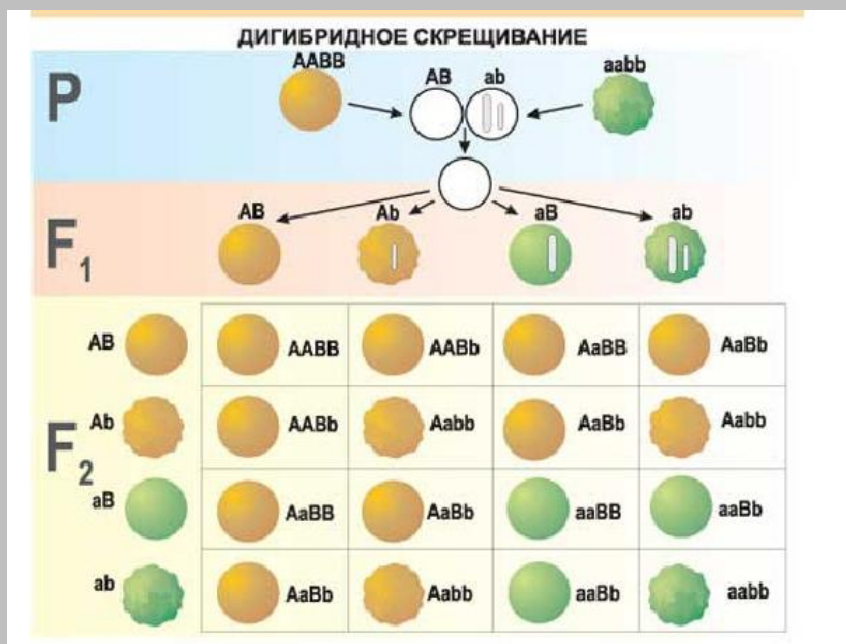




## УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКОЕ ПОСОБИЕ ПО КУРСУ «ГЕНЕТИКА»



УДК 631.52

ББК 28.54

Г34

Под общей редакцией профессора, доктора сельскохозяйственных наук А.И.  
Войскового

**Авторский коллектив:**

ст. преподаватель, кандидат сельскохозяйственных наук *И. А. Донец*

доцент, кандидат сельскохозяйственных наук *Н.С. Чухлебова*

доцент, кандидат сельскохозяйственных наук *А.С. Голубь*

**Рецензенты:**

профессор кафедры плодовоовощеводства и виноградарства, доктор  
с.-х. наук *И. П. Барабаш*;

профессор кафедры общего и мелиоративного земледелия, доктор  
с.-х. наук *Г. Р. Дорожко*

Генетика: учебно-методическое пособие / И. А. Донец, Н.С. Чухлебова,  
А.С. Голубь / Под общей редакцией А.И. Войскового; Ставропольский  
государственный аграрный университет. – **Ставрополь: АГРУС, 2017.** - 95 с.

ISBN 978-5-9596-0620-6

Содержит материалы для самостоятельной подготовки бакалавров по направлениям «Агрономия», «Плодоовощеводство», «Защита растений» по курсу Генетика: вопросы и задания для самоконтроля, вопросы для экзамена, глоссарий. Рассмотрен один из основных методов генетики – моделирование элементарных генетических процессов. Учебно-методическое пособие также представляет интерес и для других агробиологических специальностей.

.....Для студентов очной формы обучения.....

УДК 631.52

ББК 28.54

ISBN 978-5-9596-0620-6

© Авторский коллектив, 2017

© ФГБОУ ВО Ставропольский государственный  
аграрный университет, 2017

## Оглавление

Введение	
<b>Раздел 1. Материальные основы наследственности</b> Тема 1. Строение и морфологические типы хромосом. Кариотипы культурных растений Тема 2. Цитологические основы бесполого размножения. Митоз Тема 3. Цитологические основы полового размножения. Мейоз Тема 4. Цитогенетика полового размножения Тема 5. Моделирование биосинтеза белка в клетке	
<b>Раздел 2. Гибридологический анализ. Закономерности наследования при внутривидовой гибридизации</b> Тема 6. Моделирования наследования менделирующих признаков Тема 7. Дрозофила, как объект изучения закономерностей наследственности и изменчивости. Тема 8. Типы скрещиваний. Тема 9-10. Моделирование ди и полигибридного наследования	
<b>Раздел 3. Наследование признаков при взаимодействии генов</b> Тема 11. Типы взаимодействия аллельных генов Тема 12. Типы взаимодействия неаллельных генов	
<b>Раздел 4. Закономерности сцепленного наследования</b> Тема 13. Наследование признаков, сцепленных с полом Тема 14. Полное аутосомное сцепление Тема 15. Сцепленное наследование генов. Кроссинговер	
<b>Раздел 5. Статистический характер расщепления</b> Тема 16. Использование критерия оценки $\chi^2$ (хи-квадрат) для проверки гипотезы наследования	
<b>Раздел 6. Генетика популяций</b> Тема 17. Генетические процессы в популяциях	
Вопросы к экзамену	
Глоссарий	
Литература	

## ВВЕДЕНИЕ

В реализации программы продовольственной безопасности Российской Федерации важное место занимает генетика - наука о наследственности и изменчивости организмов. Как ведущая методологическая биологическая наука, генетика является важнейшей теоретической и практической дисциплиной, которая серьезно влияет на современное развитие производительных сил общества, связанных с сельским хозяйством. Явления, которые она исследует, интересны и значимы во всех сферах жизнедеятельности человека. Овладеть генетикой для бакалавра сельского хозяйства совершенно необходимо: это даст возможность познать методы управления наследственностью и изменчивостью для получения нужных человеку форм организмов и в целях управления их индивидуальным развитием.

Генетика является теоретической основой селекции, а сорта и гибриды на современном этапе развития сельскохозяйственного производства - один из основных факторов интенсификации земледелия.

На современном этапе селекции особое внимание обращается на активизацию работ по использованию биотехнологии и генной инженерии, в создании и внедрении в производство новых высокопродуктивных сортов и гибридов сельскохозяйственных культур.

Бакалавр сельского хозяйства должен знать генетическую природу сорта (гибрида) и на ее основе разрабатывать сортовую агротехнику, комплекс мер по защите растений от болезней, вредителей и других неблагоприятных факторов окружающей среды.

Использование генетических знаний и методов очень важно в охране окружающей среды и здоровья человека. В окружающей среде за счет техногенных процессов происходит постоянное увеличение влияния физических и химических мутагенных факторов на загрязнение среды обитания человека. Большую опасность представляют химические вещества, используемые в сельскохозяйственном производстве, в связи с их повседневным действием через пищу, воду и воздух. Мутагены изменяют генетический материал человека (растений, животных), вызывая тяжелые наследственные болезни. Кроме того, они провоцируют появление форм, вредных для высших организмов. Возникают, например, новые формы вирусов, бактерий и грибов, поражающих растения, животных и человека. Эволюция жизни на земле становится все больше зависимой от хозяйственной деятельности человека. Для познания механизма эволюционного процесса, предсказуемого управления индивидуальным развитием возделываемых растений, образованием хозяйственно-полезных форм и устранением вредных, необходимы четкие представления о сущности наследственности, причин появления новых наследственных свойств у организмов. Бакалавру сельского хозяйства нужны глубокие знания генетики.

# МАТЕРИАЛЬНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

## Тема.1. Строение и морфологические типы хромосом. Кариотипы культурных растений

Основные структурные элементы клетки представляют собой материальную основу наследственности, которая обеспечивает преемственность между поколениями. Главная роль в этом принадлежит хромосомам в которых записана генетическая программа развития организма.

Хромосомы – элементы клеточного ядра, состоящие из ДНК и белков-являются основными носителями наследственной информации организма.

В 80-х годах 19 века в ядрах клеток эукариот открыты нитевидные структуры, названные в 1888 году немецким ученым В. Вальдейером – хромосомами.

Хромосомы каждого вида растений свои морфологические особенности и определенные размеры. Строение хромосом лучше всего выявляется в метафазе митоза, когда они укорочены и расположены в экваториальной плоскости.

Хромосомы прокариот представляют собой замкнутую в кольцо молекулу ДНК.

Хромосомы эукариот имеют нитевидную или палочкообразную форму и состоят из двух идентичных половинок – хроматид.

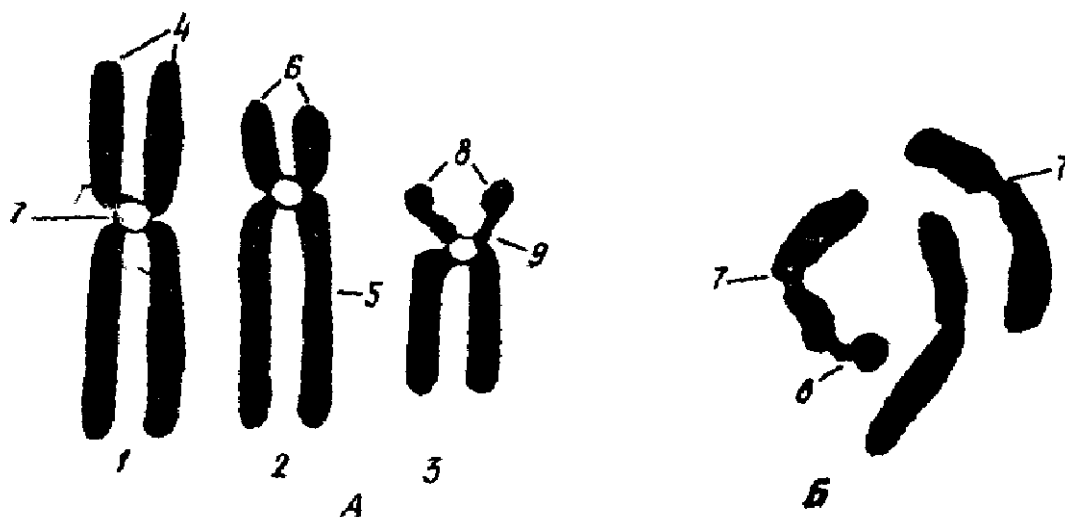


Рисунок 1. Морфологическое строение метафазных хромосом:

*А* - схематическое изображение основных типов хромосом, определяемых по положению центромеры; *Б* - хромосомы метафазной пластинки ржи;

*1* - метацентрическая; *2* - субметацентрическая; *3* - акроцентрическая спутничная;

*4* - хроматиды; *5* - длинное плечо; *6* - короткое плечо; *7* - центромера; *8* - спутник; *9* - нить спутника

Каждая метафазная хромосома состоит из двух хроматид, имеет определенную длину и обязательно центромеру к которой прикрепляется нить митотического веретена, обеспечивающая расхождение хроматид к полюсам клетки. Местоположение центромеры специфично для соответствующей хромосомы данного вида.

**Центромера** делит хромосому на два плеча и тем самым определяет ее форму. Центромера управляет перемещением хромосомы в делящейся клетке.

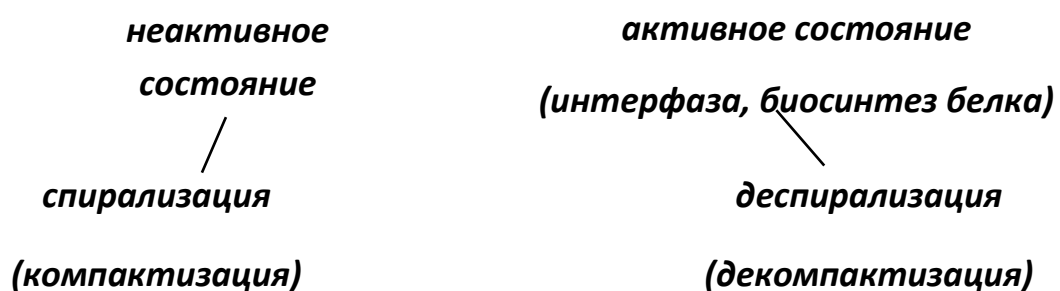
**Концевые участки – теломеры**, препятствующие слипанию хромосом.

**Спутником** называется сегмент хромосомы, отделенный от нее вторичной перетяжкой (нитью спутника).

Положение центромеры строго фиксировано и определяет морфологический тип хромосомы.

Г.А.Левитским в 1931 г. разработана методика описания морфологических хромосом. Форма хромосомы определяется отношением длины большего плеча к длине меньшего. Это отношение называется плечевым индексом ( $I^b$ ). Если центромера расположена посередине хромосомы и плечевой индекс  $I^b=1...1,9$ , хромосома называется метацентрической (М). Если плечевой индекс  $I^b=2,0...4,9$ , то хромосома называется субметацентрической (S), а если  $I^b$  более 5, то акроцентрической (А). Хромосомы, у которых  $I^b$  более 8, а короткое плечо напоминает шаровидное тело, называются телоцентрическими (головчатými).

В разные периоды клеточного цикла хромосомы изменяют свои размеры.



**Гетерохроматиновые зоны** (неактивные). **Эухроматиновые зоны** (активные).

**Кариотип** – специфический для определенного вида по числу и структуре набор хромосом в соматических клетках хромосомы представлены гомологичными парами (генетически и морфологически идентичны) число хромосом в соматической клетке диплоидное (**2n**)

В половых клетках из каждой пары представлена одна хромосома. Их число гаплоидное ( $n$ ).

**Число хромосом у основных видов культурных растений**

Вид	Число хромосом в клетках	
	половых ( $n$ )	соматических ( $2n$ )
<b>Полевые культуры</b>		
Пшеница однозернянка - <i>Triticum monococcum</i> L.	7	14
” твердая — <i>Triticum durum</i> Desf.	14	28
” мягкая - <i>Triticum aestivum</i> L.	21	42
Рожь культурная - <i>Secale cereale</i> L.	7	14
Овес посевной - <i>Avena sativa</i> L.	21	42
Ячмень двурядный — <i>Hordeum distichon</i> L.	7	14
” многорядный — <i>Hordeum vulgare</i> L.	7	14
Кукуруза — <i>Zea mays</i> L.	10	20
Просо обыкновенное - <i>Panicum miliaceum</i> L.	18	36
Рис посевной - <i>Oryza sativa</i> L.	12	24
Гречиха культурная - <i>Fagopyrum esculentum</i> Moench.	8	16
Горох посевной - <i>Pisum sativum</i> L.	7	14
Бобы конские - <i>Vicia faba</i> L.	6	12
Фасоль обыкновенная - <i>Phaseolus vulgaris</i> L.	11	22
Нут — <i>Cicer arietinum</i> L.	8	16
Чечевица — <i>Lens esculenta</i> Moench.	7	14
Вика посевная - <i>Vicia sativa</i> L.	6	12
” мохнатая - <i>Vicia villosa</i> Roth.	7	14
Подсолнечник культурный — <i>Helianthus annuus</i> L.	17	34
Соя культурная - <i>Glycine hispida</i> Maxim.	19,20	38,40
Арахис подземный - <i>Arachis hypogaea</i> L.	20	40
Кунжут — <i>Sesamum indicum</i> L.	13	26.
Горчица белая - <i>Sinapis alba</i> L.	12	24
Лен обыкновенный, долгунец — <i>Linum usitatissimum</i> L.	16, 15	32,30
Конопля культурная - <i>Cannabis sativa</i> L.	10	20
Хлопчатник травянистый, гуза — <i>Gossypium herbaceum</i> L.	13	26
Хлопчатник обыкновенный — <i>Cossypium hirsutum</i> L.	26	52
<b>Овощные культуры</b>		
Томат <i>Lycopersicum esculentum</i> Mill	12	24



Баклажан - <i>Solanum melongena</i> L.	12	24
Огурец - <i>Cucumis sativus</i> L.	7	14
Тыква гигантская — <i>Cucurbita maxima</i> Duch.	20	40
Капуста кочанная — <i>Brassica oleracea</i> L.	9	18
Морковь - <i>Daucus carota</i> L.	9	18
<b>Плодовые культуры</b>		
Яблоня культурная - <i>Malus domestica</i> Borkh.	17	34
Груша обыкновенная - <i>Pyrus communis</i> L.	17	34
Абрикос — <i>Armeniaca vulgaris</i> Lam.	8	16
Вишня обыкновенная - <i>Cerasus vulgaris</i> Mill	16	32
Клубника - <i>Fragaria moschata</i> Duch.	21	42

Изображение хромосом исследуемого растения, полученное с одной метафазной пластинки, либо с помощью рисовального аппарата, в виде микрофотографии, называется кариотипом, или метафазной пластинкой. Вырезанные из микрофотографии и упорядоченно расположенные хромосомы принято называть кариограммой.



Рисунок 2. Хромосомы ржи ( $2n=14$ )

## Вопросы для самопроверки

1. Что такое хромосома? Что является функциональным веществом хромосомы?
2. Расскажите о структуре и функциях хромосом. Почему они видны только в делящейся клетке?
3. В какой фазе митоза наиболее четко проявляются морфологические особенности строения хромосом?
4. Может ли функционировать хромосома без центромеры или при наличии двух центромер?
5. На какие морфологические типы делятся хромосомы в зависимости от положения центромеры?
6. Что такое вторичная перетяжка, спутник?
7. Какие участки хромосомы называются теломерными?
8. В чем различие между эухроматиновыми и гетерохроматиновыми участками хромосом?
9. Какие хромосомы называются политенными? В каких органах и тканях животных и покрытосеменных растений обнаружены политенные хромосомы?
10. В чем различие хромосом у прокариот и эукариот?
11. Что такое кариотип и в чем его видовая специфичность?
12. Какие хромосомы называются парными или гомологичными?
13. Какие клетки эукариот содержат диплоидный набор хромосом? Как он обозначается?
14. Какие клетки эукариот содержат гаплоидный набор хромосом? Как он обозначается?
15. Как представлены гомологичные хромосомы в диплоидном и гаплоидном наборе хромосом?

## Тема 2. Цитологические основы бесполого размножения. Митоз

**Митоз** – не прямое деление клеток, в результате которого происходит сначала удвоение, а затем равномерное распределение наследственного материала между двумя вновь образующимися клетками. При моделировании митоза необходимо четко представлять изменение числа хромосом и хроматид, которые являются материальными носителями генетической информации.

Соматические клетки делятся путем митоза. Митоз обеспечивает рост тканей и органов. Митоз обеспечивает видовое постоянство числа хромосом.

Период от одного деления соматической клетки до другого называется митотическим циклом. В процессе митотического цикла происходит сначала удвоение, а затем равномерное распределение наследственного материала, заключенного в хромосомах, между двумя вновь образующимися дочерними клетками.

В результате митоза из одной материнской клетки образуются 2 дочерние. Ядро каждой дочерней клетки имеет, как правило, такой же набор хромосом, какой был в исходной материнской клетке.

**Интерфаза.** Состояние клетки между двумя делениями называется интерфазой. В интерфазе ядро имеет шаровидную или эллипсоидную форму и сравнительно гомогенное строение. В нем бывают хорошо видны оболочка, одно или несколько ядрышек. В интерфазе осуществляется подготовка клетки к митозу, протекают сложные биохимические процессы: репликация (удвоение) молекул ДНК, синтез белков, ферментов и других веществ, необходимых для прохождения митоза.

В интерфазе различают 3 периода:

$G_x$  - пресинтетический;

$S$  - синтетический, на котором происходит репликация ДНК;

$G_2$  — постсинтетический.

В процессе митоза различают 4 последовательно идущие фазы: профазу, метафазу, анафазу и телофазу.

**Профаза.** Различают раннюю и позднюю профазы. На ранней профазе ядро клетки сохраняет тот же вид, что и в интерфазе, но в нем проявляются хромосомы в виде тонких хроматиновых нитей. В поздней профазе усиливается спирализация хроматиновых нитей, в результате чего они приобретают форму, присущую хромосомам данного вида, становятся более плотными и короткими. Каждая хромосома состоит из двух скрученных хроматид, соединенных в центромерном районе. В конце профазы начинается распад ядерной оболочки и исчезает ядрышко.

( $2n$  - хромосом,  $4n$  – хроматид)

**Метафаза.** Началом метафазы (прометафазой) принято считать момент, когда полностью исчезают ядрышко и ядерная оболочка. В этой фазе хромосомы располагаются на экваторе клетки в одной плоскости, образуя так называемую

метафазную (экваториальную) пластинку. Центромера каждой хромосомы располагается строго в плоскости экватора клетки, а плечи хромосом бывают вытянутыми более или менее параллельно нитям веретена. В метафазе хорошо выявляются морфологическое строение и величина каждой хромосомы.

**(2n - хромосом, 4n –хроматид)**

**А н а ф а з а.** Фаза начинается с одновременного деления центромер всех хромосом данной клетки. После деления центромер хроматиды каждой хромосомы отделяются одна от другой и расходятся к противоположным полюсам клетки. В это время их уже следует называть сестринскими (дочерними) хромосомами. Все сестринские хромосомы начинают двигаться к полюсам одновременно. В первую очередь отталкиваются центромерные участки хромосом, а затем конечные (теломерные) участки плеч. Если хромосома по какой-либо причине утратила центромеру, то она теряет способность ориентированного перемещения к полюсу и нарушает картину нормального течения анафазы. Фрагменты такой хромосомы могут сохраниться в клетке только в том случае, если они присоединятся к другой хромосоме, имеющей центромеру. Если этого не произойдет, фрагменты хромосом в телофазе имеют вид микроядер.

