопросы для самопроверки (выполняется дома):

- 1) Когда и на каком биологическом объекте проводил генетические исследования Т. Морган?
- 2) Какие особенности плодовой мушки дрозофилы определяют ее как удобный объект для генетических исследований?
- 3) Как наследуются относительно друг друга гены (и определяемые ими признаки), которые находятся в одной хромосоме, и гены, которые находятся в разных негомологичных хромосомах?
- 4) Какое определение можно дать группе сцепления генов и сколько групп сцепления генов может быть у организмов того или другого вида?
- 5) Какой вид скрещивания позволяет различить сцепленное наследование от независимого?
- 6) Какое соотношение фенотипических классов наблюдается в анализирующем дигибридном скрещивании при независимом наследовании (по Менделю) и при полном сцеплении (по Моргану)?
- 7) Как часто наблюдается полное сцепление?
- 8) В чем цитологическая причина неполного сцепления?
- 9) В чем состоит механизм кроссинговера и в какой период мейоза он происходит?
- 10) Какова зависимость частоты кроссинговера от линейного местоположения генов в хромосоме?
- 11) В каких единицах выражается кроссинговер?
- 12) Какое соотношение фенотипических классов при дигибридном анализирующем скрещивании наблюдается при неполном сцеплении?

**2.2.** Изучить генетическую символику используемую при анализе сцепленного наследования признаков.

**2.3.** Научиться определять качественный и количественный состав гамет, образующихся при неполном сцеплении генов.

**2.4.** Научиться определять расстояние между генами по результатам анализирующего скрещивания.

**2.5.** Научиться определять потомство дигетерозигот при известной частоте кроссинговера.

Третий закон Менделя - закон независимого комбинирования признаков – осуществляется при условии, если гены, определяющие эти признаки, находятся в негомологичных хромосомах. В силу этого число признаков, наследующихся независимо, ограничено числом пар хромосом. Поскольку число генов, определяющих различные признаки, очень велико, а число хромосом относительно мало, то следует предположить, что в каждой хромосоме расположен не один ген, а множество. Такие гены, расположенные в

одной хромосоме. наследуются вместе и называются сцепленными. Совместное наследование генов, ограничивающее их свободное комбинирование, т.е. сцепленное наследование, составляет смысл закона сцепления Моргана. Сцепление генов, как правило, не бывает абсолютным. Благодаря кроссинговеру – обмену идентичными участками гомологичных хромосом, который происходит в профазе мейоза-1, сцепление генов нарушается. Сцепленное наследование признаков выявляется по преобладанию в потомстве гетерозиготы форм с родительскими сочетаниями признаков и уменьшенному количеству форм с новыми сочетаниями признаков – рекомбинантов.

### 3. Генетическая символика.

При рассмотрении сцепления генов используется особая символика. При записи генотипа указывают гены и хромосомы, на которых гены расположены. При этом пару гомологичных хромосом обозначают двумя черточками, расположенными друг под другом (=) или (//). Например, АВ//ав является символом генотипа дигетерозиготной особи, в одной хромосоме которой находятся доминантные гены А и В, а в гомологичной ей хромосоме – рецессивные а и в. Если гены не сцеплены, то генотип записывается следующим образом: А//а В//в.

Все гены, расположенные в одной хромосоме, образуют группу сцепления. Число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом, например, у ржи ( $2n = 14$ ) 7 групп сцепления, у дрозофилы ( $2n = 14$ ) – 4, у человека ( $2n = 46$ ) – 23 группы сцепления.

Если у гетерозиготы доминантные гены находятся в одной гомологичной хромосоме, а рецессивные в другой, такое положение генов принято называть цис-положением (цис-сцепление), если в хромосоме одновременно находятся и доминантные и рецессивные гены - транс-положением: АВ//ав – цис-положение, Ав//аВ – транс-положение.

### 4. Образование гамет при сцеплении генов.

Для понимания причин различия между наследованием при сцеплении генов и наследованием при свободном их комбинировании следует рассмотреть образование гамет в том и другом случае.

При независимом наследовании гаметы образуются в результате свободного комбинирования хромосом в соответствии с механизмом мейоза. Образование всех сортов гамет равновероятно. Дигетерозигота А//а В//в будет образовывать 4 сорта гамет АВ, Ав, аВ, и ав в соотношении 1:1:1:1.

При полном сцеплении генов АВ//ав образуется 2 сорта гамет. Гены в гаметах комбинируются так, как они расположены в хромосомах: АВ и ав в соотношении 1:1.

При неполном сцеплении генов АВ//ав образуется 2 класса гамет: 1) некроссоверные (нерекомбинантные) гаметы, в которых гены комбинируются как у родительских форм АВ и ав, 2) кроссоверные (рекомбинантные) гаметы, которые возникают в результате перекреста хромосом – Ав и аВ.

Вероятность образования кроссоверных и некроссоверных гамет неравная. Частота появления кроссоверных гамет зависит от частоты кроссинговера, которая в свою очередь зависит от расстояния между генами: чем дальше расположены гены друг от друга, тем чаще между ними происходит кроссинговер и тем больше образуется кроссоверных гамет. Чем ближе расположены гены друг к другу, тем реже происходит кроссинговер, тем меньше образуется кроссоверных гамет.

При больших расстояниях между генами относительная величина рекомбинантов не точно соответствует расстоянию между генами, поскольку в таких случаях могут происходить двойные перекресты, при которых, несмотря на наличие кроссинговера, рекомбинации генов не происходит (рис 3). Поэтому точно установить число кроссоверных и некроссоверных гамет можно лишь в тех случаях, когда гены находятся поблизости друг от друга.

## 5. Определение качественного и количественного состава гамет при неполном сцеплении генов.

### 5.1. Примеры

1. Какие гаметы и в каком соотношении образует особь с генотипом  $A\bar{b}/aB$ , если кроссинговер происходит с частотой 7%?

В данном случае имеет место неполное сцепление генов, поэтому возможно образование некроссоверных гамет –  $\underline{A\bar{b}}$  и  $\underline{aB}$  и кроссоверных –  $\underline{AB}$  и  $\underline{ab}$ . Поскольку кроссинговер происходит с частотой 7%, кроссоверные гаметы образуются с частотой 7%, по 3,5% каждого вида. Некроссоверные гаметы образуются с частотой 93%, по 46,5% каждого вида.

Таким образом, особь с генотипом  $A\bar{b}/aB$  образует 4 типа гамет: некроссоверные  $\underline{A\bar{b}}$  (46,5%),  $\underline{aB}$  (46,5%) и кроссоверные  $\underline{AB}$  (3,5%) и  $\underline{ab}$  (3,5%).

Процент кроссинговера показывает относительное расстояние между генами. В нашем примере гены А и В расположены на расстоянии 7 % кроссинговера или 7-ми морганид (1% кроссинговера = 1 морганиде). Кратко это можно записать следующим образом  $\underline{A7B}$ .

2. Какие гаметы и в каком соотношении образует особь с генотипом  $(AB//ab\ C//c)$ , если  $\underline{A6B}$  ?

Образуется 4 сорта некроссоверных гамет:  $\underline{AB\ C}$ ,  $\underline{AB\ c}$ ,  $\underline{ab\ C}$ ,  $\underline{ab\ c}$  - по 23,5% каждый ( $100\% - 6\% = 94\%$ ,  $94\% : 4 = 23,5\%$ ) и 4 сорта кроссоверных гамет:  $\underline{Ab\ C}$ ,  $\underline{Ab\ c}$ ,  $\underline{aB\ C}$ ,  $\underline{aB\ c}$  - по  $6\% : 4 = 1,5\%$  каждый.