Движение сестринских хромосом в анафазе происходит очень быстро при взаимодействии двух процессов: сокращения тянущих нитей веретена, связывающих их с полюсами клетки, и удлинения опорных нитей веретена, соединяющих оба полюса.

**(4n - хромосом, 4n –хроматид)**

**Телофаза.** В начале телофазы заканчивается движение сестринских хромосом и в клетке начинаются структурные преобразования. Хромосомы деспирализуются и утрачивают видимую индивидуальность. Образуется ядро, окруженное оболочкой; восстанавливаются ядрышки в том же количестве, в каком они были в ядре материнской "клетки; происходит постепенное разделение всего содержимого клетки. **(2n - хромосом, 2n –хроматид)**

Деление ядра – **кариокинез**. Процесс образования двух новых клеток называется – **цитокинез**.

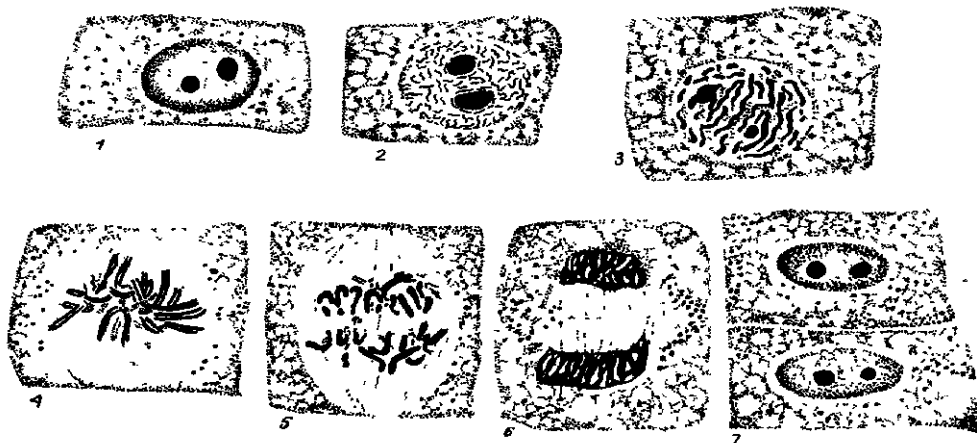


Рисунок . Митоз в клетках корешка лука:

1 – интерфаза (И); 2,3 – профаза (П); 4 – метафаза (М); 5 – анафаза (А); 6 – телофаза (Т); 7 – цитокенез (Ц)

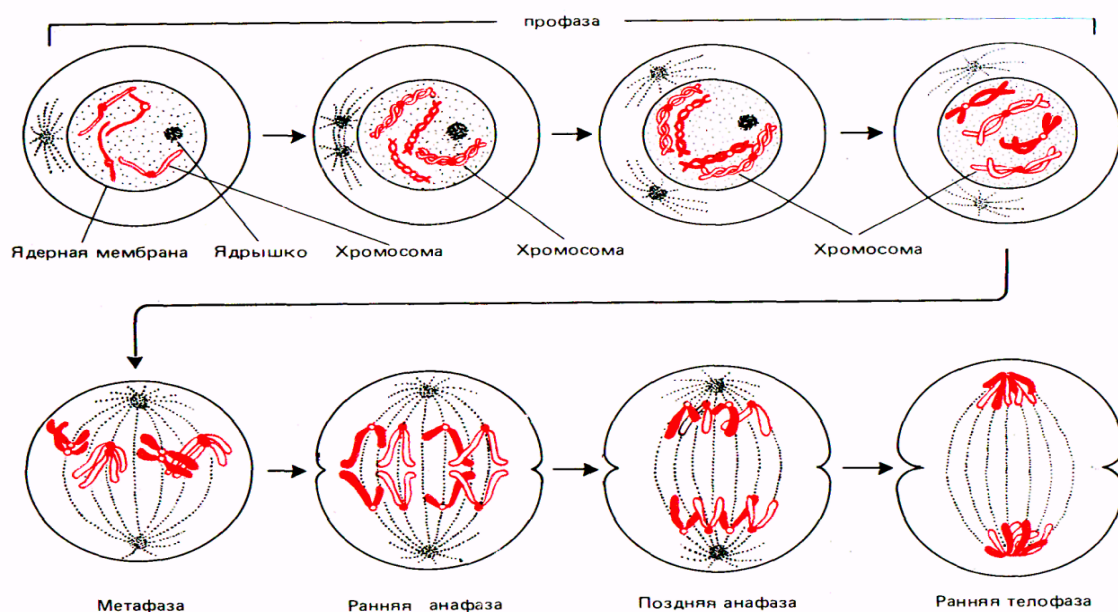


Рисунок . Схематическое изображение стадий митоза между двумя последовательными митозами клетка находится в состоянии интерфазы

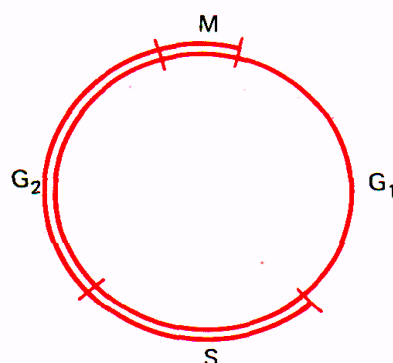


Рисунок . Схема клеточного цикла

Показателем митотической активности является митотический индекс (MI). Его определяют отношением числа клеток, находящихся в митозе (M), к общему числу клеток на данном участке ткани (N), и выражают в процентах или в промилле (‰):

$$MI\% = \frac{M}{N} 1000$$

## Вопросы для самопроверки

1. Что такое митотический или клеточный цикл?
2. Какая фаза митотического цикла называется интерфазой?
3. Из каких фаз состоит митоз?
4. К началу какой фазы хромосомы состоят из двух хроматид?
5. На каких фазах митотического цикла в клетке видны хромосомы при увеличении светового микроскопа.
6. В чем заключается механизм изменения величины хромосом в течение митотического цикла?
7. Строение и функции ахроматинового веретена. В какие фазы митоза формируется веретено деления?
8. Как осуществляется перемещение хромосом в клетке во время митоза?
9. В какой фазе митоза хромосомы располагаются в экваториальной плоскости?
10. Что такое метафазная пластинка?
11. В какой фазе митоза делятся центромеры и освобождаются хроматиды? Что такое дочерние и сестринские хромосомы?
12. В какой фазе митоза происходит удвоение числа хромосом?
13. Сколько дочерних клеток образуется в результате митоза? Почему они характеризуются идентичными наборами хромосом?
14. Какие клетки делятся путем митоза? В основе размножения какой группы растений лежит митоз?
15. Какие особенности и отличия амитоза и эндомитоза от митоза?  
При моделировании митоза необходимо четко представлять суть процессов, определяющих поведение хромосом при образовании дочерних клеток.

### **Пример: У подсолнечника культурного $2n = 34$ .**

1. Сколько хроматид содержится в клетке стебля подсолнечника в конце интерфазы?
2. Сколько хромосом содержится в клетке листа подсолнечника в анафазе?
3. Сколько хромосом содержится в каждой из дочерних клеток зародышевого корешка подсолнечника в конце телофазы?
4. В каком периоде интерфазы хромосомы удваиваются?
5. В какой фазе митоза происходит реконструкция (восстановление) ядра?

Ответы: 1. 68; 2. 68; 3. 34; 4. В синтетическом (S); 5. В телофазе (T).

В процессе выполнения данного задания следует изучить и усвоить следующие вопросы: митотический цикл, периоды митотического цикла и процессы, происходящие в это время, митоз, фазы митоза, удвоение и передача в дочерние клетки генетической информации.

### Тема 3. Цитологические основы полового размножения. Мейоз.

**Мейоз** – особый тип непрямого деления ядра, при котором из диплоидных клеток образуются гаплоидные половые клетки – гаметы.

Мейоз состоит из двух последовательных делений: **редукционного** (осуществляется уменьшение вдвое числа хромосом) и **эквационного** (по типу митоза в гаплоидных клетках).

К началу мейоза хромосомы состоят из двух хроматид, что обеспечивается удвоением ДНК в премейотической интерфазе.

#### I деление – редукционное:

**Профаза I** (состоит из 5 стадий): **число хромосом  $2n$ ,  $4n$ -хроматид**  
Нарастающая спирализация хромосом.

- **лептотена (стадия тонких нитей)** – спирализация хромосом, приобретающие нитевидную форму.

- **зиготена (стадия парных нитей)** – конъюгация (сближение) гомологичных хромосом;

- **пахитена (стадия толстых нитей)** – образование бивалентов в составе двух гомологичных хромосом или четырех хроматид. Возможен **кроссинговер** – обмен гомологичными участками гомологичных хромосом;

- **диplotена (стадия двойных нитей)** – расхождение центромер хромосом, входящих в бивалент, появление **хиазм** (цитологическая метка), если **произошел кроссинговер**;

- **диакинез (через движение)** – хромосомы, входящие в бивалент удерживаются только концевыми участками. Четко видно, что каждый бивалент состоит из четырех хроматид – тетрада. Строится веретено деления, хромосомы бивалента прикрепляются центромерами к нитям веретена деления.

**Метафаза I:** **число хромосом  $2n$ ,  $4n$ -хроматид.** Завершается образование веретена деления. В экваториальной плоскости располагаются биваленты.

**Анафаза I:** **число хромосом  $2n$ ,  $4n$ -хроматид.** Гомологичные хромосомы, составляющие бивалент, расходятся к разным полюсам.

**Телофаза I:** число хромосом.  $n$ .  $2n$ - хроматид. Образуются два ядра, каждое из которых содержит из пары по одной гомологичной хромосоме. Окончательное расхождение хромосом к полюсам.

**Интеркинез** – удвоение (синтез) ДНК и редупликация хромосом не происходит и начинается второе деление мейоза.

### II деление – эквационное протекает быстро по типу митоза

**Профаза II:** число хромосом  $n$ .  $2n$  –хроматид. Спирализация хромосом, образование веретена деления.

**Метафаза II:** число хромосом  $n$ .  $2n$  –хроматид. В экваториальной плоскости располагаются хромосомы, образование веретена деления.

**Анафаза II:** к концу фазы число хромосом  $2n$ .  $2n$  –хроматид. Центромеры делятся, а хроматиды расходятся к полюсам.

**Телофаза II:** число хромосом  $n$ .  $n$  -хроматид. Образуются ядра и перегородки, образуются 4 клетки микро- или макроспоры), каждое из которых содержит гаплоидное ( $n$ ) число хромосом.

Таким образом, в мейозе происходят следующие процессы: редукция числа хромосом в клетках, конъюгация гомологичных хромосом, кроссинговер, случайное независимое расхождение гомологичных хромосом в дочерние клетки.

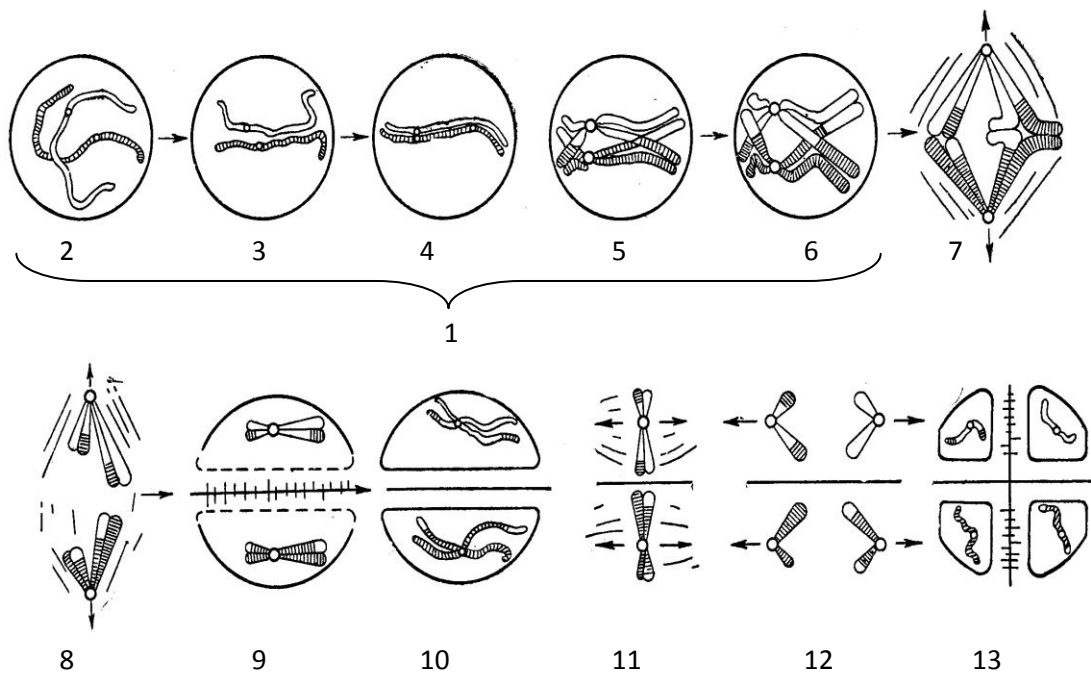


Рисунок 6. – Схема мейоза



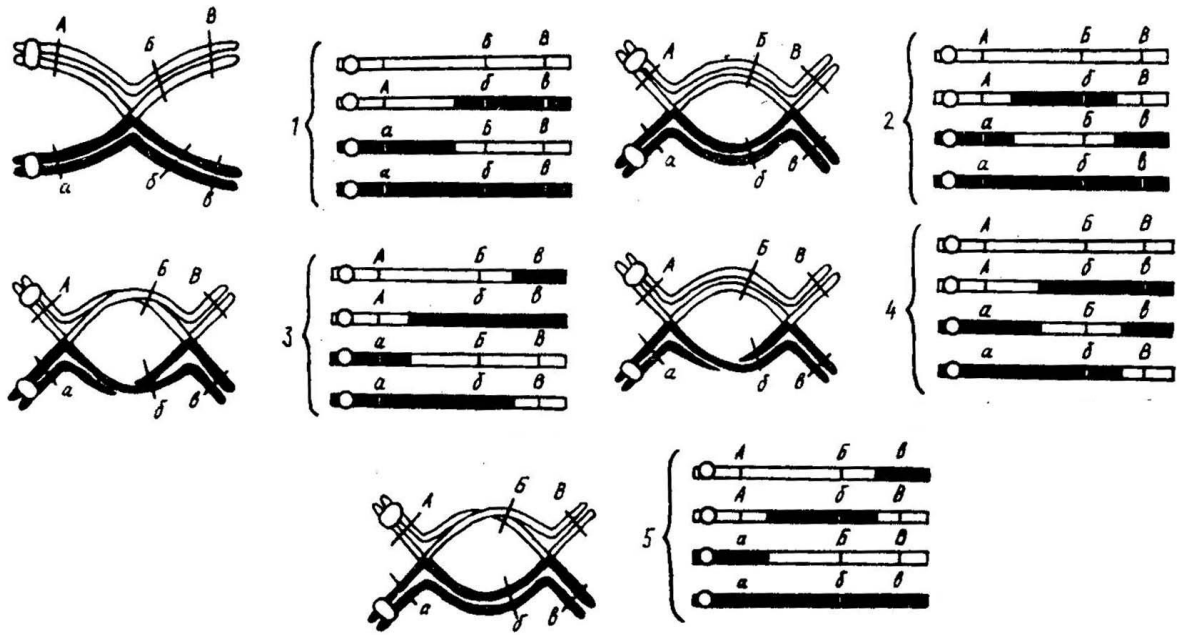


Рисунок 7. – Схематическое изображение типов кроссинговера

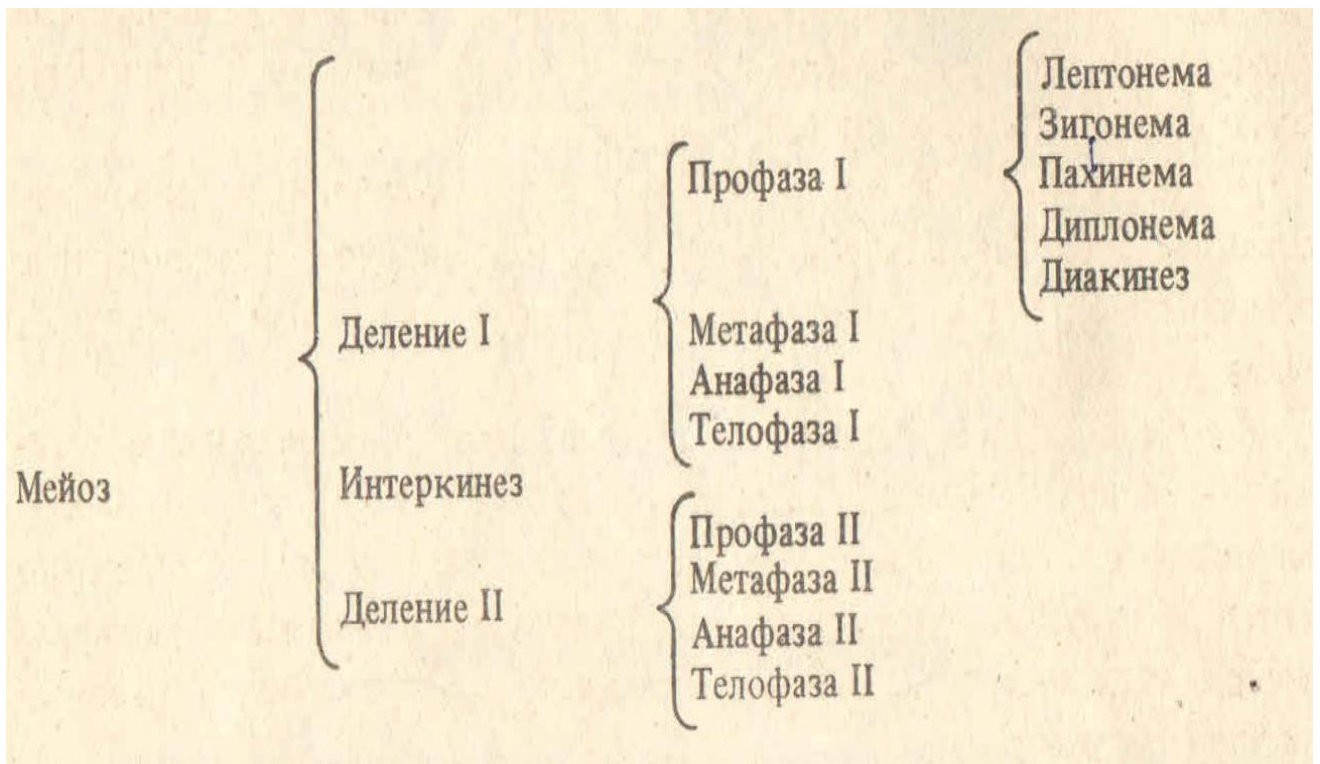


Рисунок 8. Схематичное изображение мейоза.

## Вопросы для самопроверки

1. Какой тип деления называется мейозом?
2. Из каких последовательных делений состоит мейоз? Какие изменения числа хромосом происходят в мейозе?
3. Из каких последовательных фаз состоит мейоз и в каких органах покрытосеменных растений он происходит?
4. Когда происходит синтез ДНК при мейозе?
5. Назовите стадии профазы I мейоза. Что происходит в этой фазе с хромосомами?
6. Чем отличается метафаза I от метафазы II?
7. Чем отличается анафаза I от анафазы II?
8. Верно ли утверждение, что в профазе I конъюгация может идти между любыми двумя хромосомами клетки?
9. В какой фазе мейоза возможны обмены участками гомологичных хромосом? Как называется этот процесс? О чем свидетельствует появление в диплоиде хиазм?
10. Чем обусловлено упорядоченное распределение хромосом среди дочерних клеток?
11. Верно ли утверждение, что исходная и дочерние клетки, образовавшиеся в результате мейоза, различаются только по числу хромосом?
12. Сколько хромосом образуют один бивалент? Сколько бивалентов образуется в клетке, если  $2n = 18$ ?
13. Какое максимальное количество материнских хромосом может содержать клетка в профазе II?
14. В чем сходство и различия мейоза и митоза?
15. В чем генетическое значение мейоза?

При моделировании мейоза необходимо четко представлять суть процессов, определяющих редукцию числа хромосом.

**Пример:** У подсолнечника культурного  $2n = 34$ . (в ответах приводить номер соответствующего рисунка 6, 7).

1. В какой фазе мейоза биваленты располагаются по экватору клетки?
2. В какой фазе мейоза происходит расхождение хроматид к противоположным полюсам?
3. Сколько хромосом содержится в клетке в анафазе I?
4. Сколько хромосом содержит клетка в профазе II?
5. Какой тип кроссинговера называется «единичный кроссинговер между хроматидами»?

**Ответы:** 1. Метафаза I, рис. 6-7; 2. Анафаза II, рис. 6-12; 3. 34; 4. 17; 5. рис. 7-1.

## Тема 4 . Цитогенетика полового размножения

В основе полового размножения лежат два процесса: образование гаплоидных половых клеток (гамет) и слияние отцовской и материнской половых клеток в процессе оплодотворения и образование зиготы. Зигота дает начало новому организму, сочетающему признаки и свойства, присущие родительским особям.

**В результате мейоза из клеток ( $2n$ ) спорогенной ткани образуются микроспоры ( $n$ ) и мегаспоры ( $n$ ).**

Путем митоза в гаплоидных клетках микроспоры формируют **мужской гаметофит** – пыльцевое зерно (рис. 8) и мужские гаметы – спермии, а мегаспоры – **женский гаметофит**: зародышевый мешок (рис. 9), и женские гаметы – яйцеклетки.

### Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита

На ранних этапах развития конуса нарастания происходит заложение тычиночных бугорков. В дальнейшем из верхней части этих бугорков развивается пыльник, а из нижней части этих бугорков – тычиночная нить. Вначале в четырех участках пыльника образуются крупные клетки мужского архиспория с большими ядрами и густой цитоплазмой. Затем археспориальные клетки делятся путем мейоза и образуется тетрада микроспор, четыре клетки, которой окружены общей оболочкой. После этого начинается процесс образования пыльцы, или микрогаметогенез. Оболочка, окружающая тетраду микроспор, распадается. Вокруг каждой микроспоры постепенно образуется по две оболочки: внутренняя (**интина**) и внешняя (**экзина**). Ядро переходит из центра к периферии клетки. Затем ядро делится по типу митоза и образуется две клетки: вегетативная (большая) и генеративная (малая). Далее происходит митотическое деление ядра генеративной клетки и образуется два спермия. На этом заканчивается образование мужского гаметофита (пыльцевого зерна, состоящего из **вегетативной клетки и двух спермиев – мужских гамет**).

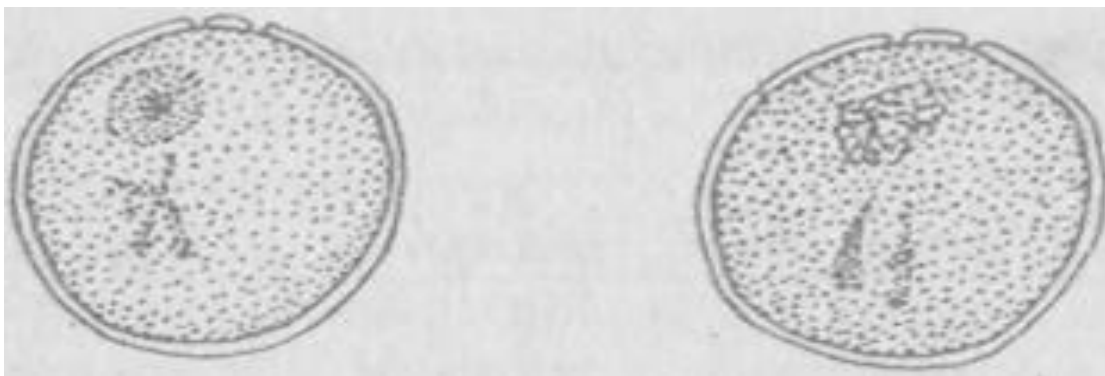


Рисунок 8. Строение пыльцевого зерна: пыльцевое зерно имеет две оболочки: внутреннюю (интина) и внешнюю (экзина); содержит вегетативное ядро ( $n$ ) и два спермия ( $n$ )

## Мегаспорогенез и развитие женского гаметофита

В завязи пестика образуется семяпочка. Вначале появляется небольшой бугорок, который увеличивается в размерах. Из верхней части бугорка образуется тело семяпочки (нуцеллус), а из нижней – ножка семяпочки (фуникулюс). По бокам нуцеллуса возникает специфические образования – покровы семяпочки, называемые интигументами. Они не срастаются на верхушке семяпочки и образуют пыльцевход (микропиле).

В дальнейшем закладывается крупная археспориальная клетка, которая делится путем мейоза, в результате которой образуется тетрада мегаспор (макроспор), в дальнейшем происходит дегенерация (отмирание) трех мегаспор и остается одна. Ядро этой клетки делится путем митоза и образуется двухъядерный зародышевый мешок. Далее происходит еще два митотических деления ядер зародышевого мешка и последовательно образуются четырехъядерный и восьмиядерный зародышевые мешки.

Затем от каждого полюса по одному ядру отходит к центру зародышевого мешка, где они обычно сливаются, образуя центральное ядро зародышевого мешка. Затем происходит образование клеток на противоположных концах зародышевого мешка, формируется яйцеклетка и две синергиды, три антиподы. На этом заканчивается формирование зародышевого мешка или женского гаметофита (яйцеклетка – женская гамета).

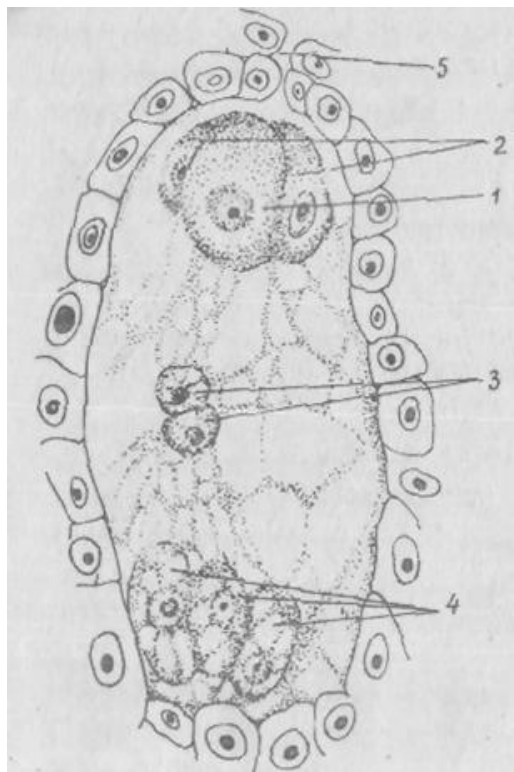


Рисунок 9. Клетки нормального восьмиядерного мешка или Polygonum типа

- 1). яйцеклетка –  $n$ ; 2). две синергиды –  $n$ ; 3). центральное (вторичное) ядро –  $2n$ ;
- 4). три антиподы –  $n$ ; 5). микропиле

## Принцип двойного оплодотворения

На рыльце пестика пыльцевое зерно прорастает пыльцевой трубкой через микропиле в зародышевый мешок:

один спермий ( $n$ ) сливается с яйцеклеткой ( $n$ ) и образуется зигота ( $2n$ ), из которой развивается зародыш семени ( $2n$ ),

**спермий ( $n$ ) + яйцеклеткой ( $n$ ) = зародыш семени ( $2n$ )**

второй спермий ( $n$ ) сливается с центральным ядром ( $2n$ ) и образуется триплоидное ядро ( $3n$ ), из которого развивается эндосперм семени ( $3n$ ).

**спермий ( $n$ ) + центральное ядро ( $2n$ ) = эндосперм семени ( $3n$ )**

### *Вопросы для самопроверки*

1. Что такое спорофит и гаметофит покрытосеменных растений? В чем основные отличия?
2. В чем заключаются процессы микроспорогенеза и микрогаметогенеза?
3. В чем заключаются процессы макроспорогенеза и макрогаметогенеза?
4. Каково строение зрелого пыльцевого зерна?
5. Охарактеризуйте все элементы зародышевого мешка.
6. Каковы генотипы клеток зародышевого мешка по сравнению с генотипом исходной материнской клетки мегаспоры?
7. Вторичное (центральное) ядро зародышевого мешка имеет диплоидный набор хромосом. Может ли оно быть гетерозиготным?
8. Чем представлена гаплофаза у покрытосемянных растений? Как называются половые клетки у таких растений?
9. В чем заключается процесс двойного оплодотворения у покрытосеменных растений?
10. Чем обусловлено явление ксенийности?
11. Что такое размножение? Чем отличается половое размножение от бесполого?
12. Известны ли формы полового процесса без оплодотворения?
13. Можно ли получить гибридное потомство при апомиксисе? Можно ли получить потомство у гибридов путем апомиксиса?
14. Что известно о нарушениях в гаметогенезе? Определите понятия «фертильность» и «стерильность».
15. В чем сущность оплодотворения и каково его основное значение?

**Пример: У вики посевной  $2n=12$ .**

1. Сколько хромосом содержится в яйцеклетке?
2. Сколько микроспор образуется из одной материнской клетки микроспоры?
3. Сколько хромосом содержит вторичное ядро зародышевого мешка?
4. Сколько хромосом содержится в спермии?
5. Сколько хромосом в зиготе?

**Ответы:** 1. 6; 2. 4; 3. 12; 4. 6; 5. 12.

## Тема 5. Моделирование биосинтеза белка в клетке

Носителем генетической информации, сосредоточенной в ядре клетки, является дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК). ДНК – уникальное химическое соединение, не имеющее аналогов: она способна к самовоспроизведению, отличается стабильностью в пределах жизни клетки и генетической непрерывностью при размножении клеток. Количество ДНК, приходящееся на клетку для организмов одного вида, является величиной постоянной. В соматических клетках количество ДНК в два раза превосходит количество ДНК в ядрах половых клеток. Благодаря чередованию четырех азотистых оснований молекулы ДНК бесконечно разнообразны.

Молекула ДНК - сложный биологический полимер, состоит из более простых соединений - нуклеотидов. В состав нуклеотидов ДНК входят:

остаток фосфорной кислоты (Ф), пентозный сахар - дезоксирибоза (Д) и одного из четырех азотистых оснований. Два из них пуриновые - аденин (А), гуанин (Г) и два пиримидиновых - тимин (Т) и цитозин (Ц).

Схематически строение нуклеотидов выглядит так:

Ф - Д	Ф - Д	Ф - Д	Ф - Д
I	I	I	I
А	Г	Т	Ц
адениновый	гуаниновый	timiновый	цитозиноный
(А)	(Г)	(Т)	(Ц)

Нуклеотиды называются по входящим в их состав азотистым основаниям и обозначаются начальными буквами их названий.

Молекула ДНК имеет сложную структурную организацию, содержащую две полинуклеотидные цепи. Эти цепи закручены вокруг общей оси в двойную спираль, витки которой если смотреть вдоль оси спирали, идут по часовой стрелке. В основе формирования двойной спирали лежит **принцип комплементарности**: аденин всегда спаривается с тимином, а гуанин с цитозином. Таким образом, каждая пара связанных оснований содержит по одному пуриновому и одному пиримидиновому основаниям. Такая специфичность определяется структурной конфигурацией оснований и их способностью образовывать водородные связи:



Рибонуклеиновые кислоты состоят из рибонуклеотидов, в состав которых входят остаток фосфорной кислоты (Ф), сахар рибоза (Р), пуриновые – аденин (А), гуанин (Г) и пиримидиновые – урацил (У) и цитозин (Ц) основания.

Нуклеотиды РНК:

Ф - Р	Ф - Р	Ф - Р	Ф - Р
I	I	I	I
А	Г	У	Ц
адениновый	гуаниновый	урациловый	цитозиновый
(А)	(Г)	(У)	(Ц)

Урацил комплементарен аденину. (У---А)

В основе проявления наследственных свойств и признаков организмов лежит взаимодействие белковых молекул. Белки – биологические полимеры, мономерами которых являются двадцать аминокислот. Последовательность нуклеотидов в молекуле ДНК, определяющая последовательность аминокислот в молекуле синтезируемого белка, называется генетическим кодом.

Перенос генетической информации, заключенной в генетическом коде, в цитоплазму к месту синтеза белка, осуществляется информационной РНК. Аминокислоты кодируются триплетами азотистых оснований, составляющими

и-РНК (АДА, АГЦ, УУГ и т.д).

Триплет кодирующих оснований, определяющих включение в полипептидную цепь определенной аминокислоты, называется кодоном. Одна и та же аминокислота может кодироваться несколькими кодонами. Это явление получило название вырожденности кода. Кодоны УАА – охра, УАГ – амбер, УГА – опал являются терминаторами синтеза, т.е. определяют окончание синтеза полипептидной цепи. Кодоны АУГ и ГУГ (только у прокариот) называются инициаторами синтеза.

Для процессов синтеза белка большое значение имеет транспортная РНК



(т-РНК). Она также имеет одностороннюю структуру. Имеется 20 разных т-РНК, каждая из которых приносит в рибосому специфическую аминокислоту. Упорядоченность процесса последовательного включения отдельных аминокислот в полипептидную цепь обеспечивается тем, что молекулы т-РНК, несущие данную аминокислоту, имеют аппарат узнавания нужного кодона в молекуле и-РНК. Этот триплет получил название антикодона. Нуклеотиды антикодона комплементарны нуклеотидам и-РНК. При комплементарности антикодона т-РНК с основаниями и-РНК, которая служит матрицей для синтеза белка, аминокислота включается в полипептидную цепь на рибосомах.

Информация, которую несет и-РНК от ДНК к месту синтеза белка на полирибосому, определяет последовательность аминокислот во всех белках. А процесс переноса генетической информации, реализующейся при синтезе белка, называется трансляция.

**Пример:** Матричная цепочка ДНК имеет следующее чередование нуклеотидов: А – Г – Г – Ц – А – Т – Т – Ц – Г – Ц – Г – А... Произведите репликацию, транскрипцию и трансляцию генетической информации. Как изменится состав и последовательность аминокислот в синтезируемом белке, если в данной цепочке ДНК произойдет мутация – вставка нуклеотида Г между шестым и седьмым нуклеотидами?

Кодоны (триплеты) и-РНК, соответствующие каждой из 20-ти аминокислот, указаны в таблице 2.

*Решение задачи:*

1. Строим смысловую цепь, комплементарную матричной цепочке ДНК:

Матричная цепь                    ДНК    А – Г – Г – Ц – А – Т – Т – Ц – Г – Ц – Г – А

Смысловая цепь                    Т – Ц – Ц – Г – Т – А – А – Г – Ц – Г – Ц – Т

2. Производим транскрипцию с матричной цепочки ДНК и, пользуясь генетическим кодом, - трансляцию:

ДНК – матрица    А – Г – Г – Ц – А – Т – Т – Ц – Г – Ц – Г – А

и-РНК    У – Ц – Ц – Г – У – А – А – Г – Ц – Г – Ц – У

Белок:    серин – валин – серин – аланин

3. Если произойдет вставка нуклеотида Г между шестым и седьмым нуклеотидами в ДНК, то изменится и-РНК. В соответствии с этим изменится состав и последовательность аминокислот в молекуле белка:

ДНК – матрица    А – Г – Г – Ц – А – Т – Г – Т – Ц – Г – Ц – Г – А

и-РНК    У – Ц – Ц – Г – У – А – Ц – А – Г – Ц – Г – Ц – У

Белок:    серин – валин – глутамин – аргинин

Таблица 2 – Генетический код

Аминокислоты	Кодоны					
	1	2	3	4	5	6
Фенилаланин	УУУ	УУЦ				
Лейцин	УУА	УУГ	ЦУУ	ЦУЦ	ЦУА	ЦУГ
Изолейцин	АУУ	АУЦ	АУА			
Метионин	АУГ					
Валин	ГУУ	ГУЦ	ГУА	ГУГ		
Серин	УЦУ	УЦЦ	УЦА	УЦГ	АГУ	АГЦ
Пролин	ЦЦУ	ЦЦЦ	ЦЦА	ЦЦГ		
Треонин	АЦУ	АЦЦ	АЦА	АЦГ		
Аланин	ГЦУ	ГЦЦ	ГЦА	ГЦГ		
Тирозин	УАУ	УАЦ				
Гистидин	ЦАУ	ЦАЦ				
Глутамин	ЦАА	ЦАГ				
Аспарагин	ААУ	ААЦ				
Аспарагиновая кислота	ГАУ	ГАЦ				
Лизин	ААА	ААГ				
Глутаминовая кислота	ГАА	ГАГ				
Цистеин	УГУ	УГЦ				
Триптофан	УГГ					
Аргинин	ЦГУ	ЦГЦ	ЦГА	ЦГГ	АГА	АГГ
Глицин	ГГУ	ГГЦ	ГГА	ГГГ		
Охра	УАА*					
Амбер	УАГ					
Опал	УГА					

\*- охра, амбер, опал – условные названия бессмысленных триплетов.

### Контрольные задания

1. Пользуясь кодами наследственности определить, какие аминокислоты кодируются следующими триплетами: ТТТ; ЦТТ; АТА; ААГ; ТГЦ.

2. Какова последовательность нуклеотидов в составе гена, кодирующего белок, молекула которого состоит из следующих аминокислот: лейцин, фенилаланин, метионин, тирозин, глицин?

3. Пользуясь кодами наследственности определить, какие аминокислоты кодируются следующими триплетами: ЦАТ, ГАЦ, ЦЦА, ТГЦ, ГГГ.

4. Какова последовательность нуклеотидов в составе гена, кодирующего белок, молекула которого состоит из следующих аминокислот: глутамин, триптофан, аспарагин, серин, лейцин?

5. Какова последовательность нуклеотидов в составе гена, кодирующего белок, молекула которого состоит из следующих аминокислот: лейцин, валин, глицин, серин, фенилаланин?

## РАЗДЕЛ 2. ГИБРИДОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ. ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИ ВНУТРИВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ

### Тема 6. Моделирования наследования менделирующих признаков

**Моногибридное скрещивание.** Основы генетической символики были заложены Г. Менделем, который для обозначения признаков применял буквенное обозначение. Доминантные признаки (гены) были обозначены заглавными буквами латинского алфавита А, В, С и т.д., рецессивные – прописными буквами а, в, с и т.д. Буквенная символика, предложенная Г. Менделем, позволила в алгебраической форме выразить законы наследования признаков.

Для обозначения скрещиваний принята следующая символика. Родители обозначаются латинской буквой Р, затем рядом записывают их генотипы. Женский пол обозначают ♀, мужской - ♂. Между родителями ставят знак "х", обозначающий скрещивание. Генотип материнской особи пишут на первом месте, а отцовской - на втором.

При генетическом анализе скрещивания ниже генотипов родителей выписывают все типы гамет. Первое поколение обозначается  $F_1$  (filialis- дети), второе поколение –  $F_2$  и т.д. Рядом записывают генотипы потомков. Потомство от скрещивания двух особей с различными признаками называют гибридным, а отдельную особь – гибридом.

Факторы наследственности получили название генов. Совокупность генов, характеризующих данный организм, составляет его генотип. Признаки, определяемые генотипом, есть фенотип организма. Гены могут существовать в двух (или более) состояниях, т.е. один и тот же ген может по-разному влиять на проявление признака (фенотип). Эти состояния генов называется аллелями или аллельными генами. Организмы, содержащие две одинаковые аллели, называются гомозиготными или гомозиготами (АА или аа). Гаметы, клетки которых имеет две различные аллели, именуется гетерозиготными или гетерозиготами (Аа). Соматические клетки организма несут по два аллельных гена, а половые клетки – гаметы из пары аллельных генов получают только один ген.

Эффект проявления у гибридов одного из двух контрастирующих (альтернативных) признаков Г.Мендель назвал доминированием, а сам признак – доминантным. Признак, не обнаруживавшийся у гибридов первого поколения, получил название рецессивного. В связи с этим, доминантным геном считают тот, который контролирует развитие доминантного признака, а рецессивным геном тот, который контролирует развитие рецессивного признака.

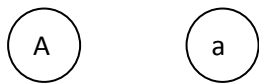
Для сокращения записи фенотипа пользуются фенотипическим радикалом – это та часть генотипа, которая определяет фенотип. Фенотипический радикал

доминантного признака имеет вид А-, т.к. для того чтобы проявился доминантный признак, достаточно присутствие одной доминантной аллели, а вместо второй – доминантной или рецессивной, можно поставить прочерк. Фенотипический радикал рецессивного признака содержит обе рецессивных аллели аа, т.к. для проявления рецессивного признака рецессивный ген должен находиться в гомозиготном состоянии.

Скрещивание, при котором родители отличаются по одной паре альтернативных признаков, называется моногибридным. Анализ результатов скрещивания начинают с определения генотипов родителей. Родители имеют два идентичных доминантных или рецессивных гена, поскольку представляет собой нерасщепляющиеся константные линии:

P ♀ AA x ♂ aa

Гаметы

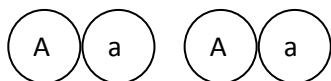


F<sub>1</sub> Aa – генотип - гетерозигота,

фенотип - доминантный признак.

Для того, чтобы получить гибриды F<sub>2</sub>, следует скрестить между собой гибриды F<sub>1</sub>:

♀ Aa x ♂ Aa



Для анализа ожидаемых результатов F<sub>2</sub> заполняют решетку Пеннета. По левой вертикали располагаются женские гаметы, по верхней горизонтали – мужские.

♀/♂	A	a
A	AA	Aa
a	Aa	aa

В F<sub>2</sub> наблюдается расщепление и по генотипу и по фенотипу. Расщепление по генотипу: 1AA : 2Aa : 1aa

AA – гомозигота доминантная, Aa – гетерозигота, aa – гомозигота рецессивная.

Расщепление по фенотипу : 3А- – доминантный признак : 1аа –рецессивный признак

Приведенная схема поясняет первый и второй законы Менделя:

1. Закон единообразия гибридов первого поколения
2. Закон расщепления гибридов второго и последующих поколений.

**Пример:** От скрещивания двух сортов овса, один из которых раннеспелый, а другой позднеспелый, в F<sub>1</sub> получили 93 растения (все они были раннеспелыми). В F<sub>2</sub> было получено 804 растения.

1. Сколько типов гамет может образовать растение позднеспелого сорта?
2. Сколько типов мужских гамет может образовать растение F<sub>1</sub>?
3. Сколько генотипических классов может быть в F<sub>2</sub>?
4. Сколько растений F<sub>2</sub> будут раннеспелыми?
5. Сколько позднеспелых растений F<sub>2</sub> будут давать нерасщепляющееся потомство?