3. Какие гаметы и в каком соотношении образует особь с генотипом  $(AB//ab\ CR//cr)$ , если  $\underline{A8B}$  и  $\underline{C3R}$ .

В хромосомах могут быть следующие сочетания генов:

а) некроссоверы:  $\underline{AB}$  – 46%,  $\underline{ab}$  – 46 %, кроссоверы:  $\underline{Ab}$  – 4%,  $\underline{aB}$  – 4%;

б) некроссоверы:  $\underline{CR}$  - 48,5%,  $\underline{cr}$  – 48,5%, кроссоверы:  $\underline{Cr}$  – 1,5%,  $\underline{cR}$  – 1,5%.

В результате сочетания некроссоверных хромосом образуются некроссоверные гаметы:

<u>AB CP</u>	$0,46*0,485*100\% = 22,31\%$
<u>AB cp</u>	$0,46*0,485*100\% = 22,31\%$
<u>ав CP</u>	22,31%
<u>ав cp</u>	22,31%
всего	89,24%

В результате сочетания кроссоверных хромосом образуются кроссоверные гаметы:

а) кроссинговер произошел между генами С и Р, между А и В нет кроссинговера

<u>AB Cp</u>	$0,46*0,015*100\% = 0,69\%$
<u>AB cP</u>	$0,46*0,015*100\% = 0,69\%$
<u>ав Cp</u>	0,69%
<u>ав cP</u>	0,69%
всего	2,76%

б) кроссинговер произошел между генами А и В, между С и Р нет кроссинговера.

<u>Av CP</u>	$0,04*0,485*100\% = 1,94\%$
<u>Av cp</u>	$0,04*0,485*100\% = 1,94\%$
<u>аВ CP</u>	1,94%
<u>аВ cp</u>	1,94%
всего	7,76%

в) кроссинговер произошел между обеими парами генов

<u>Av Cp</u>	$0,04*0,0015*100\% = 0,06\%$
<u>Av cP</u>	$0,04*0,0015*100\% = 0,06\%$
<u>аВ Cp</u>	0,06%
<u>аВ cP</u>	0,06%
всего	0,24%

Таким образом, в данном случае может образоваться 16 сортов гамет: 4 сорта некроссоверных и 12 сортов кроссоверных.

### 5.2.Задания на определение гамет.

Какие гаметы и в каком процентном соотношении образуются у организмов со следующими генотипами:

1)  $AB//ав; Av//aB; AB//ав C//c; AB//ав CD//cd$ , если между генами А и В расстояние 6 морганид, между С и D – 8 морганид?

2)  $CD//cd; Cd//cD; CD//cd F//f; CD//cd FQ//fq$ , если расстояние между генами С и D 8 морганид, между F и Q -7 морганид?

3)  $DF//df; Df//dF; Df//dF R//r; DF//df RQ//rq$ , если расстояние между генами D и F составляет 7 морганид, между R и Q – 10 морганид?

4)  $NM//nm; Nm//nM; NM//nm Q//q; Nm//nM QL//ql$ , если расстояние между генами NM составляет 9 морганид, между QL – 4 морганиды?

- 5) RQ//rq; Rq//rQ; Rq//rQ z//Z; RQ//rq ZY//zy, если расстояние между генами R и Q составляет 3 морганиды, между Z и Y – 8 морганид?
- 6) VR//vr, Vr//vR; vR//vR X//x; VR//vr XZ//xz, если расстояние между генами V и R составляет 7 морганид, между X и Z – 11 морганид?
- 7) YH//yh; Yh//yH; YH//yh K//k; YH//yh KN//kn, если расстояние между генами D и F составляет 7 морганид, между R и Q – 10 морганид?
- 8) RT//rt; Rt//rT; RT//rt M//m; RT//rt MK//mk, если расстояние между генами R и T составляет 10 морганид, между M и K – 13 морганид?
- 9) SG//sg; Sg//sG; SG//sg D//d; Sg//sG DV//dv, если расстояние между генами S и G составляет 7 морганид, между DV – 20 морганид?
- 10) WP//wp; Wp//wP; Wp//wP L//l; WP//wp LY//ly, если расстояние между генами W и P составляет 12 морганид, между L и Y – 15 морганид?

## 6. Определение относительного расстояния между генами по результатам анализирующего скрещивания.

Чтобы установить относятся ли два гена к одной или разным группам сцепления и определить расстояние между генами одной и той же группы сцепления, ставят опыт дигибридного анализирующего скрещивания.

Если изучаемые гены не сцеплены друг с другом, то в потомстве анализирующего скрещивания (Fa) образуется 4 фенотипических класса в соотношении **1:1:1:1**.

Если между двумя генами наблюдается полное сцепление, то в Fa образуется 2 фенотипических класса в соотношении **1:1**.

Если между двумя генами наблюдается неполное сцепление, то в Fa образуется 4 фенотипических класса и расщепление **не соответствует** соотношению **1:1:1:1**. Причем доля рекомбинантных (кроссоверных) особей меньше, чем доля нереконбинантных (некроссоверных). Доля рекомбинантных особей в процентном выражении и составляет относительное расстояние между генами, которое измеряется в процентах кроссинговера или морганидах.

### 6.1. Пример на определение расстояния между генами.

Для выяснения расстояния между генами, один из которых контролирует окраску проростков кукурузы (фиолетовые – А, зеленые - а), другой – наличие или отсутствие лигулы на листьях (В и в, соответственно), было поставлено следующее скрещивание:

Р:	♀ Фиолетовые проростки листья с лигулой	Х	♂ Зеленые проростки листья без лигулы.
----	---	---	---

Fa	Фенотип:	Количество растений:
1)	Фиолетовые проростки листья с лигулой (АВ)	240 растений
2)	Фиолетовые проростки листья без лигулы (Ав)	134 растения

3)	Зеленые проростки листья с лигулой (aB)	102 растения
4)	Зеленые проростки листья без лигулы (Ab)	243 растения
	Сумма	719 растений

Поскольку у ♂ растения оба признака рецессивные, это скрещивание является анализирующим.

В потомстве расщепление не соответствует ожидаемому при независимом наследовании соотношению **1:1:1:1**. Это указывает на то, что признаки наследуются сцепленно. 2 класса с наибольшим количеством особей являются нерекомбинантными (1-ый и 4-ый). Второй и третий классы с меньшим количеством особей являются рекомбинантными (кроссоверными) и появились в результате кроссинговера.

Общее число особей в потомстве равно 719, а число кроссоверных особей составляет  $134 + 102 = 236$ . Определим процент кроссинговера:

$$719 - 100\% \times X = 236 / 719 * 100\% = 32,5\%$$

$$236 - X\%$$

Таким образом, между генами А и В кроссинговер происходит с частотой 32,5%. Следовательно, расстояние между генами А и В составляет 32,5% кроссинговера, или 32,5 морганиды.

Запишем это скрещивание, используя генетическую символику:

$$P: \text{♀ } AB//ab \times \text{♂ } ab//ab$$

Определим гаметы, которые образует материнская форма AB//ab. Поскольку кроссинговер происходит с частотой 32,5%, кроссоверные гаметы образуются с частотой 32,5%, а некроссоверные гаметы образуются с частотой  $100\% - 32,5\% = 67,5\%$ . Определим состав гамет:

а) некроссоверные гаметы - AB , ab , по  $67,5 : 2 = 33,75\%$ ;

б) кроссоверные гаметы – aB , Ab , по  $32,5\% : 2 = 16,25\%$ .