По характеру проявления признака у гибрида F<sub>1</sub> устанавливаем доминирование раннеспелости.

А – раннеспелый, аа – позднеспелый.

Записываем схему скрещивания:

Р                    ♀АА            х            ♂аа

Гаметы                    (А)                    (а)

F<sub>1</sub>    Аа

генотип – гетерозигота, фенотип – раннеспелый

Для того, чтобы получить гибриды F<sub>2</sub>, следует скрестить между собой гибриды F<sub>1</sub>:

                                 ♀Аа            х            ♂Аа




Гаметы F<sub>1</sub>:                    (А) (а)                    (А) (а)

F<sub>2</sub>    1АА:2Аа:1аа

В F<sub>2</sub> наблюдается расщепление и по генотипу, и по фенотипу. Расщепление по генотипу: 1АА:2Аа:1аа; АА – гомозигота доминантная, Аа – моногетерозигота, аа – гомозигота рецессивная.

Расщепление по фенотипу: 3А – доминантный признак (раннеспелый); 1аа – рецессивный признак (позднеспелый).

**Ответы:**

1. Растение позднеспелого сорта (аа) образует один тип гамет 
2. Растение F<sub>1</sub> (Аа) может образовать 2 типа мужских гамет  
3. В F<sub>2</sub> может быть три генотипических класса: 1АА:2Аа:1аа; АА – гомозигота доминантная, Аа – гетерозигота, аа – гомозигота рецессивная.
4. В F<sub>2</sub> раннеспелыми будут 603 растения.
5. 201 позднеспелое (аа) растение F<sub>2</sub> будет давать нерасщепляющееся потомство.

**Контрольные задания**

**1. При скрещивании безостого сорта пшеницы с остистым сортом в F<sub>1</sub> получили 120 безостых растений, а в F<sub>2</sub> 900 растений.**

1. Сколько растений F<sub>1</sub> были гетерозиготными?
2. Сколько типов гамет образует безостый сорт?
3. Сколько типов гамет образует растения F<sub>1</sub>?
4. Сколько генотипических классов может быть в F<sub>2</sub>?
5. Сколько растений F<sub>2</sub> будут безостыми?

**2. При скрещивании белоколосого сорта пшеницы красноколосым в F<sub>1</sub> все растения имели красный колос. От самоопыления растений F<sub>1</sub> было получено 120 растений F<sub>2</sub>?**

1. Сколько типов гамет образует растение белоколосого сорта?
2. Сколько фенотипических классов может быть в F<sub>2</sub>?
3. Сколько растений F<sub>2</sub> будут красноколосыми и гомозиготными?
4. Сколько растений F<sub>2</sub> будут белоколосыми?
5. Сколько типов гамет образует растения F<sub>1</sub>?

**3. Сорт ячменя с двурядным колосом скрестили с сортом, имеющим многорядный колос. В F<sub>1</sub> получили 80 растений с двурядным колосом, в F<sub>2</sub> – 320 растений.**

1. Сколько типов гамет может образовать сорт с двурядным колосом?
2. Сколько растений F<sub>2</sub> были гетерозиготными?
3. Сколько фенотипических классов может быть в F<sub>2</sub>?
4. Сколько растений F<sub>2</sub> были многорядными?
5. Сколько двурядных растений F<sub>2</sub> были гетерозиготными?

## Тема 7. Дрозофила как объект изучения закономерностей наследственности и изменчивости

Ряд разделов генетики хромосомная теория наследственности наследование пола, множественный аллелизм, мутагенез и др. - разработаны на дрозофиле (плодовой, или уксусной, мухе). Дрозофила - удобный объект для теоретических исследований. Она **легко размножается в лабораторных условиях, имеет короткий цикл развития, плодовита, обладает четко выраженными морфологическими признаками.** Благодаря большому числу спонтанных и индуцированных мутантных рас часто характеризующихся четким проявлением измененных признаков и небольшому числу хромосом она может служить удобным модельным объектом при проведении лабораторных занятий со студентами.

**Биология развития дрозофилы.** Дрозофила (*Drosophila melanogaster*) небольшая серая муха, длина тела которой около 3 мм, с ярко-красными глазами, нормально развитыми крыльями, превышающими длину тела. Питается ферментируемыми фруктами или овощами. В лаборатории ее разводят на специальной питательной среде.

Яйцо дрозофилы длиной около 0,5 мм, снабжено двумя отростками, при помощи которых оно держится на поверхности среды. Самки складывают яйца вскоре после оплодотворения. В благоприятных условиях каждая самка откладывает до 50-80 яиц в сутки, а всего в течение 3-4 суток она может отложить более 200 шт.

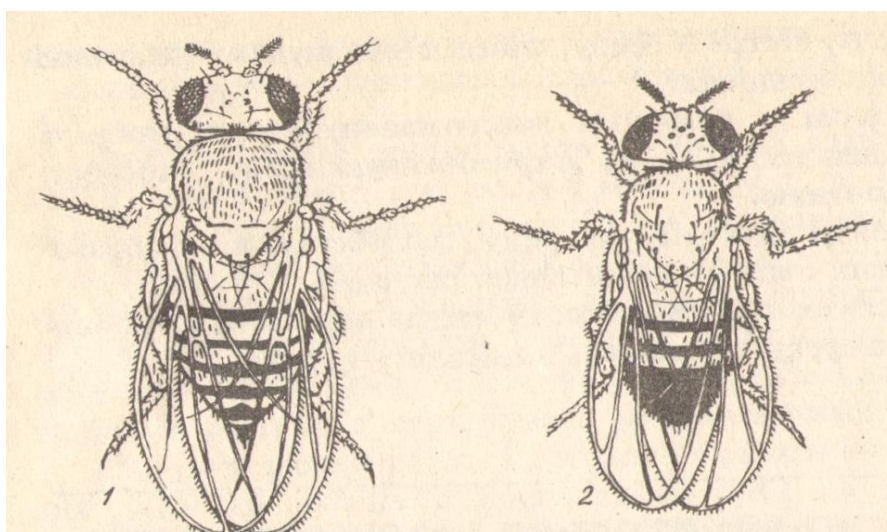


Рисунок.10 1- самка, 2- самец

В соматических клетках дрозофилы содержится 4 пары хромосом. Первая пара - половые хромосомы. У самки они представлены одинаковыми палочковидными хромосомами, обозначаемыми XX, а у самца половые хромосомы имеют различное строение. Одна половая хромосома гомологична X-хромосоме самки, другая - заметно отличается от нее и обозначается Y-хромосома. Аутосомы - (обычные неполовые хромосомы) II и III пары представлены относительно крупными V-образными хромосомами, IV пара — мелкие шаровидные хромосомы.

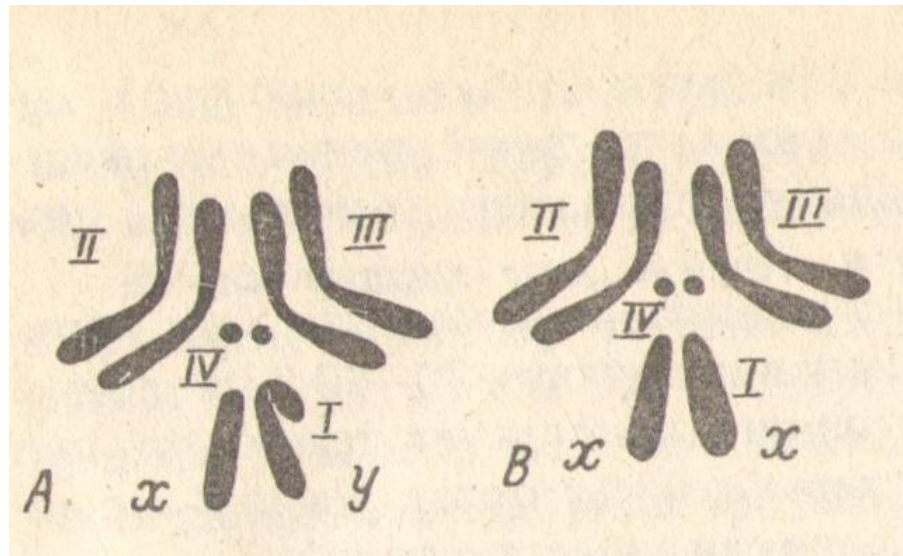


Рисунок. 11 Диплоидные наборы хромосом дрозофилы  
**А**-самца; **В** - самки; I II III IV - пары гомологичных хромосом



Рисунок. Политенные хромосомы дрозофилы.

Удобный объект для изучения функциональной морфологии хромосом - политенные хромосомы слюнных желез. Длина политенной хромосомы приблизительно в 150 раз больше обычной метафазной. Политенные хромосомы образовались в результате многократной (6-15 раз) репликации без расхождения хроматид и состоят из 1024-2048 нитей, благодаря чему в них четко проявляются специфическое для каждой хромосомы расположение и чередование интенсивно



окрашенных поперечных полос (дисков). Эти диски образованы соответствующими хромомерами многих хроматид.

У дрозофилы наиболее часто мутационным изменениям подвергаются такие признаки, как форма и окраска глаз, форма и характер развития крыльев, окраска тела, строение и число щетинок.

### Мутанты, рекомендуемые для занятий.

Мутант	Обозначение гена	Доминантный или рецессивный признак	В какой хромосоме локализован	Характерные отличия от мух дикого типа	Для каких исследований рекомендуется использовать
vestigial (вестиджел)	vg	рецессивный	II	Недоразвитые крылья	Моно- и дигибридное скрещивание
Brawn (браун)	bw	рецессивный	II	Коричневые глаза	Моно- и дигибридное скрещивание
Ebony (эбони)	e	рецессивный	II	Черная окраска тела	Моно- и дигибридное скрещивание, комплементарность
Black (блэк)	b	рецессивный	II	Черная окраска тела	Моно- и дигибридное скрещивание, комплементарность
White (вайт)	w	рецессивный	I	Белые глаза	Наследование признаков с сцепленным с полом
Yellow (еллоу)	y	рецессивный	I	Желтая окраска тела	Наследование признаков с сцепленным с полом, кроссинговер
Black-vestigial	bvg	рецессивный	II	Черная окраска тела, недоразвитые крылья	кроссинговер

## Тема 8. Типы скрещиваний

1. **Реципрокные (взаимные) скрещивания** – это такая пара скрещиваний, в которых организмы с доминантными и рецессивными признаками используются и как отцовские, и как материнские.

Например: ♀ AA x ♂ aa прямое скрещивание

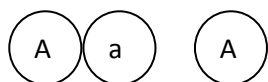
♀ aa x ♂ AA обратное скрещивание

Генотипы гибридов и в прямом и в обратном скрещиваниях одинаковы – Aa. Возможные различия в проявлении признака у таких гибридов объясняют влиянием материнской цитоплазмы.

2. **Возвратные скрещивания или беккроссы** – это скрещивания гибрида первого поколения с формой, несущей данную пару аллелей (доминантных или рецессивных) в гомозиготном состоянии. Потомство от возвратных скрещиваний обозначают Fв.

Например: ♀ Aa x ♂ AA

Гаметы



Fв

♀/♂	A
A	AA
a	Aa

Расщепление по генотипу 1AA:1Aa. Расщепление по фенотипу отсутствует, т.к. фенотипический радикал имеет вид A-, а все потомки Fв имеют доминантный признак.

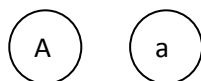
Такие скрещивания применяют, когда хотят усилить в гибриде проявление признаков, какой либо родительской формы. Особенно широко используют их в современной селекции при выведении сортов устойчивых к болезням.

**Анализирующими** называют такие скрещивания, когда какое либо растение гибридного поколения скрещивают с рецессивной гомозиготной по этому же гену исходной родительской формой. С помощью анализирующего скрещивания можно проверить генотип организма неизвестного происхождения.

Если анализируемый генотип будет иметь генотип AA, то Fa расщепления не будет:

♀ AA x ♂ aa

Гаметы

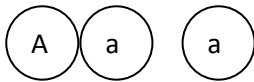


Fa соответствует F1 Aa

Если анализируемый генотип гетерозиготен по данной аллели, то результат скрещивания будет следующий:

♀ Aa x ♂ aa

Гаметы



F<sub>1</sub>

♀/♂	a
A	Aa
a	aa

Расщепление по генотипу 1Aa : 1aa

Расщепление по фенотипу 1A- : 1aa

Такой характер расщепления в анализирующем скрещивании подтверждает, что гетерозиготные организмы продуцируют два типа гамет (по одной паре аллелей) в равном количестве.

Для моделирования моногибридного наследования необходимо знание принципов наследственности и законов моногибридного наследования.

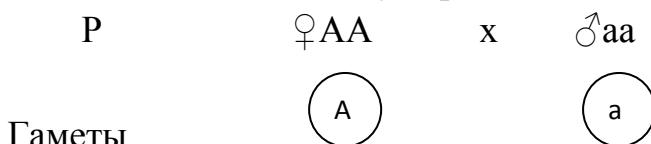
**Пример:** От скрещивания двух сортов овса, один из которых раннеспелый, а другой позднеспелый, в F<sub>1</sub> получили 93 растения (все они были раннеспелыми). В F<sub>2</sub> было получено 804 растения.

1. Сколько типов гамет может образовать растение позднеспелого сорта?
2. Сколько типов мужских гамет может образовать растение F<sub>1</sub>?
3. Сколько генотипических классов может быть в F<sub>2</sub>?
4. Сколько растений F<sub>2</sub> будут раннеспелыми?
5. Сколько позднеспелых растений F<sub>2</sub> будут давать нерасщепляющееся потомство?

По характеру проявления признака у гибрида F<sub>1</sub> устанавливаем доминирование раннеспелости.

A – раннеспелый, aa – позднеспелый.

Записываем схему скрещивания:

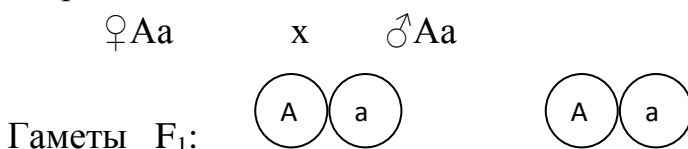


F<sub>1</sub>

Aa

генотип – гетерозигота, фенотип – раннеспелый

Для того, чтобы получить гибриды F<sub>2</sub>, следует скрестить между собой гибриды F<sub>1</sub>:



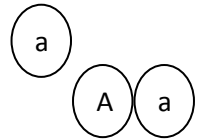
$F_2$  1AA:2Aa:1aa

В  $F_2$  наблюдается расщепление и по генотипу, и по фенотипу. Расщепление по генотипу: 1AA:2Aa:1aa; AA – гомозигота доминантная, Aa – моногетерозигота, aa – гомозигота рецессивная.

Расщепление по фенотипу: 3A – доминантный признак (раннеспелый); 1aa – рецессивный признак (позднеспелый).

**Ответы:**

1. Растение позднеспелого сорта (aa) образует один тип гаметы
2. Растение  $F_1$  (Aa) может образовать 2 типа мужских гамет
3. В  $F_2$  может быть три генотипических класса: 1AA:2Aa:1aa; AA – гомозигота доминантная, Aa – гетерозигота, aa – гомозигота рецессивная.
4. В  $F_2$  раннеспелыми будут 603 растения.
5. 201 позднеспелое (aa) растение  $F_2$  будет давать нерасщепляющееся потомство.



**Контрольные задания**

**1. При скрещивании безостого сорта пшеницы с остистым сортом в  $F_1$  получили 120 безостых растений, а в  $F_2$  900 растений.**

1. Сколько растений  $F_1$  были гетерозиготными?
2. Сколько типов гамет образует безостый сорт?
3. Сколько типов гамет образует растения  $F_1$ ?
4. Сколько генотипических классов может быть в  $F_2$ ?
5. Сколько растений  $F_2$  будут безостыми?

**2. При скрещивании белоколосого сорта пшеницы красноколосым в  $F_1$  все растения имели красный колос. От самоопыления растений  $F_1$  было получено 120 растений  $F_2$ ?**

1. Сколько типов гамет образует растение белоколосого сорта?
2. Сколько фенотипических классов может быть в  $F_2$ ?
3. Сколько растений  $F_2$  будут красноколосыми и гомозиготными?
4. Сколько растений  $F_2$  будут белоколосыми?
5. Сколько типов гамет образует растения  $F_1$ ?

## Тема 9-10. Моделирование ди- и полигибридного наследования.

Скрещивание особей, различающихся по многим признакам, называется полигибридным. Если скрещиваемые особи различаются по двум парам альтернативных признаков, то скрещивание называется дигибридным, по трем парам - тригибридным. При более сложных полигибридных скрещиваниях конкретно для каждого случая скрещивания указывают количество пар альтернативных признаков, по которым различаются скрещиваемые особи.

Развитие пары альтернативных признаков определяется парой аллельных генов. Гены, контролирующие формирование признаков, относящихся к разным альтернативным парам, называются неаллельными. Неаллельные гены локализованы в разных локусах хромосом.

Неаллельные гены, которые контролируют признаки, наследование которых подчиняется законам Менделя - менделирующие признаки, находятся в разных парах гомологичных хромосом. Отсюда вытекает очень важное следствие:

$n$  - число пар альтернативных признаков (аллельных генов) не может быть больше числа пар гомологичных хромосом или гаплоидного числа хромосом данного вида.

Неаллельные гены обозначают разными буквами:

A, a - гены одной аллельной пары;

B, b - гены другой аллельной пары и т.д.

При полигибридном скрещивании количество типов генотипов возрастает пропорционально числу пар аллельных генов, контролирующих альтернативных признаков. Наряду с гомозиготами, моногетерозиготами появляются дигетерозиготы - AaBb, тригетерозиготы - AaBbCc и более сложные полигетерозиготы: AaBbCcDd – тетрагибрид, AaBbCcDdEe – пентагибрид и т.д.

Наиболее сложным при анализе результатов полигибридного скрещивания является выписывание гамет. Количество типов гамет определяется двумя условиями, вытекающими из поведения хромосом в мейозе:

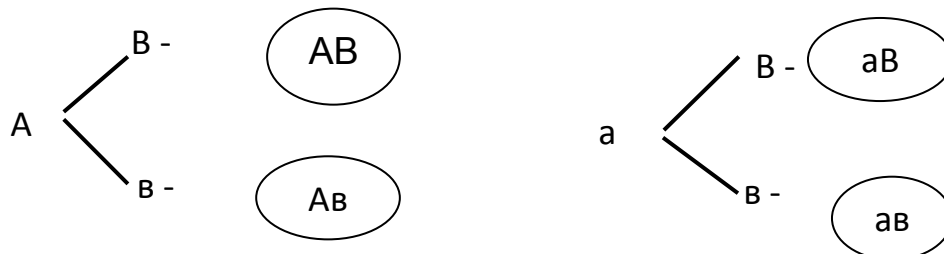
- гомологичные хромосомы обязательно попадают в разные гаметы;
- равновероятно также, что каждая из них может попасть в ядро гаметы с любой негомологичной хромосомой.

Отсюда вытекает, что число возможных комбинаций генов при образовании гамет будет  $2^n$ , где  $n$  - число пар аллельных генов, входящих в данный генотип в гетерозиготном состоянии.

На основании приведенных выше условий построен следующий прием, позволяющий выписывать гаметы. Например, написание типа гамет для ди- и тригетерозиготы:

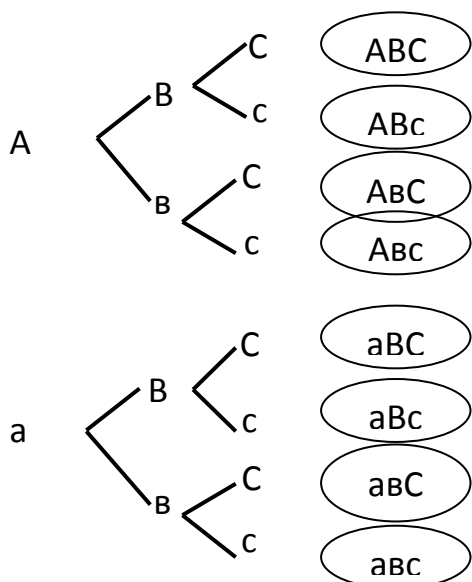
**дигетерозигота – Аа Вв**

количество типов гамет:  $2^2 = 4$



**тригетерозигота – Аа Вв Сс**

количество типов гамет:  $2^3 = 8$



Для определения характера расщепления гибридов в  $F_2$  можно пользоваться решеткой Пеннета. При этом гаметы материнской особи записывают по вертикали, а отцовской – по горизонтали, на пересечении которых в клетках решетки записывают генотипы гибридов и соответствующие им фенотипы.

При анализе расщепления в  $F_2$  по фенотипу удобно пользоваться фенотипическим радикалом. **Частота встречаемости фенотипа определяется  $3^n$** , где **n** – **число доминантных генов в фенотипическом радикале**. Рассмотрим расщепление в  $F_2$  по фенотипу на примере дигибридного скрещивания у гороха: желтая окраска (А) и гладкая поверхность (В) семян – доминантные признаки.

$$3^2 = 9A-B-$$

семена желтые  
гладкие

$$3^1 = 3A - vv$$

желтые  
морщинистые

$$3^1 = 3aaB-$$

зеленые  
гладкие

$$3^0 = 1aavv$$

зеленые  
морщинистые

На основании записи фенотипического радикала можно определить расщепление по генотипу, вписывая вместо прочерка доминантный или рецессивный аллель.