Отцовская форма ab//ab образует гаметы ab. Определим F<sub>1</sub>.

### Определение потомства F<sub>1</sub>

Гаметы ♀	Гамета ♂	Потомство F <sub>1</sub>	
	<u>ab</u>	Фенотип	Количество в %
	генотип		
<u>AB</u> 33,75%	AB//ab	Фиолетовые проростки, листья с лигулой	33,75
<u>ab</u> 33,75%	ab//ab	Зеленые проростки, листья с лигулой	33,75
<u>aB</u> 16,25%	Ab//ab	Фиолетовые проростки, листья без лигулы	16,25
<u>Ab</u> 16,25%	aB//ab	Зеленые проростки, листья без лигулы	16,25
		Всего	100%

Таким образом, расстояние между генами А и В составляет 32,5% кроссинговера (морганид).

### Пример анализа скрещивания при полном сцеплении двух признаков.

У томата высокий рост доминирует над карликовым (а), гладкие плоды над опушенными (в). Гены локализованы в одной хромосоме, кроссинговер между ними не происходит. Высокое растение с гладкими плодами скрещено с карликовым, имеющим опушенные плоды. В F1 все растения были высокими с гладкими плодами. Определить потомство F2 .

Так как в F1 наблюдается единообразие, исходные формы гомозиготные. Напишем схему скрещивания.

Р: ♀ АВ//АВ X ♂ ав//ав  
высокий рост, гладкие плоды карликовый рост, опушенные плоды

гаметы АВ ав

F1 АВ//ав

Полученные гибриды скрещиваем между собой и получаем F2 . Сцепленные гены дадут 2 типа гамет АВ и ав. Воспользуемся решеткой Пеннета и определим 2-ое поколение.

Второе поколение.

♀ \ ♂	<u>АВ</u>	<u>ав</u>
<u>АВ</u>	АВ//АВ	АВ//ав
<u>ав</u>	АВ//ав	ав//ав

Расщепление по генотипу: 1 АВ//АВ : 2 АВ//ав : ав//ав.

Расщепление по фенотипу:  $\frac{3}{4}$  высоких с гладкими плодами:

$\frac{1}{4}$  карликовых с опушенными плодами.

Таким образом, при полном сцеплении во втором поколении расщепление по двум фенотипическим классам такое же, что и при моногибридном скрещивании.

### 6.2.Задания на определение расстояния между генами по результатам анализирующего скрещивания.

1. У растения окрашенный цветок доминирует над неокрашенным, а желтая окраска растения рецессивна по отношению к зеленой. Гетерозиготное растение скрещено с рецессивной гомозиготной формой. В результате получено следующее потомство:

- окрашенных зеленых 88 растений;
- окрашенных желтых 12 растений;
- неокрашенных зеленых 8 растений;
- неокрашенных желтых 92 растения.

Определите генотипы родительских форм и потомства. Каково расстояние между генами?

2. При скрещивании яркоцветкового растения земляники без усов с бледноцветковым растением, имеющим усы, было получено F1 с яркими цветками и с усами. При скрещивании F1 с гомозиготой по рецессивам произошло следующее расщепление:

- яркоцветковые усатые - 110 растений;
- яркоцветковые без усов - 847 растений;
- бледноцветковые усатые - 830 растений;
- бледноцветковые без усов - 107 растений.

Определите генотипы исходных растений и потомства и расстояние между генами.

3. У подсолнечника панцирность семян доминирует над беспанцирностью, полосатая окраска семян над однотонной. Дигетерозиготное растение скрещено с рецессивной гомозиготой. В F<sub>a</sub> получено 72 семян, из которых 19 – панцирных однотонных, 17 – панцирных полосатых, 20 – беспанцирных полосатых и 16 – беспанцирных однотонных. Сцеплены гены или наследуются независимо? Если сцеплены, то каково расстояние между генами в единицах кроссинговера? Напишите схему скрещивания.

4. Высокое растение томата с шаровидными плодами, скрещенное с карликовым растением, имеющим грушевидные плоды, дало в F1 высокие растения с шаровидными плодами. При скрещивании F1 с анализатором получено следующее потомство:

- высокие с шаровидными плодами - 81 растение;
- карликовые с грушевидными плодами - 79 растений;
- высокие с грушевидными плодами - 22 растения;
- карликовые с шаровидными плодами - 17 растений.

Каковы генотипы родителей и потомства? Каково расстояние между генами?

5. У душистого горошка окраска цветов и форма пыльцевых зерен наследуются сцеплено. Кроссинговера между ними не происходит. Растение с пурпурной окраской цветков и округлой пылью скрещивается с растением с белыми цветками и овальной пылью. В потомстве все растения имеют пурпурные цветки и овальную пылью. Напишите схему скрещивания. Определите потомство F<sub>2</sub>.

6. Кукуруза с зелеными листьями и устойчивая к кобылкам при скрещивании с кукурузой с полосатыми листьями и восприимчивой к кобылкам дала в потомстве растения с зелеными листьями и восприимчивые к кобылкам. При скрещивании F1 с гомозиготой по рецессивам получено следующее расщепление в F<sub>a</sub> :

- с зелеными листьями и устойчивые к кобылкам 212 растений;
- с полосатыми листьями и восприимчивые к кобылкам 215 растений;
- с зелеными листьями и восприимчивые к кобылкам 37 растений;
- с полосатыми листьями и устойчивые к кобылкам 34 растения.

Определите генотипы исходных растений и потомства. Определите расстояние между генами.

7. У томатов красная окраска плодов доминантна по отношению к желтой, а нормальный рост по отношению к карликовому. Растение

красноплодное с нормальным ростом скрещено с растением желтоплодным карликовым. В потомстве получено следующее расщепление:

- красноплодные с нормальным ростом 102 растения;
- красноплодные карликовые 96 растений;
- желтоплодные с нормальным ростом 98 растений;
- желтоплодные карликовые 105 растений.

Как наследуются признаки сцеплено или независимо? Если признаки сцепленные, определите расстояние между генами в единицах кроссинговера. В каком положении сцеплены гены в цис- или транс-? Напишите схему скрещивания. определите генотипы исходных растений и потомства.

**8.** При скрещивании душистого горошка с яркой окраской цветков и наличием усов с растением, имеющим бледную окраску цветков и без усов было получено F1 с усами и яркими цветками. При скрещивании F1 с гомозиготой по рецессивам было получено следующее потомство:

- яркоцветковые с усами 306 растений;
- яркоцветковые без усов 29 растений;
- бледноцветковые с усами 31 растение;
- бледноцветковые без усов 302 растения.

Определите генотипы исходных растений и потомства, напишите схему скрещивания. Определите расстояние между генами.

**9.** У растения окрашенный цветок доминирует над неокрашенным, желтая окраска растения рецессивна по отношению к зеленой. Гетерозиготное растение скрещено с рецессивной гомозиготной формой. В результате получено следующее потомство:

- зеленые с окрашенным цветком 23 растения;
- желтые с окрашенным цветком 170 растений;
- зеленые с неокрашенным цветком 190 растений;
- желтые с неокрашенным цветком 17 растений.

**10.** Особь, гетерозиготная по генам А и В, скрещена с двойным рецессивом. От этого скрещивания получено следующее потомство (указаны фенотипические радикалы): АВ – 903, ав – 893, Ав – 98, аВ – 102. Объясните результаты, определив расстояние между генами, напишите схему скрещивания. Каковы были бы результаты этого скрещивания в случае независимого распределения генов А и В?