**Частота встречаемости генотипа равна  $2^n$ , где n - степень гетерозиготности.**

Фенотипический радикал	Генотип
9A-B-	$2^0 = 1AABV$ - гомозигота
	$2^1 = 2AaBV$ - моногетерозигота
	$2^1 = 2AABv$ - моногетерозигота
	$2^2 = 4AaBv$ - дигетерозигота
3A-вв	$2^0 = 1AAvv$ - гомозигота
	$2^1 = 2Aavv$ - моногетерозигота
3aaB-	$2^0 = 1aaBV$ - гомозигота
	$2^1 = 2aaBv$ - моногетерозигота
1aавв	$2^0 = 1aavv$ - гомозигота

В случае **тригибридного** скрещивания формула фенотипического радикала в  $F_2$  будет следующей:

**27A-B-C- : 9A-B-cc : 9A-ввC- : 9aaB-C- : 3A-ввcc : 3aaB-cc : 3aаввC- : 1aаввcc**

Из анализа характера расщепления в  $F_2$  при ди- и полигибридном скрещивании вытекает **третий закон Г. Менделя – закон независимого комбинирования генов и признаков.**

**Разные пары признаков, гены которых локализованы в негомологичных хромосомах, наследуются независимо друг от друга, давая всевозможные сочетания.**

Вернемся к нашему примеру: в  $F_2$  соотношение растений с желтой и зеленой окраской семян составило 12:4 такое же соотношение будет для растений с гладкой и морщинистой поверхностью семян. Если мы разделим обе части этого соотношения на 4, то получим – 3:1, т.е. каждая пара признаков при расщеплении в потомстве ведет себя так же, как в моногибридном скрещивании. А расщепление

при дигибридном скрещивании формируется, как результат комбинирования расщеплений по каждой паре признаков (3:1) x (3:1).

Если аналогичному анализу подвергнуть расщепление по генотипу, то мы увидим, что расщепление по аллели А-а, и по аллели В-в будет 4:8:4, а после сокращения 1:2:1

$$1AA : 2Aa : 1aa$$

$$1BB : 2Bb : 1bb,$$

т.е. такое же, как при моногибридном скрещивании: каждая пара аллелей при расщеплении в потомстве ведет себя независимо от другой аллельной пары. А расщепление по генотипу при дигибридном скрещивании формируется как результат комбинирования расщеплений по каждой аллельной паре: (1:2:1) x (1:2:1) = 1:2:1:2:4:2:1:2:1 или в более удобной форме записи: 1:1:1:1:2:2:2:2:4.

**Третий закон Г.Менделя позволяет сформулировать общее положение расщепления в F<sub>2</sub> для полигибридного скрещивания:**

Число образующихся типов гамет F <sub>1</sub>	2 <sup>n</sup>
Число возможных комбинаций гамет	4 <sup>n</sup>
Число классов по фенотипу	2 <sup>n</sup>
Число классов по генотипу	3 <sup>n</sup>
Расщепление по фенотипу	(3:1) <sup>n</sup>
Расщепление по генотипу	(1:2:1) <sup>n</sup>

где n - число пар признаков, по которым различаются родители.

**Для моделирования ди- и полигибридного наследования необходимо четко представлять закономерности независимой комбинаторики разных аллельных генов.**

**Пример:** У томатов две пары признаков – высокий и низкий стебель, красная и желтая окраска плодов наследуется независимо. Гомозиготное растение с высоким стеблем и красными плодами было скрещено с гомозиготным растением, имеющим низкий стебель и желтые плоды. В F<sub>1</sub> было получено 18 растений, которые имели высокий стебель и красные плоды. В F<sub>2</sub> было получено 144 растения.

1. Сколько разных фенотипов может быть в F<sub>2</sub>?
2. Сколько растений в F<sub>2</sub> могут иметь низкий стебель и красные плоды?
3. Сколько растений F<sub>2</sub> могут иметь низкий стебель и желтые плоды?
4. Сколько разных генотипов может быть в F<sub>2</sub>?
5. Сколько растений F<sub>2</sub> будут иметь оба доминантных признака?



Прежде чем перейти к решению задачи, следует вспомнить о случайном расхождении гомологичных хромосом в мейозе в дочерние клетки: любая гомологичная хромосома данной пары может с равной вероятностью в анафазе отойти к одному или другому полюсу. Но если одна из них отходит к одному полюсу, то вторая – обязательно к другому. При этом гомологичные хромосомы каждой пары ведут себя независимо по отношению к хромосомам других пар, поэтому в гаметах возможны различные перекомбинации хромосом.

При решении задачи следует соблюдать такую последовательность:

1. Записываем условные обозначения генов:

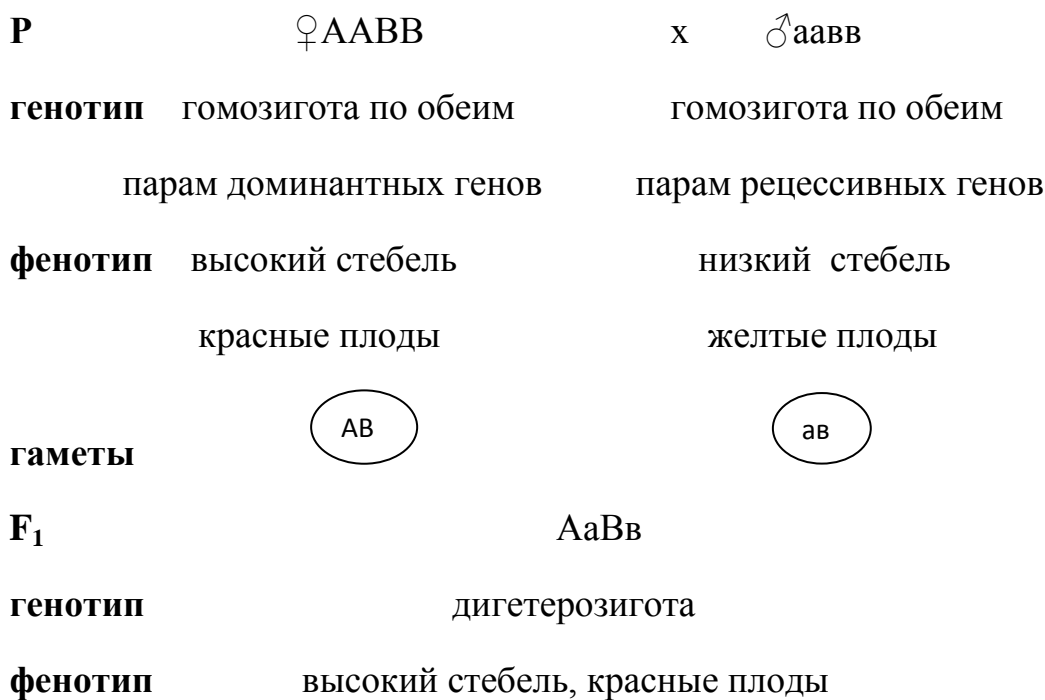
A – ген высокорослости стебля,

a – ген низкорослости стебля,

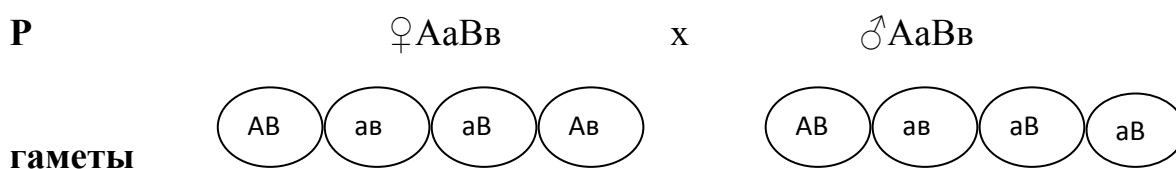
B – ген красной окраски плодов,

b – ген желтой окраски плодов.

2. Записываем генотипы родителей в соответствии с условием задачи и составляем схему скрещивания:



Самоопыление растений F<sub>1</sub>:



3. Заполним таблицу Пеннета и определим типы зигот, которые могут сформироваться при оплодотворении:

♀ \ ♂	AB	Ab	aB	ab
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb

4. Выписываем все типы зигот и определяем генотипы и фенотипы гибридов:

Тип зигот	Количество	Генотип	Фенотип
AABB	1	Гомозигота по двум парам доминантных генов	Высокий стебель, красные плоды
AABb	2	Гомозигота по первой паре доминантных генов и гетерозигота по второй паре генов	Высокий стебель, красные плоды
AAbb	1	Гомозигота по первой паре доминантных генов и второй паре рецессивных генов	Высокий стебель, желтые плоды
AaBB	2	Гетерозигота по первой паре генов и гомозигота по второй паре доминантных генов	Высокий стебель, красные плоды
AaBb	4	Дигетерозигота	Высокий стебель, красные плоды
Aabb	2	Гетерозигота по первой паре генов и гомозигота по второй паре рецессивных генов	Высокий стебель, желтые плоды
aaBB	1	Гомозигота по первой паре рецессивных генов и второй паре доминантных генов	Низкий стебель, красные плоды
aaBb	2	Гомозигота по первой паре рецессивных генов и гетерозигота по второй паре генов	Низкий стебель, красные плоды
aabb	1	Гомозигота по двум парам рецессивных генов	Низкий стебель, желтые плоды

## **Ответы:**

1. В  $F_2$  четыре фенотипа.
2. В  $F_2$   $3/16$  всех растений (от 144) или 27 могут иметь низкий стебель и красные плоды.
3. В  $F_2$  9 растений ( $1/16$ ) могут иметь низкий стебель и желтые плоды.
4. В  $F_2$  девять генотипов.
5. 81 растение  $F_2$  будет иметь оба доминантных признака ( $9/16$ ).

## **Контрольные задания**

**1. У пшеницы две пары признаков (красная – белая окраска колоса, безостость – остистость колоса) наследуются независимо. Растения  $F_1$ , имеющие красный и безостый колос, скрестили между собой. В  $F_2$  получили 1616 растений.**

1. Сколько типов мужских гамет могут образовать растения  $F_1$ ?
2. Сколько растений  $F_2$  с безостым и белым колосом могут давать нерасщепляющееся потомство?
3. Сколько растений  $F_2$  будут иметь оба доминантных признака?
4. Сколько фенотипов будет в  $F_2$ ?
5. Сколько гомозиготных растений будет в  $F_2$ ?

**2. У фасоли две пары признаков (желтые - зеленые бобы и черные-белые семена) наследуются независимо. Растения  $F_1$ , у которых были желтые бобы и черные семена, скрестили между собой. В  $F_2$  получили 96 растений.**

1. Сколько разных генотипов может быть в  $F_2$ ?
2. Сколько растений  $F_2$  будут иметь зеленые бобы и черные семена и могут давать нерасщепляющееся потомство?
3. Сколько растений  $F_2$  будут двойными гомозиготами?
4. Сколько типов гамет будут образовывать растения  $F_1$ ?
5. Сколько разных фенотипов будет в  $F_2$ ?

**3. У арбуза две пары признаков (округлые - удлиненные и зеленые-полосатые плоды) наследуются независимо. Растения  $F_1$ , у которых были округлые и зеленые плоды, скрестили между собой.  $F_2$  получили 160 растений.**

1. Сколько генотипов будет в  $F_2$ ?
2. Сколько фенотипов будет в  $F_2$ ?
3. Сколько дигетерозиготных растений будет в  $F_2$ ?
4. Сколько растений  $F_2$  будут иметь округлые и полосатые плоды?
5. Сколько из них дадут нерасщепляющееся потомство?

### Раздел 3. НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ ПРИ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ГЕНОВ

#### Тема 11. Типы взаимодействия аллельных генов.

Известны два вида взаимодействия генов: аллельное и неаллельное.

Кроме полного доминирования в природе имеют место и другие виды взаимодействия аллельных генов: неполное доминирование и кодоминирование.

При неполном доминировании отдельные альтернативные признаки, контролируемые одной парой аллельных генов у гомозиготных родителей, в первом поколении занимают промежуточное положение или образуют ряд модификаций фенотипа от отца и матери. При неполном доминировании имеет место совпадение расщепления по фенотипу и генотипу. Примером неполного доминирования может быть промежуточная розовая окраска ягод у гибридов (Aa) земляники, полученных от скрещивания форм с красной (AA) и белой (aa) ягодами. Так в F<sub>2</sub> расщепление будет следующим:

по генотипу            1AA    :    2Aa    :    1aa

по фенотипу        1 красная    2 розовая    1 белая

(окраска ягод)

Кодоминирование обозначает такой вариант аллельных отношений, когда признаки обоих родителей проявляются одновременно у гибридов первого поколения.

Широко известным примером кодоминирования является наследование групп крови у человека. Они детерминируются геном I, имеющим три аллели:  $I^A$ ,  $I^B$ ,  $i^0$ . У гомозигот  $I^A I^A$  эритроциты имеют только поверхностный антиген А (группа крови А(II)), а у гомозигот  $I^B I^B$  имеется лишь поверхностный антиген В (группа крови В(III)). Гомозиготы  $i^0 i^0$  лишены поверхностных антигенов (группа крови 0(I)). Гетерозиготы  $I^A i^0$  и  $I^B i^0$  имеют группы крови А(II) и В(III), поверхностные антигены А и В соответственно. А у гомозигот  $I^B I^A$  оба аллеля проявляются одновременно и определяют одновременное присутствие поверхностных антигенов А и В (группа крови АВ(IV)).

При решении задач, в которых рассматриваются признаки, формирующиеся в результате взаимодействия аллельных генов, генотипический анализ выполняют так же, как при обычном моногибридном скрещивании. Особое внимание следует обращать на особенности взаимодействия генов, определяющие характер их фенотипического проявления при разных типах взаимодействия.

У человека группы крови определяются следующими генотипами:

I -00; 2-АА, А0; 3-ВВ, В0; 4-АВ.

1. У матери первая группа крови, у отца – четвертая. Могут ли дети унаследовать группу крови одного из родителей?

2. У матери вторая группа крови, а у отца- третья. Какие группы крови могут быть у их детей.

3. В родильном доме перепутали двух мальчиков. Родители одного из них имеют первую и вторую группы крови, родители другого вторую и четвертую. Дети имеют первую и вторую группы крови. Определите, кто чей сын.

### Контрольные задания

**1. От скрещивания двух сортов редиса, с длинными и круглыми корнеплодами, в  $F_1$  было получено 101 растение с овальными корнеплодами. В  $F_2$  получили 160 растений.**

1. Сколько типов гамет может образовать растение сорта с круглыми корнеплодами?

2. Сколько гетерозиготных растений будет в  $F_2$ ?

3. Сколько типов гамет может образовать растение с овальными корнеплодами?

4. Сколько растений  $F_2$  будут иметь круглые корнеплоды?

5. Сколько растений  $F_2$  будут иметь овальные корнеплоды?

**2. От скрещивания двух растений львиного зева, с белыми и красными цветками, в  $F_1$  было получено 15 растений с розовыми цветками. В  $F_2$  получили 216 растений.**

1. Сколько типов гамет может образовать растение с розовыми цветками?

2. Сколько гетерозиготных растений будет в  $F_2$ ?

3. Сколько растений  $F_2$  имели розовые цветки и могли дать нерасщепляющееся потомство?

4. Сколько растений  $F_2$  имели красные цветки?

5. Сколько типов гамет могут образовать растение  $F_1$ ?

**3. У ячменя имеется ген, обуславливающий появление растений – альбиносов, которые погибают в фазу всходов. От скрещивания двух гетерозиготных по данному гену зеленых растений в  $F_2$  получили 480 плодоносящих растений.**

1. Сколько типов гамет может образовать гетерозиготное растение?

2. Сколько растений могли погибнуть в фазе всходов?

3. Сколько плодоносящих зеленых растений могут дать нерасщепляющееся потомство?

4. Сколько разных генотипов может быть среди плодоносящих растений?

5. Сколько растений из 120 растений, полученных от скрещивания зеленых гетерозиготных растений с зелеными гомозиготными, будут зелеными?

## Тема 12. Типы взаимодействия неаллельных генов.

Различают следующие основные типы взаимодействия неаллельных генов: комплементарность, эпистаз, полимерия, модифицирующее действие генов. Взаимодействие генов приводит к нарушению менделевского характера расщепления по фенотипу.

### Комплементарное взаимодействие генов.

Комплементарное взаимодействие генов. При комплементарном взаимодействии два неаллельных доминантных гена, локализованных в негомологичных хромосомах родителей, сочетаясь в зиготе, дополняют друг друга и в результате появляется признак, отсутствующий у исходных скрещиваемых форм. Можно выделить следующие виды комплементарного взаимодействия неаллельных генов:

1. Каждый из двух комплементарных доминантных генов проявляет самостоятельный фенотипический эффект. Наследование формы гребня у кур окраска цветков у люцерны, окраска глаз у дрозофилы. Расщепление в  $F_2$  по фенотипу: 9:3:3:1.

2. Доминантные и рецессивные аллели разных генов не имеют самостоятельного фенотипического проявления. Наследование содержания цианида у белого клевера, окраска цветков у душистого горошка, окраска плодов у баклажана, содержание алкалоидов у люпина и др. Расщепление в  $F_2$  по фенотипу: 9:7.

3. Доминантный ген, обуславливающий признак, проявляет себя по-разному в присутствии доминантного и рецессивного аллеля комплементарного гена. Наследование окраски зерновки у ржи, наследование шерсти агути у мышей, окраска венчика у льна, у шалфея и др. расщепление в  $F_2$  по фенотипу: 9:3:4.

4. Комплементарные гены, каждый в отдельности, обуславливают одинаковое проявление признака, а при совместном сочетании в доминантном и рецессивном состоянии формируют новое его фенотипическое проявление. Наследование формы плодов у тыквы расщепление в  $F_2$  по фенотипу: 9:6:1.

**Эпистаз** – взаимодействие неаллельных генов, при котором аллель одного из генов подавляет действие аллелей других генов.

Ген, подавляющий действие другого неаллельного гена и не имеющий собственного фенотипического проявления, называется ингибитором или супрессором. и обозначается буквами I или S. Ингибирующее действие может также оказывать доминантный ген неаллельной пары, имеющий собственное фенотипическое проявление. Ген оказывающий подавляющее действие называется эпистатическим, а подавляемый ген – гипостатический. Эпистаз делят на два типа: доминантный, когда ген – ингибитор доминантный, и рецессивный, когда ген – ингибитор рецессивный.

Символически эпистаз обозначают знаком >: A >B, I > D, S >B - гены A, I, S – эпистатические, гены B, D – гипостатические.

В случае эпистаза возможны следующие типы и связанный с ними характер расщепления по фенотипу F<sub>2</sub>:

1. Ген ингибитор не имеет собственного фенотипического проявления. Доминантный эпистаз. Наследование окраски луковицы у лука, окраска зерновки у кукурузы, форма лепестка у льна и др. Расщепление в F<sub>2</sub> по фенотипу: 13:3.

2. Эпистатический ген имеет фенотипическое проявление. Наследование окраски плодов у тыквы, окраска цветочных чешуй у овса, окраска волокна у хлопчатника и др.

Расщепление в F<sub>2</sub> по фенотипу: 12:3:1.

3. Рецессивный эпистаз: aa>B- или aa>bb. Расщепление в F<sub>2</sub> по фенотипу: 9:3:4.

4. Двойной рецессивный эпистаз : aa>B-, bb>A-. Расщепление в F<sub>2</sub> по фенотипу: 9:7.

Расщепление 9:3:4 и 9:7 имеет место и в случае комплементарного взаимодействия генов. Следовательно, одно и то же расщепление можно трактовать как результат и комплементарного взаимодействия и эпистаза. Один гибридологический анализ наследования при взаимодействии генов без знания биохимии и физиологии развития признака в онтогенезе не может раскрыть природы этого взаимодействия. Но без гибридологического анализа нельзя понять механизм наследственной детерминации формирования этих признаков.

**Полимерией** (полимерным взаимодействием генов) называют однозначное влияние двух, трех и более неаллельных генов на развитие одного и того же

признака. Такие гены называют полимерными или множественными и обозначаются, обычно, одинаковыми буквами. Принадлежность таких генов к определенной аллельной паре определяется цифровыми индексами, например:  $A_1A_1A_2A_2A_3A_3$  – три аллельные пары.

Полимерные гены контролируют наследование подавляющего большинства количественных признаков, характеризующих практически все хозяйственно-ценные свойства и признаки культурных растений и животных. При этом полимерные гены имеют кумулятивный (аддитивный, суммирующий) эффект. Кумулятивной полимерией называют такое взаимодействие полимерных генов, при котором степень проявления признака зависит от числа доминантных аллелей соответствующих генов, содержащихся в генотипе особи – дозы гена. При кумулятивной полимерии в  $F_1$  не наблюдается полного доминирования признака одного из родителей. При наследовании такого признака в потомстве наблюдается непрерывный ряд количественных его вариаций. Число комбинаций генотипов в  $F_2$  увеличивается с увеличением числа полимерных генов. Этот ряд генотипов можно представить в виде биномиальной кривой изменчивости данного признака.