**11.** Особь, гетерозиготная по генам Е и Р скрещена с двойным рецессивом. От этого скрещивания получено следующее потомство (Указаны фенотипические радикалы): Ер – 762, еР - 758, ЕР – 243, ер – 237. Определите расстояние между генами, напишите схему скрещивания.

**12.** Растение суданки, гомозиготное по сцепленным генам А и В, скрещено с линией, гомозиготной по генам а и в. В F1 получено 10 потомков, от скрещивания их с линией – анализатором было получено 120 потомков, из них 48 кроссоверных.

1. Сколько растений F1 имели оба доминантных гена?
2. Сколько растений Fa были гомозиготными по обоим признакам?
3. Сколько растений Fa имели только один доминантный ген А?

4. Сколько растений  $F_2$  имели только один доминантный ген В?

5. Каково расстояние между генами А и В в процентах кроссинговера?

**13.** У сорго признак блестящих листьев (а) и узкой формы листа (в) являются рецессивными по отношению к признакам матовых листьев (А) и нормальной формы листа (В) и наследуются сцеплено. От скрещивания линии кукурузы с блестящими узкими листьями с линией с матовыми нормальной формы листьями было получено 22 растения. От скрещивания этих растений с линией – анализатором было получено 440 растений. Из них 148 были кроссоверными, а 292 – некроссоверными.

1. Сколько растений  $F_1$  имели матовые нормальной формы листья?

2. Сколько растений  $F_2$  имели матовые узкие листья?

3. Сколько разных фенотипов было в  $F_2$  ?

4. Сколько разных генотипов было в  $F_2$  ?

5. Каково расстояние между генами в единицах кроссинговера?

**14.** У суданки в 4-ой хромосоме локализованы гены, обуславливающие озерненность метелки и крупность крупность пыльца. Метелка с семенами – доминантный признак, метелка без семян – рецессивный признак (а). Мелкая пыльца – рецессивный признак (в), крупная пыльца – доминантный признак. От скрещивания линии с озерненной метелкой и крупной пыльцой с линией, имеющей оба признака в рецессивном состоянии, было получено  $F_1$ , от скрещивания которого с линией – анализатором было получено всего 390 растений, из них 45 растений, имеющих озерненную метелку и мелкую пыльцу.

1. Сколько разных генотипов может образоваться в потомстве  $F_2$ ?

2. Какой процент  $F_2$  имел неозерненную метелку и крупную пыльцу?

3. Сколько растений  $F_2$  имели оба признака в доминантном состоянии?

4. Какой процент растений  $F_2$  имел оба признака в рецессивном состоянии?

5. Какое расстояние в единицах кроссинговера между генами а и в?

**15.** У кукурузы гены А и В наследуются сцепленно. Ген А обуславливает развитие лиловой или красной окраски зерновки, а ген а – белой или желтой. Ген В обуславливает гладкую поверхность зерновки, в – морщинистую. От скрещивания линии, имеющей красную окраску и гладкую зерновку, с линией, у которой зерновка имеет желтую окраску и морщинистую поверхность, было получено 25 растений. От скрещивания  $F_1$  с линией-анализатором было получено 800 растений, в том числе 20 растений, имевших красную окраску зерновки и морщинистый эндосперм.

1. Какой процент растений  $F_2$  имел оба признака в рецессивном состоянии?

2. Какой процент растений  $F_2$  имел оба признака в доминантном состоянии?

3. Какой процент растений имел генотип  $Av//aV$ ?

4. Какой процент растений имел генотип  $aV//Av$ ?

5. Чему равно расстояние между генами А и В в единицах кроссинговера?

16. У пшеницы гены А и В наследуются сцеплено. Дигетерозиготные растения пшеницы скрестили с линией-анализатором. В F<sub>1</sub> было получено следующее количество потомков:

1003 АВ//ав; 128 Ав//ав; 996 ав//ав; 102 аВ//ав.

1. В цис- или транс-положении сцеплены гены в гетерозиготе?
2. Каково расстояние между генами А и В в единицах кроссинговера?
3. Какой процент растений F<sub>1</sub> имеет оба признака в доминантном состоянии?
4. Какой процент некроссоверных гамет может образовать дигетерозиготное растение?
5. Какой процент кроссоверных гамет может образовать гетерозиготное растение?

17. У кукурузы признаки желтых проростков (а) и блестящих листьев (в) наследуются сцеплено. Зеленые проростки и матовые листья являются доминантными признаками. Дигетерозиготные растения были скрещены с линией анализатором. В потомстве было получено всего 726 растений в том числе 310 с зелеными блестящими листьями, 287 желтых с матовыми листьями, 64 желтых с блестящими листьями и 65 с зелеными с матовыми листьями. Составьте схему скрещивания, выпишите кроссоверные и некроссоверные гаметы, получите и проанализируйте потомство анализирующего скрещивания. Определите расстояние между генами.

## 7. Определение потомства при известной частоте кроссинговера

### 7.1. Пример.

У пшеницы доминантные признаки – восприимчивость к стеблевой ржавчине (А) и восприимчивость к мучнистой росе (В), рецессивные признаки – устойчивость к стеблевой ржавчине (а) и устойчивость к мучнистой росе (в). Наследование сцепленное. Кроссинговер 2%. Какие результаты по фенотипу и генотипу ожидаются в потомстве дигетерозигот АВ//ав?

Решение:

Р: ♀ АВ//ав x ♂ АВ//ав

Женская и мужская особи образуют одинаковые гаметы:

- 1) некроссоверные гаметы АВ и ав по 49% (в долях единицы 0,49);
- 2) кроссоверные гаметы Ав и аВ по 1% ( в долях единицы 0,01).

Строим решетку Пеннета, определяем генотипы зигот и частоту встречаемости каждой зиготы.

Таблица Решетка Пеннета.

♀ \ ♂	АВ, 0,49	ав, 0,49	Ав, 0,01	аВ, 0,01
<u>АВ</u> , 0,49	АВ//АВ 0,2401	АВ//ав 0,2401	АВ//Ав 0,0049	АВ//аВ 0,0049
<u>ав</u> , 0,49	АВ//ав 0,2401	ав//ав 0,2401	Ав//ав 0,0049	аВ//ав 0,0049
<u>Ав</u> , 0,01	Ав//АВ 0,0049	Ав//ав 0,0049	Ав//Ав 0,0001	Ав//аВ 0,0001
<u>аВ</u> , 0,01	аВ//АВ 0,0049	аВ//ав 0,0049	аВ//Ав 0,0001	аВ//аВ 0,0001

Частоту встречаемости зиготы определяем как произведение частот гамет, в результате слияния которых образуется зигота, например, частота зиготы АВ//АВ равна  $0,49 \cdot 0,49 = 0,2401$ , частота зиготы Ав//АВ равна  $0,49 \cdot 0,01 = 0,0049$ , частота зиготы Ав//Ав –  $0,01 \cdot 0,01 = 0,0001$ .

Частоту встречаемости зигот записываем в соответствующие клетки решетки Пеннета. Затем делаем выводы о расщеплении по фенотипу. Произошло расщепление на 4 фенотипических класса:

1) восприимчивые к стеблевой ржавчине и мучнистой росе (АВ)

$0,2401 \cdot 3 + 0,0049 \cdot 4 + 0,0001 \cdot 2 = 0,7403$  (74,03 %);

2) восприимчивые к стеблевой ржавчине и устойчивые к мучнистой росе (Ав);

$0,0049 \cdot 2 + 0,0001 = 0,0099$  (0,99%);

3) устойчивые к стеблевой ржавчине и восприимчивые к мучнистой росе

$0,0049 \cdot 2 + 0,0001 = 0,0099$  (0,99%);

4) устойчивые к стеблевой ржавчине и устойчивые к мучнистой росе

$0,2401$  (24,01%).