Полимерные гены с однозначным действием могут обуславливать и альтернативные признаки, например: форма стручка у пастушьей сумки, оперенность ног у кур. В этом случае наличие в генотипе разного количества доминантных генов однозначного действия не изменяют выраженности признака. Достаточно одной доминантной аллели любого из двух генов, чтобы вызвать развитие признака. Поэтому такой тип взаимодействия генов называют некумулятивной полимерией. В случае некумулятивной полимерии расщепление по фенотипу в  $F_2$  будет 15:1, при двух аллельных парах полимерных генов: 63:1, при трех аллельных парах и т.д.

При кумулятивной полимерии наблюдается трансгрессия – это выщепление в  $F_2$  особей с более сильным или слабым выражением признака, чем у каждой из родительских форм и гибридов  $F_1$ . Различают положительные трансгрессии – появление особей с большей выраженностью признака, и отрицательные трансгрессии – с меньшей выраженностью признака.

При решении задач, в которых рассматриваются признаки, формирующиеся в результате взаимодействия неаллельных генов, генотипический анализ выполняют так же, как при обычном полигибридном скрещивании. Особое внимание следует обращать на условные обозначения генов, характер их фенотипического проявления в зависимости от особенностей и типа взаимодействия.



## Контрольные задания

**1. У баклажана темно-синяя окраска плодов проявляется только в том случае, если в генотипе содержится два доминантных гена - Д и Р. При всех других сочетаниях аллелей этих генов плоды будут белыми. От скрещивания дигетерозиготных растений баклажана между собой получили в F<sub>2</sub> 240 растений.**

1. Сколько растений F<sub>2</sub> имели темно-синие плоды?
2. Сколько из них могут дать нерасщепляющееся потомство?
3. Сколько растений F<sub>2</sub> с белыми плодами при самоопылении могут дать нерасщепляющееся по второму признаку потомство?
4. Сколько фенотипов будет в F<sub>2</sub>?
5. Сколько генотипов будет в F<sub>2</sub>?

**2. У шалфея окраска цветков обусловлена комплементарным взаимодействием генов L и Р. красная окраска цветков проявляется, если в генотипе содержатся аллели L-P-, лососево-красная LP-. Во всех остальных случаях окраска цветков будет белой. От скрещивания дигетерозиготных растений между собой получили 320 растений в F<sub>2</sub>?**

1. Сколько фенотипов будет в F<sub>2</sub>?
2. Сколько растений F<sub>2</sub> будут иметь красную окраску?
3. Сколько разных генотипов могут обусловить белую окраску цветка?
4. Сколько растений F<sub>2</sub> будут дигетерозиготами?
5. Сколько типов гамет может образовать дигетерозиготное растение?

**3. У волнистых попугайчиков окраска оперения обусловлена комплементарным взаимодействием генов. При сочетании в генотипе двух доминантных генов (А-В-) окраска оперения будет зеленой, рецессивные гомозиготы имеют белое оперение, при наличии доминантной аллели одного из комплементарных генов окраска оперения будет голубой (А-вв) или желтой (ааВ-). От скрещивания голубых самок с желтыми самцами (родители гомозиготны) получили 20 потомков F<sub>1</sub>. В F<sub>2</sub> получили 64 потомка.**

1. Сколько попугайчиков F<sub>1</sub> будут зелеными?
2. Сколько генотипов будет в F<sub>2</sub>?
3. Сколько фенотипов будет в F<sub>2</sub>?
4. Сколько голубых попугайчиков будет в F<sub>2</sub>?
5. Сколько типов гамет образуют самки в F<sub>1</sub>?

**4. У льна окраска венчика обусловлена комплементарным взаимодействием генов. Если растение содержит два доминантных аллеля этих генов А-В-, то развивается голубая окраска венчика. При следующих сочетаниях аллелей (А-вв) окраска венчика будет розовой или (ааВ-, аавв)-белой. При скрещивании двух сортов льна, у одного из которых венчики были розовые, а другой имел генотип ааВВ и белый венчик, получили 51 растение F<sub>1</sub>. В F<sub>2</sub> получили 336 растений.**

1. Сколько фенотипов будет в F<sub>2</sub>?
2. Сколько растений F<sub>1</sub> будут иметь голубой венчик?
3. Сколько типов мужских гамет может образовать растение F<sub>1</sub>?
4. Сколько генотипов могут обусловить голубую окраску венчика в F<sub>2</sub>?
5. Сколько из них будут гомозиготами?

**5. У лука пурпурная окраска луковицы обусловлена доминантным аллелем  $A$ , а белая рецессивным аллелем  $a$ . В присутствии гена-ингибитора  $J$  пурпурная окраска не проявляется, рецессивный аллель  $j$  не влияет на проявление окраски. При скрещивании двух гомозиготных растений ( $AAJJ \times aa jj$ ), получили 21 растение  $F_1$ . В  $F_2$  получили 160 растений.**

1. Сколько растений  $F_1$  могли иметь пурпурную окраску луковиц?
2. Сколько типов гамет образуют растения  $F_1$ ?
3. Сколько генотипов будет в  $F_2$ ?
4. Сколько фенотипов будет в  $F_2$ ?
5. Сколько растений  $F_2$  будут иметь пурпурные луковицы и давать нерасщепляющееся потомство?

**6. У тыквы доминантный аллель  $A$  обуславливает желтую окраску плодов, аллель  $a$  - зеленую. Эпистатичный ген  $B$  подавляет проявление окраски, и растение имеет белые плоды. Аллель  $b$  не влияет на проявление окраски. От скрещивания растения с генотипом  $AABB$  с растением, имеющим зеленые плоды, получили 60 растений  $F_1$  и 960 растений  $F_2$ .**

1. Сколько растений  $F_1$  имели белые плоды и были дигетерозиготами?
2. Сколько типов мужских гамет может образовать растение  $F_1$ ?
3. Сколько растений  $F_2$  будут иметь белую окраску плодов?
4. Сколько из них дадут нерасщепляющееся потомство?
5. Сколько растений  $F_2$  будут иметь желтые плоды?

**7. У пшеницы черный цвет колосковых чешуй определяется геном  $Vd$ , который эпистатичен по отношению к гену  $Rd$ , обуславливающему красную окраску чешуй. Рецессивный аллель  $rd$  обуславливает белую окраску чешуй, а  $bd$  не влияет на проявление признака. От скрещивания доминантных гомозигот с растениями имеющими белые чешуи в  $F_1$  получили 29 растений, а в  $F_2$  336 растений.**

1. Сколько растений  $F_1$  будут иметь черные колосковые чешуи?
2. Сколько типов гамет может образовать растение  $F_1$ ?
3. Сколько растений  $F_2$  будут иметь черные колосковые чешуи и будут давать нерасщепляющееся потомство?
4. Сколько растений  $F_2$  будут гомозиготными с красными чешуями?
5. Сколько фенотипов будет в  $F_2$ ?

**8. У некоторых сортов овса окраска колосковых чешуй обусловлена эпистатичным взаимодействием генов. Доминантный аллель гена  $A$  обуславливает развитие черной окраски и является эпистатичным по отношению к гену  $B$ , который определяет серую окраску. Рецессивный аллель  $a$  детерминирует белую окраску чешуй, а  $b$  не влияет на проявление окраски. Скрещивали сорта, имеющие генотипы  $Aa bb$  и  $aa BB$ , в  $F_1$  получили 71 растение, а в  $F_2$  - 192 растение.**

1. Сколько фенотипических классов будет в  $F_2$ ?
2. Сколько растений  $F_2$  будут иметь белые цветковые чешуи?
3. Сколько растений  $F_2$  будут иметь серые цветковые чешуи и дадут нерасщепляющееся потомство?
4. Сколько растений  $F_2$  с черными чешуями будут дигетерозиготами?
5. Сколько типов мужских гамет могут образовать растения  $F_1$ ?

**9. У хлопчатника доминантная аллель гена  $B$  обуславливает**

**коричневую окраску волокна, рецессивная аллель в- белую. Эпистатичный ген А подавляет проявление коричневой и белой окраски и детерминирует зеленую окраску. Рецессивная аллель а не влияет на проявление окраски. От скрещивания дигетерозиготного растения с растением, имеющим белое волокно получили 124 растения Fa.**

1. Сколько генотипов будет в Fa?
2. Сколько фенотипов будет в Fa?
3. Сколько растений Fa будут иметь коричневую окраску волокна?
4. Сколько растений Fa будут иметь зеленую окраску волокна?
5. Сколько типов гамет могло образовать дигетерозиготное растение?

**10. У льна доминантная аллель гена А детерминирует гофрированную, рецессивная аллель а- гладкую форму лепестков. Эпистатичный ген Y подавляет действие гена А, а ген у не влияет на проявление признака. От скрещивания дигетерозиготных растений с рецессивными гомозиготами в Fa получили 92 растения.**

1. Сколько фенотипов будет в Fa?
2. Сколько гомозиготных растений будет в Fa?
3. Сколько типов женских гамет может образовать дигетерозиготное растение?
4. Сколько растений Fa будут иметь гофрированные лепестки и давать нерасщепляющееся потомство?
5. Сколько растений Fa с гладкими лепестками будут дигетерозиготами?

## РАЗДЕЛ 4. ЗАКОНОМЕРНОСТИ СЦЕПЛЕННОГО НАСЛЕДОВАНИЯ

### Тема.13. Наследование признаков, сцепленных с полом

**Хромосомная теория определения пола.** Пол – признак, свойственный подавляющему большинству животных и растений, у которых половое размножение основано на существовании двух полов – мужского и женского.

Чаще всего пол определяется в момент оплодотворения (*сингамный* тип) – зиготически.

Известны случаи, когда пол определяется до оплодотворения (*прогамный* тип) или после оплодотворения (*эпигамный* тип).

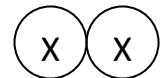
У животных и двудомных растений наблюдается примерно равное соотношение полов, близкое к расщеплению 1:1. Это обусловлено тем, что особи мужского и женского полов различаются по хромосомным наборам.

Хромосомы, по которым различаются особи мужского и женского полов получили название половых хромосом. Остальные хромосомы называются аутосомами (А).

Половые хромосомы, которые встречаются у одного из полов парно, называют X-хромосомами.

Непарная половая хромосома, имеющаяся только у особей одного пола и отсутствующая у другого, была названа Y- хромосома.

Пол, определяемый присутствием парных половых хромосом – XX, продуцирует одинаковые в отношении половых хромосом гаметы:



Такой пол называется гомогаметным.

Пол, определяемый присутствием непарных половых хромосом – XY, продуцирует два типа в отношении половых хромосом гаметы:



пол называется гетерогаметным.

Пол определяется присутствием половых хромосом.





Другие механизмы хромосомного определения пола - хмель японский, щавель копьевидный: ♀XX, ♂XУУ, спаржа: ♂УУ жизнеспособны, земляника: ♀XУ, ♂XX.

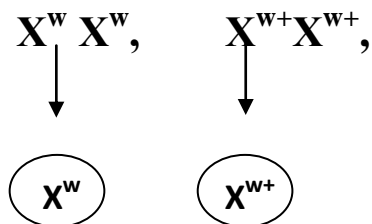
Т.Х.Морган обнаружил при скрещивании дрозофилы с красными ( $w^+$ ) глазами и белыми ( $w$ ) глазами отклонение от менделевского наследования

Результаты, полученные в этих скрещиваниях, Т.Х.Морган объяснил тем, что ген  $w$  находится в X хромосоме, а У хромосома генетически инертна – не содержит гена  $w$ .

Такой тип наследования получил название наследования, сцепленного с полом.

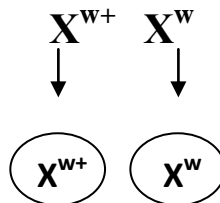
Гены, локализованные в X хромосоме, обозначают  $X^w$ :

**Гомозигота:**



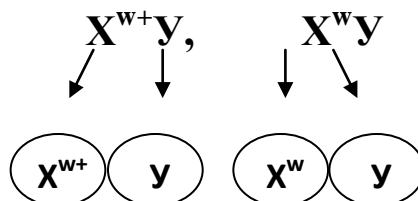
**Гаметы:**

**Гетерозигота:**



**Гаметы:**

**Гемизигота:**



**Гаметы:**

В этих экспериментах Т.Х.Морганом был получен убедительный аргумент в пользу хромосомной теории наследования.

В качестве примера рассмотрено наследование гемофилии у человека, которая детерминирована рецессивным геном  $h$ , локализованным в X хромосоме.

	<b>носительница</b>		<b>здоровый</b>	
	<b>гемофилии</b>			
	♀ $X^H X^h$		♂ $X^H Y$	
<b>Гаметы</b>	$X^H$ $X^h$	x	$X^H$ $Y$	
<b>F</b>	♀ $X^H X^H$	♀ $X^H X^h$	♂ $X^H Y$	♂ $X^h Y$
	25%	25%	25%	25%
	здоровая	здоровая	здоровый	болен
	<b>носительница</b>			

### Контрольные задания

1. У дрозофилы рецессивный ген  $w$ , который обуславливает белую окраску глаз, локализован в X хромосоме. Доминантный ген  $w^*$  детерминирует красную окраску глаз. От скрещивания белоглазых самок с красноглазыми самцами получили в  $F_1$  20 мух, а в  $F_2$  - 48 мух.

1. Сколько мух  $F_1$  имели белые глаза?
2. Сколько типов гамет образовывали мухи  $F_1$  с белыми глазами?
3. Сколько самцов было в  $F_2$ ?
4. Сколько самцов  $F_2$  имели красные глаза?
5. Сколько самок  $F_2$  имели белые глаза?

2. У дрозофилы рецессивный ген  $y$ , обуславливающий желтую окраску тела, локализован в X хромосоме. Доминантный ген  $y^*$  детерминирует серую окраску тела. От скрещивания желтых самок с серыми самцами получили в  $F_1$  - 18 мух, а в  $F_2$  - 96 мух.

1. Сколько типов гамет могут образовать серые самцы?
2. Сколько мух  $F_1$  будут иметь серое тело?
3. Сколько самок будет в  $F_1$ ?
4. Сколько мух  $F_2$  будут иметь серое тело?
5. Сколько самцов  $F_2$  будут иметь желтое тело?

3. У дрозофилы рецессивный ген  $s$  обуславливает укороченное тело, локализован в X хромосоме. Доминантный ген  $s^*$  детерминирует нормальные размеры тела. Самки с укороченным телом были скрещены с нормальными самцами. В  $F_1$  получили 28 мух, а в  $F_2$  - 36.

1. Сколько типов гамет могут образовать самки  $F_1$ ?
2. Сколько мух  $F_1$  имели нормальные размеры тела?



3. Сколько мух  $F_2$  имели укороченное тело?
4. Сколько мух  $F_2$  имели нормальное тело?
5. Сколько самок было в  $F_2$ ?

**4. У кур рецессивный ген  $ws$ , обуславливающий уменьшение размеров крыльев, локализован в X хромосоме. Доминантный ген  $Ws$  детерминирует нормальные размеры крыльев. Куры с нормальными крыльями были скрещены с гомозиготным петухом, у которого были укороченные размеры крыльев. В  $F_1$  получили 30 цыплят, а в  $F_2$  - 160.**

1. Сколько петухов  $F_1$  имели нормальные размеры крыльев?
2. Сколько типов гамет образовывали петухи  $F_1$  с нормальными крыльями?
3. Сколько цыплят  $F_2$  имели уменьшенные размеры крыльев?
4. Сколько из них было петухов?
5. Сколько цыплят  $F_2$  имели нормальные размеры крыльев?

**5. У кур рецессивный ген  $pn$ , обуславливающий гибель эмбрионов на поздней стадии инкубации, локализован в X хромосоме. Доминантный ген  $Pn$  детерминирует нормальное развитие эмбрионов. От скрещивания кур с гетерозиготным по этому гену петухом получили 33 цыпленка.**

1. Сколько курочек будет получено в таком скрещивании?
2. Сколько петушков будет получено в таком скрещивании?
3. Сколько из них будет гетерозиготными?
4. Сколько яиц было заложено на инкубацию?
5. Сколько типов гамет может образовать курица?



$$F_A \quad \frac{B^+vg}{Bvg} \quad : \quad \frac{Bvg^+}{Bvg}$$

50% серое тело      50% черное тело

зачаточные крылья      нормальные крылья

Т.Х.Морган дал следующее объяснение этим результатам. Гены *v* и *vg* сцеплены (находятся) в одной паре гомологичных хромосом: в одной гомологичной хромосоме локализованы гены  $v^+$  и *vg*, а в другой – *v* и  $vg^+$ .

Гены, расположенные в одной хромосоме, образуют группу сцепления. Число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом вида:

у человека –	23 (2n=46)
у ржи –	7 (2n=14)
у мягкой пшеницы –	21 (2n=42)
у дрозофилы –	4 (2n=8)

При моделировании полного аутосомного наследования следует четко представлять цитологическую основу этого типа наследования. Цитологической основой этого типа наследования является поведение в мейозе и в момент оплодотворения одной пары гомологичных хромосом.

Если разные гены находятся в разных парах гомологичных хромосом, то генотип гетерозиготы  $AaBb$  можно записать:

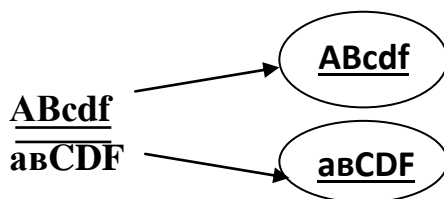
$$\frac{A}{a} \quad \frac{B}{b}$$

Если разные гены локализованы в одной паре гомологичных хромосом, то генотип гетерозиготы можно записать:

$$\frac{AB}{ab} \quad \text{цис - положение или}$$

$$\frac{Ab}{aB} \quad \text{транс - положение}$$

При полном аутосомном сцеплении число типов гамет у гетерозиготы любой сложности равно 2:



## Контрольные задания

1. У ячменя в I хромосоме локализованы ген *gs 3* (отсутствие воскового налета) и ген *n* (голозерность). Доминируют гены *Gs3* (наличие воскового налета) и *N* (пленчатое зерно). Скрещивали гомозиготные растения имеющие пленчатое зерно и восковой налет на растении с растениями, у которых оба признака были в рецессивном состоянии. В  $F_1$  получили 20, а в  $F_2$  - 120 растений.

1. Сколько типов гамет могут образовать растения  $F_1$ ?
2. Сколько растений  $F_2$  будут иметь оба доминантных признака?
3. Сколько их них будет гомозигот?
4. Сколько фенотипов будет в  $F_2$ ?
5. Сколько генотипов будет в  $F_2$ ?

2. У пшеницы в 2Д хромосоме локализованы гены карликовости растений *D4* и безлигульности листьев *lg2*. Скрещивали карликовое безлигульное растение с высокорослыми растениями, имеющими лигулы. В  $F_1$  получили 18 растений, которые были карликовыми и имели лигулы. В  $F_2$  получили 56 растений.

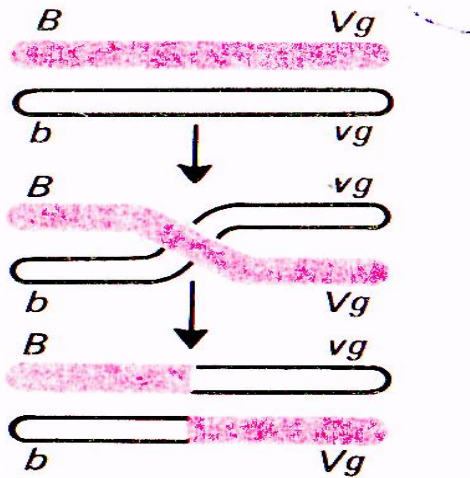
1. Сколько дигетерозиготных растений было в  $F_1$ ?
2. Сколько фенотипов было в  $F_2$ ?
3. Сколько генотипов было в  $F_2$ ?
4. Сколько растений  $F_2$  будут карликовыми с лигулами?
5. Сколько типов гамет могут образовать такие растения?

3. У томатов во 2-ой хромосоме локализованы гены *vk* и *ms-10*. Доминантная аллель гена *Vk* обуславливает гладкий конец плода, а рецессивная аллель *vk*- заостренный конец плода. Доминантная аллель гена *Ms-10* детерминирует нормальный размер цветков, а рецессивная аллель *ms-10*- очень мелкие цветки. Растения с рецессивными признаками опылили пыльцой гомозиготных растений с доминантными признаками. В  $F_1$  получили 20 растений, а в  $F_2$ - 160.

1. Сколько растений  $F_1$  имели цветки нормального размера?
2. Сколько типов гамет может образовать растение  $F_1$ ?
3. Сколько фенотипов может быть в  $F_2$ ?
4. Сколько генотипов может быть в  $F_2$ ?
5. Сколько растений  $F_2$  будут иметь оба признака в рецессивном состоянии?

## Тема 15. Сцепленное наследование генов. Кроссинговер

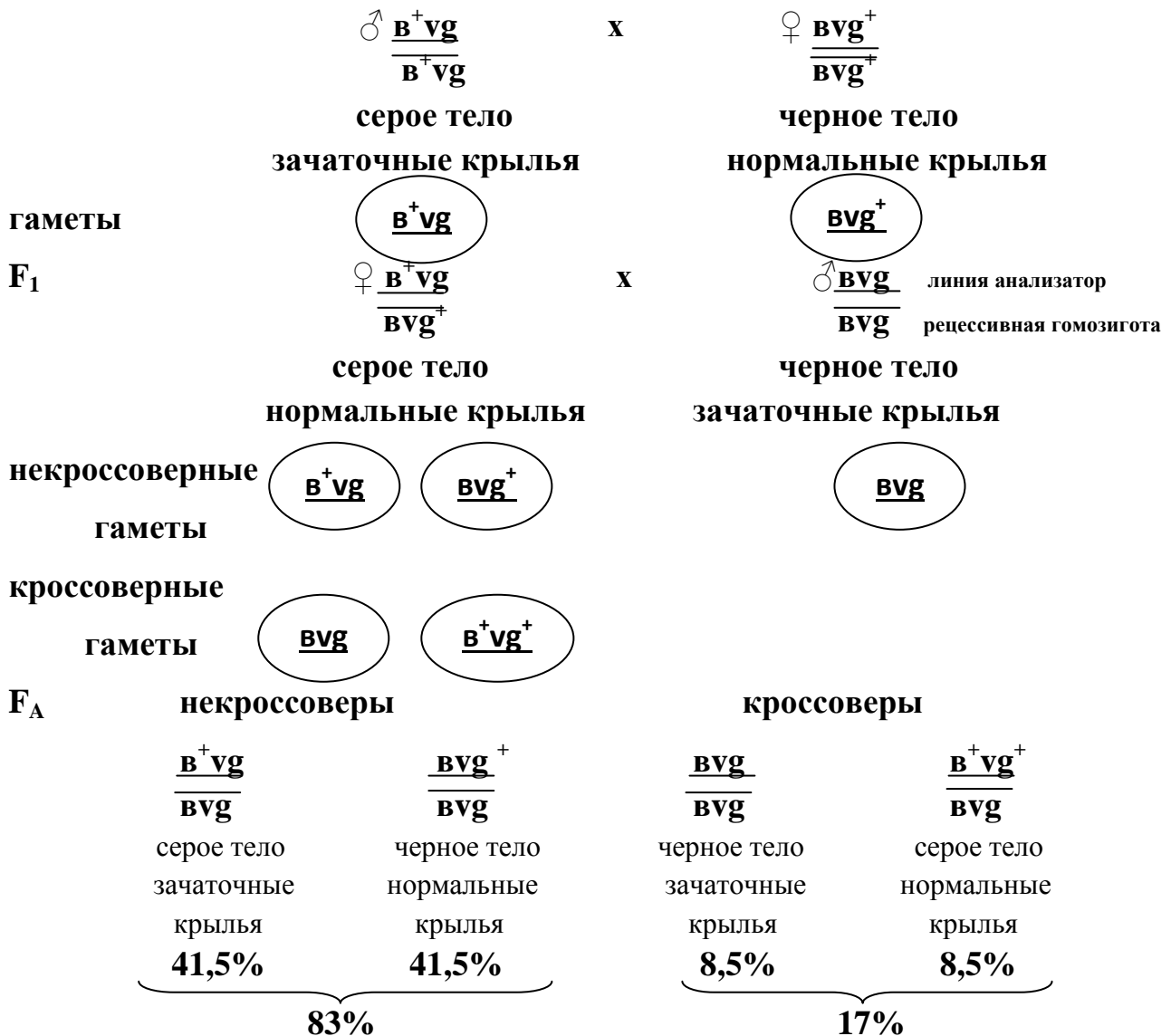
Полное аутосомное сцепление у дрозофилы наблюдается только у самцов, у самок оно никогда не бывает полным.



При скрещивании с самцами линии-анализатора самок F<sub>1</sub> в F<sub>A</sub> было получено четыре фенотипических класса, но их соотношение отличалось от менделевского (1:1:1:1): преобладали особи с родительским сочетанием признаков.

Для объяснения полученных результатов скрещивания Т.Х.Морган выдвинул гипотезу: возможна частная рекомбинация сцепленных генов за счет кроссинговера (обмена) между гомологичными участками гомологичных

### Схема опыта Т.Х.Моргана:



Величина кроссинговера равна процентному содержанию кроссоверных особей в потомстве от анализирующего скрещивания, т.е. выражается в процентах.

Частота кроссинговера не зависит от аллельного состояния генов, участвующих в скрещивании. В  $F_1$  кроссоверы получались с той же частотой: 17%, если в качестве родителей брали гомозиготных мух по доминантным и рецессивным генам.

Следовательно, сцепление генов реально существует и положение их локусов в хромосоме фиксировано. Т.Х.Морган экспериментально доказал, что гены в хромосоме расположены линейно, а частота кроссинговера отражает относительное расстояние между генами: чем чаще осуществляется кроссинговер, тем далее отстоят друг от друга гены в хромосоме; чем реже кроссинговер, тем они ближе друг к другу.

**Пример.** У кукурузы желтая окраска зерновки доминирует над белой, гладкая поверхность зерновки – над морщинистой. Произвели скрещивание растения кукурузы, гомозиготного по обоим парам доминантных генов с растением, гомозиготным по рецессивным генам. В потомстве от скрещивания  $F_1$  с линией анализатором было получено 890 растений, из них 32 были кроссоверными.

1. Сколько растений  $F_1$  имели оба признака в рецессивном состоянии?
2. Какова вероятность образования растениями  $F_1$  некроссоверных гамет?
3. Сколько генотипов было в  $F_2$ ?
4. На каком расстоянии в единицах кроссинговера находятся эти гены в хромосоме?
5. Сколько растений  $F_2$  будут иметь белый и морщинистый алейрон (%)?

Решение задачи:

Записываем условное обозначение генов:

A – желтая окраска зерновки,

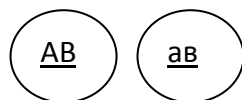
aa – белая окраска зерновки,

B – гладкая поверхность зерновки,

bb – морщинистая поверхность зерновки.

Схема скрещивания при сцепленном наследовании:

$$P \quad \text{♀} \frac{AB}{AB} \times \text{♂} \frac{ab}{ab}$$



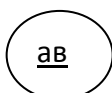
гаметы:

$$F_1 \quad \frac{AB}{ab} \text{ генотип: дигетерозигота}$$

фенотип: желтые, гладкие зерновки

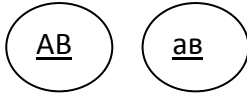
Проведем анализирующее скрещивание:

$$P \quad \text{♀} \frac{AB}{AB} \times \text{♂} \frac{ab}{ab}$$

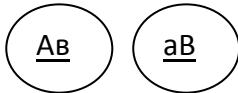


гаметы:

некрссоверные:



крссоверные:



Проанализируем потомство в анализирующем скрещивании:

$\frac{AB}{ab}$  - желтые гладкие – 429 шт. или 48,2%

$\frac{ab}{ab}$  - белые морщинистые - 429 шт. или 48,2%

$\frac{Ab}{ab}$  - желтые морщинистые – 16 шт. или 1,8%

$\frac{aB}{ab}$  - белые гладкие - 16 шт. или 1,8%

Расстояние между генами А и В составляет:

$$1,8\% + 1,8\% = 3,6\% \text{ кроссинговера (морганид)}$$

**Ответы:**

1. 0, все растения  $F_1$  имели доминантные признаки.
2. 96,4% растений.
3. 4 генотипа.
4. 3,6% кроссинговера.
5. 429 растений.

### Контрольные задания

**1. В 11-й хромосоме у томатов локализованы рецессивные гены  $a$  (отсутствие антоциановой окраски) и  $hl$  (отсутствие опушенности растения). Расстояние между этими генами составляет 20 крссоверных единиц. От скрещивания гомозиготных растений с доминантными признаками (наличие антоциановой окраски и опушенности) с рецессивными гомозиготами, в  $F_1$  получили 18 растений. Растения  $F_1$  скрестили с линией-анализатором, в  $F_2$  получили 120 растений.**

1. Сколько типов гамет может образовать растение  $F_2$ ?
2. Сколько из них будут крссоверными (%)?
3. Сколько генотипов может быть в  $F_2$ ?
4. Сколько растений  $F_2$  будут иметь оба доминантных признака?
5. Сколько растений  $F_2$  будут крссоверами?

**2. У томатов ген А обуславливает шаровидные плоды, а ген В обуславливает двухкамерные плоды. Эти гены локализованы в I хромосоме на расстоянии 36 крссоверных единиц. От скрещивания гомозиготных растений с доминантными признаками с растениями, имеющими рецессивные признаки- клювовидные и многокамерные плоды, получили 83**

**растения  $F_1$ . От скрещивания их с линией анализатором в  $F_2$  получили 400 растений.**

1. Сколько растений  $F_1$  имели оба признака в доминантном состоянии и были дигетерозиготами?

2. Сколько типов гамет могли образовать растения  $F_1$ ?

3. Какова вероятность образования растениями  $F_1$  кроссоверных гамет?

4. Сколько растений  $F_2$  будут кроссоверами?

5. Сколько растений  $F_2$  будут иметь шаровидные и двухкамерные плоды?

**3. У кукурузы гены  $br$ , обуславливающий проявление рецессивного признака «укороченные междоузлия», и  $vg$  - «зачаточная метелка», локализованы в 1-ой хромосоме. Расстояние между ними равно 4 кроссоверным единицам. Доминантные аллели этих генов детерминируют нормальную длину междоузлий и нормальные метелки. При скрещивании линии с укороченными междоузлиями и нормальной метелкой с линией, имеющей нормальные междоузлия и зачаточную метелку, в  $F_1$  получили 30 растений. От скрещивания их с линией-анализатором в  $F_2$  получили 600 растений.**

1. Сколько растений  $F_1$  имели оба признака в доминантном состоянии?

2. Какова вероятность образования растениями  $F_1$  кроссоверных гамет?

3. Сколько генотипов было в  $F_2$ ?

4. Сколько растений  $F_2$  будут иметь оба рецессивных признака?

5. Сколько растений  $F_2$  будут иметь укороченные междоузлия и нормальную метелку?



## РАЗДЕЛ 5. СТАТИСТИЧЕСКИЙ ХАРАКТЕР РАСЩЕПЛЕНИЯ

### Тема 16. Использование критерия оценки $\chi^2$ (хи-квадрат) для проверки гипотезы наследования

Явление расщепления, характерное для того или иного вида скрещивания, обусловлено генной детерминацией конкретных признаков и процессами мейоза и оплодотворения. Основы расщепления закладываются на уровне гаметообразования. А само расщепление анализируется у диплоидных организмов. На этапах гаметообразования, оплодотворения, семяобразования, роста и развития растения испытывают влияние условий внешней среды, которые случайным образом могут повлиять на числовые характеристики расщепления.

При изучении наследования признаков гибриды растений выращивают в поле, теплице или в лаборатории и подсчитывают число растений или семян в каждом фенотипическом классе. Полученные таким образом данные называются фактическими. На их основании можно определить фактическое расщепление и избрать соответствующую теоретическую гипотезу наследования. Однако, фактическое расщепление никогда абсолютно не совпадает с теоретически ожидаемым. Это обусловлено тем, что законы наследования признаков основываются на теории вероятности и случайном комбинировании хромосом разных гомологичных пар в мейозе. Так, предопределяется вероятностный характер образования различных типов гамет и их комбинация при оплодотворении. В связи с этим на результаты фактического расщепления влияет размер выборки число анализируемых растений. При небольшом объеме выборки часть комбинаций гамет при оплодотворении может не осуществиться, следствием чего будет изменение числовых значений фактического расщепления. Кроме того, под действием внешних условий среды часть зигот или растений, на разных этапах развития, может погибнуть, а некоторые признаки не проявятся.

Расщепление признаков в гибридных поколениях - явление биологическое, но его проявление носит статистический характер.

В процессе гибридологического анализа очень важно определить является ли обнаруженное отклонение фактического расщепления от теоретически ожидаемого, согласно избранной генетической гипотезы, следствием генетических причин или оно случайно.

Для этого проводят статистическую оценку расхождения между фактическим расщеплением и теоретически ожидаемым. Чаще всего для такой цели используют метод  $\chi^2$  (хи-квадрат).

Критерий соответствия хи-квадрат был предложен в 1901 г известным английским статистиком К. Пирсоном. Критерий хи-квадрат позволяет проверить нулевую гипотезу, то есть предположение, что между фактическим и вычисленным для данного скрещивания теоретическим расщеплениями нет достоверной разницы. На основании оценки критерия соответствия хи-квадрат избранная

гипотеза наследования признаков принимается (нет достоверных различий) или отвергается (различия достоверные). В последнем случае следует подбирать другую гипотезу наследования изучаемых признаков.

Величину  $\chi^2$  вычисляют по формуле:

$$\chi^2 = \sum \frac{d^2}{E}$$

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

Вычислять  $\chi^2$  удобно, пользуясь таблицей, в которую вносят данные гибридологического анализа (табл.). В таблице 3 приведен расчет критерия соответствия  $\chi^2$  для оценки данных.

**Пример.** В  $F_2$  было получено 110 семян с желтыми семядолями и 44 семени с зелеными семядолями, всего 154 семени. Согласно гипотезе наследования в  $F_2$  при моногибридном скрещивании следует ожидать расщепление по фенотипу 3:1. Причем преобладает фенотипический класс с доминантным признаком. Теоретически ожидаемое расщепление вычисляют следующим образом. Общее количество семян 154 шт. следует делить на 4 ( $3+1=4$ ), а затем для вычисления теоретически ожидаемого числа желтых семян, полученное частное от деления ( $154 : 4 = 38,5$ ) умножаем на 3 ( $38,5 \times 3 = 115,5 = 116$  семян). Для получения теоретически ожидаемого числа зеленых семян частное от деления ( $38,5 \times 1 = 38,5 = 38$  семян) умножаем на 1. Полученное значение  $\chi^2 = 1,26$ .

Таблица 3. Вычисления критерия  $\chi^2$  (хи-квадрат) для расщепления в  $F_2$  при моногибридном скрещивании растений гороха, различающихся по окраске семян

Фенотипические классы	Число семян, шт.		Отклонения		$D^2E$
	фактически полученных, $O$	теоретически ожидаемых, $E$	$d = O - E$	$d^2$	
Желтые семядоли	110	116	-6	36	$36/116=0,31$
Зеленые семядоли	44	38	+6	36	$36/38=0,95$
	$\Sigma = 154$	$\Sigma = 154$			$\Sigma = 1,26$

Чтобы сделать правильный вывод о случайном или закономерном характере отклонения, полученное значение  $\chi^2$  сопоставляют с его значением в таблице ?. В

таблице ? величина  $X^2$  зависит от степеней свободы, или независимых переменных, соответствующих числу классов, значения которых могут варьировать независимо. В опытах гибридологического анализа число степеней свободы составляет  $n - 1$ , где  $n$  - общее число классов. В рассматриваемом опыте выделено два фенотипических класса, следовательно число степеней свободы равно 1 ( $2-1=1$ ).

Остается оценить уровень значимости полученного результата при одной степени свободы. Для этого пользуются таблицей 2 предельных значений  $X^2$  при различных степенях свободы и при различных уровнях значимости отклонений.

Уровень значимой вероятности  $P$  в сельскохозяйственных исследованиях принимают равным 0,05 (5% значимости). Это значит, что если вычисленное значение  $X^2$  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. Нулевая гипотеза сохранится. Если вычисленное значение  $X^2$  больше табличного значения в графе 0,05, но меньше значения графы 0,01, то полученные данные сомнительны. А если вычисленное значение  $X^2$  превышает значение графы 0,01, то фактически полученные данные не соответствуют теоретически ожидаемым, отклонения не случайны, нулевая гипотеза отвергается. Следует искать новую гипотезу наследования.

Таблица 4. Значение  $X^2$  при разных степенях свободы  
(по Фишеру  $P$ , с сокращением)

Число степеней свободы $df$	Вероятность $P$						
	0,99	0,95	0,80	0,50	0,20	0,05	0,01
1	0,00	0,04	0,06	0,45	1,64	3,84	6,63
2	0,01	0,10	0,45	1,39	3,22	5,99	9,21
3	0,12,	0,35	1,00	2,37	4,64	7,82	11,34
4	0,30	0,71	1,65	3,36	5,19	9,49	13,28
5	0,55	1,15	2,34	4,35	7,28	11,07	15,09
6	0,87	1,64	3,07	5,35	8,56	12,59	16,81
7	1,24	2,17	3,82	6,35	9,80	14,07	18,48
8	1,65	2,73	4,59	7,34	11,03	15,51	20,09
9	2,09	3,33	5,38	8,34	12,24	16,92	21,67
10	2,56	3,94	6,18	9,34	13,44	18,31	23,21

## Контрольные задания

**1. У гороха от скрещивания гибридов  $F_1$  с зелеными семенами в  $F_2$  получили 440 семян, из них 120 были желтыми.**

1. Определить фактическое расщепление.
2. Избрать гипотезу наследования и определить теоретическое расщепление.

Написать схему скрещивания.

3. Вычислить хи-квадрат.
4. Дать статистическую оценку его величины.
5. Сделать выводы о соответствии гипотезы наследования наблюдаемому расщеплению.

**2. У ночной красавицы в  $F_2$  получили 1232 растения. Из них 260 с красными цветками, 280 с белыми, а остальные растения имели розовую окраску цветков.**

1. Определить фактическое расщепление.
2. Избрать гипотезу наследования и определить теоретическое расщепление.

Написать схему скрещивания.

3. Вычислить хи-квадрат.
4. Дать статистическую оценку его величины.
5. Сделать выводы о соответствии гипотезы наследования наблюдаемому расщеплению.

**3. У мягкой пшеницы в  $F_2$  получили 130 растений, в том числе 60 остистых. Остальные растения были безостыми. Доминирует безостость колоса.**

1. Определить фактическое расщепление.
2. Избрать гипотезу наследования и определить теоретическое расщепление.

Написать схему скрещивания.

3. Вычислить хи-квадрат.
4. Дать статистическую оценку его величины.
5. Сделать выводы о соответствии гипотезы наследования наблюдаемому расщеплению.

## Тема. 17 Генетические процессы в популяциях

Популяция - это совокупность особей одного вида, занимающих определенный ареал, свободноживущих друг с другом, имеющих общее происхождение, определенную генетическую структуру и в той или иной степени изолированных друг от друга. Такая популяция называется панмиктической.

При отсутствии влияния отбора, миграции особей и мутаций генов в популяции сохраняется равновесное состояние из поколения в поколение. Под воздействием указанных факторов на популяцию может происходить изменение соотношения генных частот, что приводит к нарушению генного равновесия и через стабилизирующее скрещивания приводит к установлению новой генетической структуры популяции.

В реальных условиях существования вида отличается влиянием факторов, нарушающих панмиксию. Поэтому идеальная панмиксическая популяция является модельной, теоретически предполагаемой, на которой выясняют закономерности генетической структуры.

Понятие популяции распространяется только на перекрестноопыляющиеся организмы, а самоопыляемые представляют собой смесь чистых линий.

### Наследование в популяции

В панмиктической популяции наследственная структура следующего поколения воспроизводится за счет разнообразных сочетаний различных гамет при оплодотворении, а численность особей того или иного генотипа будет определяться частотой разных типа гамет, произведенных родительскими организмами. Одним из путей изучения генетики панмиктической популяции является исследование характера и частоты распределения в ней особей гомозиготных и гетерозиготных по отдельным генам.

Закон, характеризующий генетическую структуру панмиксических популяций, сформирован в 1908 г. одновременно и независимо друг от друга английским математиком Г.Харди и немецким врачом В. Вайнбергом. Они применили математический анализ, изучая соотношения генотипов (групп крови) в популяции людей, и выявили закономерность в распределении гомозиготных и гетерозиготных генотипов.

Закон Харди-Вайнберга утверждает, что в панмиктической популяции, в результате свободного скрещивания родительских пар и случайного сочетания их гамет, соотношение генотипов в потомстве выражается коэффициентом бинома:

$$(p_A + q_a)^2 = p^2 AA + 2pqAa + q^2 aa = 1$$

Доля гомозиготных доминантных генотипов  $AA$  равна квадрату частоты аллеля  $A$  ( $p^2 AA$ ), а для гомозиготных рецессивных генотипов равна  $aa$  квадрату частоты аллеля  $a$  ( $q^2 aa$ ). Доля же гетерозиготных генотипов  $Aa$  выражается удвоенным произведением частот ( $2p_A q_a$ ).

Закон Харди-Вайнберга позволяет рассчитать частоты аллелей и генотипов в каждой конкретной популяции.

При полном доминировании признака можно определить частоту рецессивного аллеля. Он будет равен квадратному корню из частоты рецессивных гомозигот:  $q_a = \sqrt{q_a a a}$ . Зная частоту рецессивного аллеля, можно вычислить частоту доминантного аллеля:  $p_A = 1 - q_a$ ; частоту гомозигот -  $p^2 A A$ ; частоту гетерозигот -  $2 p q A a$ .

В панмиктической популяции из поколения в поколение будет сохраняться генетическое равновесие, т.е. частоты генов и генотипов, присущие исходной популяции.

Генное равновесие (а также нарушение его) можно определить, исходя из формулы Харди-Вайнберга:

$$p^2 A q^2 = (2 p A q a / 2)^2 \text{ или } (p^2 A q^2) = (p A q a)^2$$

Соблюдение равенств свидетельствует о генном равновесии в популяции по данному аллелю. Нарушение равенства указывает на нарушение генного равновесия в популяции по данному аллелю.