$\Sigma = 0,7403 + 0,0099 \cdot 2 + 0,2401 = 1$ .

## 7.2. Задачи на определение потомства при известной частоте кроссинговера.

1. У кукурузы доминантные признаки – зеленые листья (А) и восприимчивость к кобылкам (В), рецессивные – полосатые листья (а) и устойчивость к кобылкам (в). Наследование сцепленное. Кроссинговер 14 %. Какое потомство и в каком процентном соотношении образует при скрещивании дигетерозигота Ав//аВ?

2. От опыления устойчивых к мучнистой росе с опушенными колосковыми чешуями растений пшеницы пыльцой восприимчивых к мучнистой росе с неопушенными колосковыми чешуями растений получили гибриды F1, устойчивые к мучнистой росе с опушенными колосковыми чешуями. Определите генотипы и фенотипы F2, если наследование признаков сцепленное и кроссинговер составляет 1%.

3. У ячменя доминантные признаки – устойчивость к мучнистой росе и зеленая окраска листьев, рецессивные – восприимчивость к мучнистой росе и альбинизм. Наследование сцепленное. Кроссинговер составляет 36%. Какое потомство ожидается от дигетерозигот?

4. У кукурузы признаки блестящих листьев и надрезанной формы листа являются рецессивными по отношению к признакам матовых листьев и нормальной формы листа и наследуются сцеплено. Кроссинговер 27%. От скрещивания кукурузы с блестящими надрезанными листьями с линией с матовыми нормальной формы листьями были получены растения F1. Какое потомство по генотипу и фенотипу ожидается в F2 ?

5. У кукурузы окрашенный эндосперм и гладкий алейрон контролируется доминантными А и В, а неокрашенный эндосперм и морщинистый алейрон – их рецессивными аллелями. Эти гены сцеплены и расположены на расстоянии 3,6% кроссинговера. Какое потомство по фенотипу и генотипу ожидается от скрещивания особей со следующими генотипами:

Р: АВ//ав х Ав//аВ ?

6. У кукурузы рецессивный ген а определяет скрученность листьев, рецессивный ген в – карликовость растений. Гены сцеплены и расположены на расстоянии 18% кроссинговера. Растение, гомозиготное по доминантным аллелям скрестили с растением, гомозиготным по рецессивным аллелям. Растения F1 имели нормальные листья и высокий рост. Определите какое по генотипу и фенотипу ожидается потомство F2 ?

7. У кукурузы ген устойчивости к ржавчине (А) и узких листьев (В) сцеплены и расположены на расстоянии 24% кроссинговера. Растение кукурузы, гетерозиготное по обоим генам, скрещено с растением, восприимчивым к ржавчине (а) и с нормальными листьями (в). Какое ожидается потомство по генотипу и фенотипу?

8. У кукурузы гены Р и К наследуются сцеплено. Ген Р обуславливает развитие лиловой окраски зерновки, р – белой. Ген К обуславливает гладкую поверхность зерновки, к – морщинистую. Кроссинговер 0,7 %. От скрещивания линии имеющей лиловую окраску и гладкую зерновку, с линией, у которой зерновка имеет белую окраску и морщинистую поверхность, получили растения F1 . Какое ожидается по фенотипу и генотипу F2 ?

## ПОСТРОЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ КАРТ ХРОМОСОМ

**1 Цель занятия:** знакомство с принципами построения генетических карт хромосом.

**2 Задание: 2.1** Изучить материал по учебнику / 2, 3 /, практикуму / 1 / и методическим указаниям / 6 / и ответить на следующие вопросы:

- 1) Каковы основные положения хромосомной теории наследственности, разработанной Т.Морганом?
- 2) Какие гены называются сцепленными и как они записываются?
- 3) Что называется группой сцепления? Чему равно число групп сцепления?
- 4) Как наследуются гены, расположенные в одной группе сцепления?
- 5) Что такое кроссинговер? Когда он происходит?
- 6) От чего зависит частота кроссинговера?
- 7) Какой кроссинговер называется одиночным? двойным?
- 8) Как определить относительное расстояние между генами?
- 9) В каких единицах выражается относительное расстояние между генами?
- 10) Какие особи называются кроссоверными (рекомбинантными) и какие некроссоверными (нерекомбинантными)?
- 11) Как определить, сцеплены гены между собой или нет?
- 12) Какое скрещивание называется анализирующим?

**2.2** Изучить по настоящим методическим указаниям теоретические основы и пример построения генетических карт хромосом.

**2.3** Построить генетическую карту хромосомы, пользуясь результатами анализирующего скрещивания.

**3 Отчетность:** Представить преподавателю задание, выполненное в рабочей тетради и защитить его.

Генетическая карта представляет собой схему относительного расположения генов в группе сцепления, на которой указаны порядок расположения генов и расстояние между ними в условных единицах. На карте указывается положение центромеры и один из концов хромосомы принимается за нулевую точку.

Картированию хромосом предшествует работа по локализации гена в определенной группе сцепления. Для установления группы сцепления, то есть принадлежности гена (мутации) к конкретной хромосоме используют разные методы в зависимости от объекта, его биологических особенностей, генетической изученности и т.д. Группы сцепления устанавливают с помощью генетологического метода с участием линий-тестеров, маркированных либо генными мутациями, либо хромосомными перестройками (инверсиями, транслокациями, делециями); с помощью анеуплоидных серий - трисомиков, моносомиков, нуллисомиков; гибридизации соматических клеток и т.д. Группы

сцепления нумеруются. Обычно первая группа сцепления - это X-хромосома, остальные нумеруются по мере их выявления.

Рассмотрим как определяется группа сцепления гибридологическим методом. Суть метода сводится к определению характера наследования изучаемого гена по отношению к другим уже локализованным генам. Поскольку ген может принадлежать только к одной группе сцепления, он должен проявить сцепленное наследование с генами только одной хромосомы, а с остальными - независимое наследование.

Для локализации гена в аутосоме проводят скрещивание с использованием линии с маркерами, то есть с генами, местоположение которых уже определено. Существует два способа локализации гена в аутосоме - подробный и одномоментный. При использовании подробного способа мутантную форму последовательно скрещивают с разными линиями, каждая из которых маркирована рецессивными мутациями. В этих скрещиваниях со всеми линиями, кроме одной, мутантный признак будет обнаруживать независимое наследование.

Одномоментный способ применяется тогда, когда все хромосомы в линии-тестере маркированы либо доминантными, либо рецессивными генами (мутациями).

Если исследуемая форма скрещивается с линией-тестером, маркированным по всем хромосомам рецессивными мутациями, то результаты анализируются по расщеплению в F2 отдельно по каждой паре генов - мутантному и одному из маркеров.

P: aa x AAbbccdd

1 2 3 4 (номера хромосом),

a - мутантный ген, для которого

определяют группу сцепления.

F1 AaBbCcDd

Допустим, анализ расщепления в F2 показал, что по парам генов "a - b" и "a - c" расщепление происходит в соотношении

9 : 3 : 3 : 1, следовательно, ген "a" не сцеплен ни с геном "b", ни

с геном "c". Значит, ген "a" не расположен ни во второй и ни в третьей хромосомах. А в паре генов "a - d" расщепление не соответствует независимому, т.е. не 9 : 3 : 3 : 1. Следовательно, ген "a" сцеплен с геном "d" и расположен в 4-ой хромосоме.

Можно локализовать ген и по результатам анализирующего скрещивания. В потомстве анализирующего скрещивания при независимом наследовании должно наблюдаться расщепление 1 : 1 : 1 : 1. Отклонение от этого расщепления говорит в пользу сцепленности анализируемых генов / 6/.

Если анализируемый ген не удастся локализовать ни в одной из маркированных хромосом, он может быть отнесен к новой, еще неизвестной группе сцепления.

ПРИМЕР. При скрещивании 2х сортов томатов, один из которых имеет округлые неопушенные плоды и цветки, собранные в соцветие, а другой имеет плоские опушенные плоды и одиночные цветки, получили потомство F1 с округлыми неопушенными плодами и одиночными цветками. С полученным гибридным потомством провели анализирующее скрещивание. Получили следующие результаты Fa: с округлыми неопушенными плодами и одиночными цветками 73 растения, с округлыми неопушенными плодами и цветками, собранными в соцветие - 348, с округлыми опушенными плодами и одиночными цветками - 2, с округлыми опушенными плодами и цветками, собранными в соцветие - 96, с плоскими неопушенными плодами и одиночными цветками - 110, с плоскими неопушенными плодами и цветками, собранными в соцветие - 2, с плоскими опушенными плодами и одиночными цветками - 306, с плоскими опушенными плодами и цветками, собранными в соцветие - 63.

На основании результатов анализирующего скрещивания определить взаиморасположение генов на хромосоме (т.е. построить генетическую карту для фрагмента хромосомы), определить генотипы исходных родителей и написать схему скрещивания.

Решение. ♀ ♂

Для удобства запишем краткое условие задачи:

P: ♀ округлые неопушенные x ♂ плоские опушенные  
плоды, соцветие плоды, одиночные цветки

F1: округлые неопушенные плоды,  
одиночные цветки

Проводим анализирующее скрещивание с F1:

P: ♀ округлые неопушенные x ♂ плоские опушенные  
плоды, одиночные цветки плоды, соцветие

Таблица 1 Результаты анализирующего скрещивания(Fa)

Форма плода	Опушенность плода	Цветки	Количество растений
округлая	неопушенный	одиночные	73
округлая	неопушенный	соцветия	348
округлая	опушенный	одиночные	2
округлая	опушенный	соцветия	96
плоская	неопушенный	одиночные	110
плоская	неопушенный	соцветия	2
плоская	опушенный	одиночные	306
плоская	опушенный	соцветия	63

По F1 определяем доминантные и рецессивные признаки и вводим буквенные обозначения генов.

Таблица 2 Буквенные обозначения генов

Ген	Признак
A	округлый плод
a	плоский плод
B	неопушенный плод
b	опушенный плод
D	одиночные цветки
d	цветки, собранные в соцветие

Чтобы построить генетическую карту для трех генов, мы должны определить расстояние между ними в процентах кроссинговера (морганидах) и, основываясь на этом, определить их взаиморасположение на хромосоме.

Прежде, чем приступить к анализу кроссинговера, необходимо убедиться сцеплены ли между собой все

анализируемые гены. Для этого проводится проверка на сцепление всех признаков попарно: форма плода - опушенность плода, форма плода - форма цветка, форма цветка - опушенность плода.

Проанализируем, сцеплены ли между собой форма плода и опушенность плода. По этим двум признакам расщепление произошло на следующие фенотипические классы:

- 1) округлые неопушенные плоды  $73 + 348 = 421$ ;
- 2) округлые опушенные плоды  $2 + 96 = 98$ ;
- 3) плоские неопушенные плоды  $110 + 2 = 112$ ;
- 4) плоские опушенные плоды  $306 + 63 = 369$ ;

сумма 1000.

Поскольку расщепление пошло **не в соотношении 1 : 1 : 1 : 1**, значит эти два гена сцеплены между собой. Классы с наибольшим числом особей (421 и 369) являются некрссоверными, а два класса с наименьшим числом особей (98 и 112) являются крссоверными.

Определим расстояние между генами "а" и "b" в процентах кроссинговера (морганидах). Для этого определим какую долю в процентах составляют крссоверные особи от общего числа потомков:

$$1000 \text{ --- } 100\%$$

$$210 \text{ --- } x \% \quad x = 210 * 100 / 1000 = 21 \%$$

Таким образом, расстояние между генами "а" и "b" составляет 21 % кроссинговера (21 морганиду).

Теперь проанализируем сцеплены ли между собой форма плода и форма цветка. По данной паре признаков расщепление пошло следующим образом:

- 1) округлые плоды - одиночные цветки  $73 + 2 = 75$ ;
- 2) округлые плоды - соцветие  $348 + 96 = 444$ ;
- 3) плоские плоды - одиночные цветки  $110 + 306 = 416$ ;
- 4) плоские плоды - соцветие  $2 + 63 = 65$ ;

сумма = 1000.

Расщепление не соответствует соотношению 1 : 1 : 1 : 1, значит гены "а" и "d" сцеплены между собой. 2ой и 3ий классы - некрссоверные, 1ый и 4ый - крссоверные. Определим процент кроссинговера (расстояние между генами):

$$1000 - 100\%$$

$$140 - x\% \quad x = 14 \%$$

Расстояние между генами “а” и “d” составляет 14 морганид.

Проанализируем на сцепленность признаки “опушенность плода” и “форма цветка”. Поскольку ген “а” сцеплен с геном “b” и с геном “d”, значит гены “b” и “ d” также сцеплены между собой. Определим расстояние между ними. По рассматриваемым признакам в потомстве выявляются следующие фенотипические классы:

- 1) неопушенные плоды - одиночные цветки  $73 + 110 = 183$ ;
- 2) неопушенные плоды - соцветия  $348 + 2 = 350$ ;
- 3) опушенные плоды - одиночные цветки  $2 + 306 = 308$ ;
- 4) опушенные цветки - соцветия  $96 + 63 = 159$ ;

$$\text{сумма} = 1000.$$

Кроссоверными являются классы 1 и 4. Определяем процент кроссинговера. Он составляет 34,2 %.

Таким образом, расстояние между генами “а” и “b” составляет 21 морганиду, между “а” и “d” - 14 морганид, между “b” и “ d” - 34,2 морганиды.

При построении генетических карт учитывают прежде всего минимальные расстояния между генами. Карта строится следующим образом: наносят сначала на карту два каких-либо гена, локализованных на небольшом расстоянии друг от друга, затем наносят положение третьего гена, расположенного на небольшом расстоянии относительно первых двух. Он может быть либо справа, либо слева от них, что определяется путем сопоставления расстояний между первым и третьим, вторым и третьим генами.

В нашем примере гены расположены в следующем порядке: bad. Сумма расстояний между генами ba и ad должно равняться расстоянию между генами bd. В нашем случае сумма расстояний ba + ad больше расстояния между генами bd. Это результат того, что остался неучтенным двойной кроссинговер между bd. Определим процент двойного кроссинговера, удвоим его и прибавим к расстоянию bd. В Fa двойными кроссоверами являются 2 класса с наименьшим количеством особей. В нашем примере- это 3-ий и 6-ой классы.

$$1000 - 100\%$$

$$4 - x\% \quad x = 0,4\%$$

Расстояние между генами b и d равно  $34,2 + 0,4 \cdot 2 = 35\%$  (морганид).

Построим генетическую карту для трех наших генов.

$$\begin{array}{ccccccc} & & 21\% & & 14\% & & \\ \hline & & & & & & \\ & b & a & d & & & \end{array}$$

Напишем генотипы родителей и потомства, учитывая сцепление генов. В Fa классы 2 и 7 имеют наибольшее количество особей - это некроссоверные классы, в них - родительское сцепление генов. Следовательно, в F1 , было следующее сцепление генов:  $\text{VAd/baD}$ . Исходя из этого можно определить генотипы родителей и написать схему скрещивания.

P: ♀  $\text{VAd/VAd}$  x ♂  $\text{baD/baD}$

Гаметы: VAd baD

F1  $\text{VAd/baD}$

Анализирующее скрещивание:

P: ♀  $\text{VAd/abD}$  x ♂  $\text{bad/abd}$

Гаметы:

а) женские: 1) некроссоверные: VAd, baD;  
2) кроссоверные: bAD, Vad, bAd, VaD, VAD, bad;

в) мужские : bad.

Fa :  $\text{VAd/bad}$  ,  $\text{baD/bad}$  - некроссоверные классы,  
 $\text{bAD/bad}$ ,  $\text{Vad/bad}$ -результат кроссинговера между A и B,  
 $\text{VAD/bad}$  ,  $\text{bad/bad}$  - результат кроссинговера между B и D,  $\text{bAd/bad}$ ,  
 $\text{VaD/bad}$ - результат двойного кроссинговера

Эту задачу можно решить другим способом.

Результат анализирующего скрещивания записываем, используя фенотипические радикалы.

Fa:  $\text{ABD}$  --- 73,  $\text{aBD}$  ---110,  $\text{ABd}$  ---348,  $\text{aBd}$  --- 2,

$\text{AbD}$  --- 2,  $\text{abD}$  --- 306,  $\text{Abd}$  --- 96,  $\text{abd}$  --- 63.

Сумма=1000.

Два класса с наибольшим числом особей являются некроссоверными ABd и abD(то есть у гибридов F1 было такое сцепление генов). Остальные классы возникли в результате кроссинговера. Определяем между какими генами произошел кроссинговер в каждом классе, сравнивая с некроссоверными классами.

Таблица 3 Кроссоверные классы в Fa

Класс расщепления	Кроссинговер	Число растений
ABD	между a-d и b-d	73
AbD	между a-b и a-d	2
Abd	между a-b и b-d	96
aBD	между a-b и b-d	110
aBd	между a-b и a-d	2
abd	между a-d и b-d	63

Определяем расстояния между генами:

1) расстояние между генами a - b равно

$$\frac{(2 + 96 + 110 + 2) * 100\%}{1000} = 21\%;$$

2) расстояние между генами a - d равно

$$\frac{(2 + 2 + 73 + 63) * 100\%}{1000} = 14\%;$$

3) расстояние между генами b - d равно

$$\frac{(73 + 96 + 110 + 63) * 100\%}{1000} = 34,2\%.$$

На основании полученных данных определяем, что гены в хромосоме располагаются в порядке bad.

Фенотипы двойных кроссоверов будут следующими: bAD и Vad. Определяем число двойных кроссоверов в процентах:

$$(2 + 2)/1000 * 100\% = 0,4\%$$

Определяем расстояние между генами b - d с учетом двойного кроссинговера:

$$34,2\% + 0,4\% * 2 = 35\%.$$

Выводы:

- 1) Расстояние между генами: b21a , a14d, b35d.
- 2) Гены расположены в хромосоме в порядке bad.
- 3) Генотип гетерозиготной родительской особи BAd/baD.
- 4) Строим генетическую карту.

Гены, локализованные в одной группе сцепления, но на большом расстоянии друг от друга, проявляют независимое наследование. Для того, чтобы установить их сцепление, необходима постановка скрещиваний с участием других генов, сцепленных хотя бы с одним из них и локализованных на небольшом расстоянии.

## 5 Задания для индивидуального выполнения

Порядок выполнения задания:

- написать краткое условие задачи;
- определить доминантные и рецессивные признаки и ввести буквенные обозначения генов;
- определить, какие гены сцеплены друг с другом;
- определить расстояния между генами;
- построить генетическую карту;
- написать генотипы родителей и схемы скрещиваний.

**5.1** Скрещиваются растения кукурузы. Одно из них имеет зеленую окраску всходов, листья нормальной окраски и без язычков, другое - золотистую окраску всходов, листья с язычками и усиленной окраски. Гибриды F1 имеют зеленую окраску всходов, листья без язычков и усиленной окраски. С F1 проведено анализирующее скрещивание (таблица 4).

Таблица 4 Результаты анализирующего скрещивания

Окраска листьев	Окраска всходов	Наличие язычка	Число растений
усиленная	золотистая	есть	305
усиленная	зеленая	нет	22
нормальная	зеленая	есть	128
усиленная	золотистая	нет	112
нормальная	золотистая	есть	18
нормальная	зеленая	нет	275
усиленная	зеленая	есть	74
нормальная	золотистая	нет	66

Как наследуются признаки? Постройте генетическую карту. Напишите схемы скрещиваний.

**5.2** Скрещивали между собой две линии дрозофилы. В одной из них мухи имели красные глаза, серое тело и нормальные крылья, а в другой - киноварные (ярко-красные) глаза, черное тело и зачаточные крылья. В F1 все мухи имели красные глаза, серое тело и нормальные крылья. В результате анализирующего скрещивания в F<sub>2</sub> появилось 8 фенотипических классов: 631 муха имели красные глаза, серое тело и нормальные крылья; 91 - красные глаза, серое тело, зачаточные крылья, 68 - красные глаза, черное тело, нормальные крылья; 1 - красные глаза, черное тело, зачаточные крылья; 2 - киноварные глаза, серое тело, нормальные крылья; 56 - киноварные глаза, черное тело, зачаточные крылья; 80 - киноварные глаза, серое тело, нормальные крылья и 575 мух имели киноварные глаза, черное тело зачаточные крылья. Как наследуются признаки? Постройте генетическую карту. Напишите схемы скрещиваний.

**5.3** При скрещивании линии кукурузы с неокрашенным алейроном, гладкой формой зерновки и светлым перикарпом с линией, имеющей

окрашенный алейрон, морщинистую форму зерновки и коричневый перикарп, получили F1 с неокрашенным алейроном, гладкой формой зерновки и светлым перикарпом. С F1 было проведено анализирующее скрещивание и получено потомство Fa ( таблица 5).

Таблица 5 Результат анализирующего скрещивания

Алейрон	Зерновка	Перикарп	Число растений
окрашенный	гладкая	светлый	12
окрашенный	гладкая	коричневый	4
окрашенный	морщинистая	светлый	61
окрашенный	морщинистая	коричневый	320
неокрашенный	гладкая	светлый	331
неокрашенный	гладкая	коричневый	59
неокрашенный	морщинистая	светлый	5
неокрашенный	морщинистая	коричневый	13

Как наследуются признаки? Постройте генетическую карту.

Напишите схемы скрещиваний.

**5.4** Скрещиваются две линии дрозофилы. Одна имеет розовые глаза, короткие щетинки и черную окраску тела, другая - красные глаза, длинные щетинки и серую окраску тела. Гибриды F1 имеют красные глаза, длинные щетинки и

15серую окраску тела. Гетерозиготное потомство F1 скрещивали с линией,гомозиготной по всем рецессивным аллелям. В Fa было получено расщепление на восемь фенотипических классов. Результаты приведены в таблице 6.

Таблица 6 Результат анализирующего скрещивания

Глаза	Щетинки	Тело	Число особей
красные	длинные	серое	362
красные	короткие	черное	40
красные	длинные	черное	48
красные	короткие	серое	5
розовые	длинные	серое	38
розовые	короткие	черное	365
розовые	длинные	черное	7
розовые	короткие	серое	46

Как наследуются признаки? Постройте генетическую карту. Напишите схемы скрещиваний.

**5.5** Скрещивались две линии кукурузы. Одна линия имела желтые проростки и глянцевые надрезанные листья. Растения второй линии имели зеленые проростки и матовые нормальные листья. Растения F1 имели зеленые проростки и матовые листья нормальной формы. В анализирующем скрещивании было получено расщепление (таблица 7).

Таблица 7 Результаты анализирующего скрещивания.

Окраска проростков	Матовость листьев	Форма листьев	Число растений
зеленая	матовые	нормальная	238
зеленая	матовые	надрезанная	49
зеленая	глянцевые	нормальная	3
зеленая	глянцевые	надрезанная	61
желтая	матовые	нормальная	61
желтая	матовые	надрезанная	5
желтая	глянцевые	нормальная	50
желтая	глянцевые	надрезанная	266

Как наследуются признаки? Постройте генетическую карту. Напишите схемы скрещиваний.

**5.6** Скрещивались растения китайской примулы. Одни имели короткий пестик, маджентовый венчик и красное рыльце, другие - длинный пестик, красный венчик и зеленое рыльце. Растения F1 имели короткий пестик, маджентовый венчик и зеленое рыльце. С F1 было проведено анализирующее скрещивание и получено потомство Fa (таблица 8).

Таблица 8 Результат анализирующего скрещивания

Размер пестика	Окраска венчика	Окраска рыльца	Число растений
короткий	маджентовая	красная	290
длинный	красная	зеленая	288
короткий	маджентовая	зеленая	151
длинный	красная	красная	141
короткий	красная	зеленая	37
короткий	красная	красная	20
длинный	маджентовая	красная	39
длинный	маджентовая	зеленая	21

Как наследуются признаки? Постройте генетическую карту. Напишите схемы скрещиваний.

**5.7** Скрещиваются растения кукурузы. Одно из них имеет бесхлорофильные проростки, блестящие листья, пониженную фертильность, а другое - проростки с нормальным содержанием хлорофилла, матовыми листьями и нормальной фертильностью. Гибриды F1 имеют нормальное содержание хлорофилла, матовые листья и нормальную фертильность. С гибридным поколением F1 проведено анализирующее скрещивание и получено расщепление в Fa на восемь фенотипических классов. Результаты приведены в таблице 9.

Таблица 9 Результаты анализирующего скрещивания

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

Как наследуются признаки? Постройте генетическую карту.

Напишите схемы скрещиваний.

**5.8** Скрещиваются две линии дрозофилы. У одной крупные глазные фасетки, крылья с вырезками и поперечной жилкой. У другой - нормальные глазные фасетки, крылья нормальные (без вырезки) и без поперечной жилки. Гибриды F1 имеют нормальные глазные фасетки, поперечную жилку на крыле и нормальные без вырезок крылья. С F1 проводится анализирующее скрещивание. Результаты - в таблице 10.

Таблица 10 Результаты анализирующего скрещивания

Размеры глазных фасеток	Поперечная жилка на крыле	Форма крыльев	Число растений
крупные	есть	с вырезками	2125
нормальные	есть	с вырезками	265
крупные	нет	с вырезками	3
крупные	нет	нормальные	273
нормальные	нет	с вырезками	223
нормальные	нет	нормальные	2207
крупные	есть	нормальные	217
нормальные	есть	нормальные	5

Как наследуются признаки? Постройте генетическую карту. Напишите схемы скрещиваний.

**5.9** Скрещивались две линии кукурузы. Одна имела пурпурную окраску растения, пятнистый алейрон и нормальную окраску рылец, другая - зеленую окраску растения, нормальный алейрон и розовую окраску рылец. В F1 все растения имели пурпурную окраску, пятнистый алейрон и нормальную окраску рылец. С F1 проведено анализирующее скрещивание. Результаты приведены в таблице 11.

Таблица 11 Результаты анализирующего скрещивания

Окраска растения	Алейрон	Рыльце	Число растений
пурпурная	пятнистый	нормальное	440
зеленая	нормальный	розовое	459
зеленая	пятнистый	нормальное	5
пурпурная	нормальный	розовое	5
пурпурная	пятнистый	розовое	43
зеленая	нормальный	нормальное	46

Как наследуются признаки? Постройте генетическую карту. Напишите схемы скрещиваний.

**5.10** Скрещивали две линии кукурузы. Первая линия имела желтые проростки и блестящие надрезанные листья, вторая - зеленые проростки, матовые нормальной формы листья. Растения F1 имели матовые нормальной формы листья и зеленые проростки. С гибридным поколением было проведено анализирующее скрещивание. В F<sub>2</sub> наблюдалось расщепление на шесть фенотипических классов. Результаты приведены в таблице 12.

Таблица 12 Результаты анализирующего скрещивания

Окраска проростков	Матовость листьев	Форма листьев	Число растений
зеленая	матовые	нормальная	240
желтая	блестящие	с надрезом	265
желтая	матовые	нормальная	66
зеленая	блестящие	с надрезом	64
зеленая	матовые	с надрезом	45
желтая	блестящие	нормальная	47

Как наследуются признаки? Постройте генетическую карту. Напишите схемы скрещиваний.

**5.11** На основании результатов анализирующего скрещивания, приведенных в таблице 13, определите порядок генов в хромосоме, расстояние между ними и генотип гетерозиготных родителей. Постройте генетическую карту. Напишите схему анализирующего скрещивания.

Таблица 13 Результаты анализирующего скрещивания

Фенотип	Число особей	Фенотип	Число особей
ABC	669	abC	139
aBC	3	ABc	121
Abc	3	aBc	2280
AbC	2215	abc	658

**5.12** На основании результатов анализирующего скрещивания, приведенных в таблице 14, определите порядок расположения генов в

хромосоме, расстояние между ними в процентах кроссинговера и генотип гетерозиготных родителей. Постройте генетическую карту.

Таблица 14 Результаты анализирующего скрещивания

Фенотип	Число особей	Фенотип	Число особей
bcd	8	bCD	441
bCd	90	Bcd	376
BcD	14	BCd	153
BcD	64	bcD	141

**5.13** Растение кукурузы, гетерозиготное по трем парам генов, скрестили с растением, гомозиготным по рецессивным аллелям этих генов. В полученном потомстве наблюдалось следующее соотношение фенотипов: ABC - 113, abC - 64, abc - 105, ABc - 70, AbC - 17, aBc - 21 растение. Определите порядок расположения этих генов в хромосоме, расстояние между ними в морганидах, генотип гетерозиготных родителей и построьте генетическую карту.

### Библиографический список

1. Пухальский В.А. Введение в генетику. – М.: КолосС, 2007.-224 с.
2. Никольский В.И. Генетика / В.И. Никольский. – М.: Издательский центр «Академия», 2010. – 256 с.
3. Генетика / А.А.Жученко, Ю.Л.Гужов и др.; М.: КолосС, 2003. – 480.
4. Голубев А.К., Скробач Н.В., Забелина, СПб.: СПГАУ, 1999. – 186 с.
5. Абрамова З.В. Практикум по генетике. – М.: Агропромиздат, 1992. – 224 с.