Популяционный метод является одним из методов генетического анализа, который позволяет осуществить генетический анализ без проведения специальных скрещиваний, основываясь на учете фенотипов и математическом анализе.

**Пример.** У подсолнечника наличие панцирного слоя в семянке доминирует над беспанцирностью. При апробации установлено, что 4% семян не имеют панцирного слоя. Вычислите частоты рецессивного и доминантного генов в популяции и определите ее генетическую структуру.

Решение задачи:

По формуле Харди-Вайнберга частоты генотипов в популяции выражают уравнением:

$$p^2 + 2 p q + q^2 = 1,$$

где  $p$  – частота доминантного гена,

$q$  – частота рецессивного гена,

$p + q = 1$  – сумма частот соответствующих генов.

1. Записываем условные обозначения генов:

$A$  – ген панцирности,

$a$  – ген беспанцирности.

2. Рассмотрим соотношение генотипов в популяции по аллельным генам  $A$  и  $a$ .

Выразим частоту гена  $A$  величиной  $p$ , а частоту гена  $a$  –  $q$ . Так как каждый ген одной аллельной пары может быть  $A$  и  $a$ , то частоты  $p + q = 1$  (100%), а  $p = 1 - q$ .

3. Определяем частоту рецессивного гена в долях единицы. По условию задачи частота рецессивных гомозиготных генотипов  $q^2=4\%$ , что в долях единицы соответствует 0,04. Частота рецессивного гена  $q = \sqrt{0,04} = 0,2$ , а частота доминантного гена  $p = 1 - 0,2 = 0,8$ .

4. Определяем частоту гомозигот и гетерозигот среди фенотипически одинаковых семян, имеющих панцирный слой:

$$AA = p^2 = 0,8^2 = 0,64 \text{ или } 64\%.$$

$$Aa = 2pq = 2 \times 0,8 \times 0,2 = 0,32 \text{ или } 32\%.$$

Таким образом, генетическая структура данной популяции подсолнечника:

	AA – 64%	A – 80%
	Aa – 32%	a – 20%
aa – 4%		

### Контрольные задания

1. Доля особей, имеющих генотип «aa», в большой естественной популяции равна 0,16. Рассчитайте структуру данной популяции по генотипам.

2. У гречихи ярко-красная окраска растений неполно доминирует над зеленой. Гетерозиготы по данным генам имеют розовую окраску. Установлено, что частота доминантного гена ярко-красной окраски в популяции  $p=0,4$ . Определите частоты генотипов с зеленой и розовой окраской.

3. При анализе гибридной популяции ржи установлено, что частота доминантного гена устойчивости к стеблевой головне  $p=0,9$ . Определите генотипическую и фенотипическую структуру популяции.

4. Высеяны в равных количествах семена пшеницы красной (Aa и AA) и белой (aa). Пшеница самоопылитель. Какое будет соотношение красных и белых семян через 10 лет?

5. Что произойдет с популяцией, подчиняющееся правилу Харди-Вайнберга, за 10 лет, если исходное соотношение генотипов AA-25%, Aa-50%, aa -25%.

### ВОПРОСЫ К ЭКЗАМЕНУ

1. Предмет и задачи генетики как науки

2. Методы генетических исследований
3. Этапы развития генетики как науки
4. Г.-И. Мендель – основоположник генетики как науки.
5. Роль отечественных и иностранных ученых в развитии генетики
6. Связь генетики с другими науками. Значение генетики в селекции.
7. Роль структур ядра и цитоплазмы клетки в сохранении и передачи наследственности.
8. Роль хромосом как материальных носителей наследственности. Строение хромосом (морфология и тонкая структура хромосом).
9. Понятия о кариотипе. Диплоидный и гаплоидный наборы хромосом. Гомологические хромосомы.
10. Роль нуклеиновых кислот как материальных носителей наследственности
11. Строение ДНК и РНК. Видовая специфичность ДНК.
12. Репликация ДНК.
13. Транскрипция и трансляция.
14. Понятия о гене. Молекулярное строение гена.
15. Генетический код биосинтеза белка. Его триплетная структура.
16. Митоз. Фазы митоза.
17. Аномалии митоза (амитоз, эндомиоз, политения)
18. Мейоз. Фазы мейоза.
19. Передача наследственной информации при митозе и мейозе.
20. Женский гаметогенез у растений (мегаспоро- и мегагаметогенез)
21. Мужской гаметогенез у растений (микроспоро- и микрогаметогенез).
22. Передача наследственной информации при бесполом и половом размножении
23. Апомиксис (партеногенез, гиногенез, апогамия) регулярный и нерегулярный)
24. Работы Г.И. Менделя по усвоению законов наследственности I и II законы Менделя
25. Понятие о генотипе и фенотипе. Закономерности расщепления во 2-м гибридном поколении при моногибридном наследовании
26. Понятие о доминантности и рецессивности. Закономерности наследования при полном и неполном доминировании
27. Типы скрещиваний и их значение в генетическом анализе
28. Анализирующее скрещивание и его значение в генетическом анализе
29. Закономерности дигибридного наследования.
30. Закономерности расщепления по фенотипу и генотипу во 2-м гибридном поколении при дигибридном и тригибридном наследовании.
31. III закон Менделя: закон независимого комбинирования наследственных факторов при полигибридном наследовании.
32. Закономерности комбинирования генов при образовании гамет и зигот различной степени сложности.
33. Комплементарное действие генов.
34. Эпистатическое действие генов
35. Полимерия
36. Наследование количественных признаков. Явление трансгрессии
37. Явление сцепленного наследования. Группы сцепления
38. Характер расщепления в потомстве гибридов при независимом и сцепленном наследовании.



39. Генетическая теория определения пола
40. Пол и половые хромосомы. Механизм определения пола
41. Балансовая теория определения пола
42. Закономерности наследования признаков, сцепленных с полом
43. Понятие о перекресте хромосом (кроссинговер). Механизм кроссинговера
44. Закономерности наследования признаков при кроссинговере
45. Линейное расположение генов в хромосоме
46. Рекомбинация генов при кроссинговере. Величина перекреста.
47. Генетические карты хромосом
48. Значение перекреста хромосом в эволюции и селекции растений
49. Понятие об изменчивости. Модификационная (фенотипическая) изменчивость. Норма реакции организма.
50. Генотипическая изменчивость: комбинационная и мутационная. Классификация мутаций
51. Мутационная изменчивость. Точковые и хромосомные мутации.
52. Геномные мутации
53. Полиплоидия, гаплоидия и анеуплоидия
54. Роль полиплоидии в эволюции и селекции растений
55. Особенности гаметогенеза и характер расщепления у тетраплоидов. Явление пониженной плодовитости у полиплоидов
56. Аллоплоидия. Причины бесплодия отдаленных гибридов и пути его восстановления. Работы Г.Д. Карпеченко. Роль аллоплоидии в эволюции и селекции растений.
57. Отдаленная гибридизация. Межвидовая и межродовая гибридизация.
58. Нескрещиваемость видов. Причины и методы ее преодоления.
59. Бесплодие отдаленных гибридов, его причины и способы преодоления.
60. Особенности формирования в потомстве отдаленных гибридов
61. Синтез и ресинтез видов
62. Значение отдаленной гибридизации в эволюции и селекции растений
63. Трансгенез. Технология получения трансгенных растений
64. Практическое использование трансгенных сортов сельскохозяйственных растений
65. Понятие об инбридинге и аутбридинге. Генетическая сущность инбридинга
66. Явление гетерозиса и его генетическая сущность. Практическое использование гетерозиса и различных сельскохозяйственных растений
67. Гипотеза и теория гетерозиса
68. Использование цитоплазматической мужской стерильности при получении гетерозисных гибридов
69. Понятие об онтогенезе. Генетическая программа индивидуального развития.
70. Генетическая регуляция биосинтеза белка в клетке в онтогенезе
71. Понятие о популяции. Популяция самоопылителей и перекрестников.
72. Закон Харди-Вайберга. Генетическая структура популяций.

## ГЛОССАРИЙ

**Автогамия** – самооплодотворение при гомоклином опылении, слияние гамет, продуцированных одним и тем же цветком.

**Автогенез** – ошибочное направление эволюционной теории, рассматривающее эволюцию как результат действия внутренних сил самого организма вне зависимости от условий внешней среды.

**Автополиплоид** (аутополиплоид, эуплоид) – организм, возникший в результате кратного увеличения одного и того же набора хромосом.

**Автосинтез** – конъюгация между собой хромосом одной родительской формы у отдаленного гибрида.

**Аддитивный эффект** – суммарное выражение однозначно действующих полимерных генов.

**Адекватные изменения** – изменения, возникающие в том же направлении, что и вызывающее их воздействие.

**Аллели множественные** – несколько возникших путем мутаций состояний одного локуса хромосомы, отличающихся по своему проявлению

**Аллельные гены (аллели)** – гены одной пары признаков, находящихся в одинаковых точках гомологичных хромосом. У диплоидного организма два аллеля не могут находиться в одной гамете.

**Аллогамия** – опыление чужой пылью.

**Аллополиплоид** – полиплоидный организм, развивающийся в результате объединения наборов хромосом различных форм.

**Аллосинтез** – конъюгация хромосом у отдаленного гибрида.

**Альбинизм** – отсутствие окраски у всего организма или отдельных его частей, вызываемое генами или плазмогенами, препятствующими синтезу красящих пигментов.

**Амфидиплоид** – полиплоидный организм, возникший в результате удвоения хромосомных наборов двух разных видов или родов.

**Амфимиксис** – обычный тип полового процесса, при котором зародыш образуется в результате слияния женской и мужской гамет.

**Анафаза** – стадия митоза и мейоза, следующая за метафазой, во время которой дочерние хромосомы отходят по направлению к разным полюсам клетки.

**Андрогенез** – мужской партеногенез – развитие гаплоидного организма после оплодотворения, если ядро яйцеклетки по каким-либо причинам элиминировалось.

**Анеуплоид (гетероплоид)** – растение, имеющее уменьшенное или увеличенное число хромосом одной или нескольких гомологических пар.

**Антигены** – чужеродные для данного вида белки (в том числе белки микробов). При попадании в живой организм вызывают образование защитных веществ – антител.

**Антимутаген** – вещество, предупреждающее или снимающее действие мутагенов.

**Антитела** – вещества белкового происхождения, вырабатываемые организмом в ответ на введение в него антигенов. Способствуют выработке в организме иммунитета.

**Апомиксис** – развитие организма без слияния половых клеток; из неоплодотворенной яйцеклетки (*партеногенез*), из вегетативной клетки зародышевого мешка (*апогамия*) или из вегетативной клетки окружающих его тканей (*апоспория*).

**АТФ** – аденозинтрифосфорная кислота, универсальный источник энергии для всех процессов, протекающих в клетке. Состоит из аденина, рибозы и трех «фосфатных групп».

**Аутбридинг** – скрещивание между неродственными особями.

**Аутосомы** – обычные, не половые хромосомы.

**Ахроматин** – вещество клеточного ядра, не окрашивающееся характерными для хромосом красителями.

**Бактериальная трансформация** – перенос с помощью ДНК наследственных признаков от одного штамма бактерий к другому.

**Бактериофаг (пожиратель бактерий)** – вирус, паразитирующий на бактериях, вызывающий их лизис (растворение).

**Бивалент** – две гомологичные хромосомы, конъюгирующие между собой в мейозе.

**Биотип** – группа генетически идентичных особей.

**Варианса** – отношение суммы квадратов отклонений значений отдельных вариантов от средней для данного вариационного ряда к числу степеней свободы.

**Варианта** – значение любого члена вариационного ряда, составленного по какому-либо количественному признаку.

**Возвратные скрещивания (беккроссы)** – скрещивания, при которых гибрид повторно (однократно или многократно) скрещивается с одной из родительских форм.

**Вид** – репродуктивно изолированная совокупность скрещивающихся популяций.

**Гаметофит** – половое поколение у цветковых растений, несущее половинное число хромосом, в противоположность спорофиту, развивающемуся в результате оплодотворения и имеющему двойное (диплоидное) число хромосом.

**Гаметы** – зрелые мужские и женские половые клетки, содержащие гаплоидное (половинное) число хромосом по сравнению с остальными клетками тела.

**Гаплоид** – организм, в клетках которого содержится в 2 раза меньше хромосом ( $n$ ), чем у исходной формы.

**Гексаплоид** – организм, клетки которого содержат шесть основных наборов хромосом.

**Гемизиготность** – случай, когда особь имеет только одну хромосому и, следовательно, не может быть ни гомо-, ни гетерозиготной

Гемизиготными по генам, содержащимся в X-хромосоме, являются самцы дрозофилы.

**Ген** – основной материальный элемент наследственности, участок молекулы ДНК, входящей в состав хромосом. Контролирует определенную ступень обмена веществ в организме и оказывает тем самым специфическое действие на развитие одного или нескольких признаков.

**Генеральная совокупность** – совокупность единиц – особей или признаков, из которой отбираются варианты для совместного изучения. Часть единиц, отобранная для изучения генеральной совокупности, называется выборочной совокупностью (выборкой).

**Генерация** – поколение организмов.

**Генетика** – наука о наследственности и изменчивости организмов. Генетический анализ – основной метод изучения характера действия и числа генов, определяющих наследование данного признака. Включает гибринологический, мутационный и популяционный методы.

**Генетический груз** – уменьшение приспособленности популяции, вызванное вредными генами (например, неэлиминированными рецессивами).

**Генетический код** – см. наследственный код.

**Геноинженерия** – целенаправленное изменение генетических программ клеток для придания исходным формам новых свойств или создания принципиально новых форм организмов. Осуществляется путем введения в клетку чужеродной генетической информации, гибридизации соматических клеток и другими приемами.

**Геном** – основной гаплоидный набор хромосом; совокупность качественно различных хромосом, содержащих полный одинарный набор генов.

**Генотип** – совокупность всех генов, определяющих развитие признаков и свойств растений.

**Генофонд** – совокупность генов популяции, характеризующаяся определенной их частотой.

**Гены-модификаторы** – неаллельные гены, изменяющие проявление признака, контролируемого в основном другим геном. Самостоятельно не проявляются, но могут усиливать или ослаблять действие главного гена.

**Гены структурные** – гены, несущие информацию о последовательности аминокислот в белковой молекуле, т. е. определяющие первичную структуру белков.

**Гетерозиготный организм** – особь, содержащая в клетках тела разные гены данной аллельной пары, например *Aa*. При размножении такой особи происходит расщепление признаков.

**Гетерозис** – увеличение мощности, повышение жизнеспособности, возрастание продуктивности гибридов первого поколения по сравнению с родительскими формами.

**Гетерокарионы** – первичные продукты слияния двух соматических клеток, имеющих в одной общей цитоплазме два или несколько разных ядер.

**Гибрид** – организм, сочетающий в себе признаки и свойства генетически различающихся родительских форм.

**Гибридизация** – процесс создания новых форм путем рекомбинации признаков и свойств в результате скрещивания.

**Гибридная популяция** – совокупность наследственно различающихся особей, полученная в результате скрещивания и расщепления.

**Гибридное растение** – растение, полученное в результате скрещивания генетически различающихся родительских форм.

**Гомеостаз генетический** – поддержание под влиянием естественного отбора частоты генов в популяции на определенном относительно постоянном уровне.

**Гомозиготный организм** – особь, содержащая в клетках тела одинаковые гены данной аллельной пары ( $AA$  или  $aa$ ). При размножении такой особи расщепления по этим признакам быть не может.

**Гомологические хромосомы** – парные, соответствующие, полученные при оплодотворении хромосомы, нормально конъюгирующие между собой в мейозе.

**Группа сцепления** – совокупность всех генов, локализованных в данной хромосоме, благодаря чему они наследуются совместно (сцепленно).

**Двойное оплодотворение у покрытосеменных растений** – яйцеклетка оплодотворяется одним, а диплоидное ядро эндосперма – другим спермием генеративной клетки. В результате возникают диплоидная зигота ( $2n$ ) и триплоидный эндосперм ( $3n$ ).

**Делеция (нехватка)** – выпадение участка хромосомы, содержащего один или несколько генов.

**Диаллельные (циклические) скрещивания** – скрещивания, применяемые для определения специфической комбинационной способности самоопыленных линий. При этом каждая линия скрещивается со всеми остальными для оценки всех возможных комбинаций.

**Дигаплоид** – особь, происходящая от тетраплоидной формы, но имеющая по сравнению с ней в 2 раза меньше хромосом ( $2x$  вместо  $4x$ ).

**Дигибридное скрещивание** – скрещивание при различии родительских особей по двум парам аллелей.

**Диплоид** – организм с двумя гомологичными наборами хромосом в соматических клетках ( $2n$ ): один привнесен в зиготу женской, а второй – мужской родительской формой.

**Дискретное строение наследственного материала** – строение ДНК и хромосом, состоящих из отдельных единиц – генов, способных к рекомбинации, определяющих развитие различных признаков и относительно независимых друг от друга.

**Дисперсия** – статистический показатель выборки, характеризующий отклонения от среднего значения.

**Длительные модификации** – передающиеся в течение нескольких поколений изменения компонентов цитоплазмы, индуцированные внешними воздействиями.

**ДНК** – дезоксирибонуклеиновая кислота. Основной материальный носитель наследственности. Биополимер, молекула которого состоит из двух полинуклеотидных цепей, свернутых в спираль. В состав отдельных нуклеотидов ДНК входят азотистые основания, сахар дезоксирибоза и остаток фосфорной кислоты.

**Доминантный ген** – один из пары аллельных генов, подавляющий в гетерозиготном состоянии проявление другого (рецессивного) гена ( $A > a$ ).

**Доминирование** – подавление у гибридных организмов одних признаков другими. Может быть полным, когда гетерозигота  $Aa$  фенотипически не отличается от гомозиготы  $AA$ , и неполным, когда доминантный ген не полностью подавляет проявление своего рецессивного аллеля.

**Дрейф генов** – генетические изменения в популяциях, вызванные скорее случайными явлениями, чем отбором.

**Дупликация** – удвоение какого-либо участка хромосомы.

**Зигота** – оплодотворенная яйцеклетка, дающая начало развитию нового организма, имеет двойное, диплоидное ( $2n$ ) число хромосом.

**Изменчивость** – процесс возникновения различий между особями по ряду признаков тела или отдельных его органов (размеры, форма, окраска, химический состав) и их функций. Может быть наследственной и модификационной.

**Инбредный минимум (инцухт-минимум)** – состояние инбредного потомства, когда депрессия достигла наивысшего выражения и дальнейшего снижения жизнеспособности особей в последующих поколениях не происходит, а потомство становится однородным.



**Инбридинг (инцухт)** – принудительное самоопыление или скрещивание между родственными особями перекрестноопыляющихся растений. В результате инбридинга получают инбредные линии (инцухт-линии), называемые также самоопыленными линиями.

**Инверсия** – хромосомная мутация, возникающая в результате двух разрывов и перевертывания участка хромосомы на  $180^\circ$ .

**Интеркинез (интерфаза)** – стадия покоя между первым и вторым делениями мейоза или между двумя митозами, когда в клетке происходят все процессы биосинтеза.

**Интерференция** – подавление кроссинговера в близких участках хромосомы под влиянием кроссинговера, происходящего в соседних районах

**Интрогрессия** – включение генов одного вида в генофонд другого.

**Информационная РНК (и-РНК)** – РНК, играющая роль переносчика информации от ДНК к рибосомам. Состав оснований в молекуле информационной РНК аналогичен ДНК, только вместо тимина содержится урацил. На информационной РНК, как на матрице, происходит синтез белка из аминокислот.

**Инциухт** – см. инбридинг.

**Инциухт-линия (самоопыленная линия)** – потомство одного перекрестноопыляющегося растения, полученное в результате принудительного самоопыления.

**Кариогамия** – слияние ядер мужской и женской гамет в ядро зиготы. Составляет основу процесса оплодотворения.

**Кариокинез** – см. митоз.

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

**К-митоз** – митоз, заторможенный инактивацией веретена под воздействием колхицина.

**Кодон** – единица наследственной информации, состоящая из трех расположенных в определенной последовательности азотистых оснований и контролирующая положение конкретной аминокислоты в полипептидной цепи.

**Колхицин** – алкалоид, сильный растительный яд. Разрушая веретено клеточного деления, вызывает образование клеток с удвоенным числом хромосом.

**Комбинационная (гибридная) изменчивость** – наследственная изменчивость, возникающая в результате сочетания и взаимодействия генов при скрещивании.

**Комплементарное действие генов** – совместное, дополняющее друг друга действие двух или большего числа генов на развитие какого-либо признака.

**Конъюгация хромосом (синапсис)** – сближение гомологичных хромосом в профазе мейоза, когда между ними возможен взаимный обмен отдельными участками.

**Коэффициент инбридинга (инцухта)** – степень увеличения гомозиготности в популяции под влиянием близкородственного скрещивания.

**Коэффициент наследуемости** – доля генетической изменчивости в общей фенотипической изменчивости какого-либо признака. Чем выше коэффициент наследуемости данного признака, тем эффективнее отбор по фенотипу.

**Кроссбридинг (ксеногамия)** – перекрестное опыление.

**Кроссинговер** – перекрест хромосом, в результате которого между ними может происходить обмен гомологичными (одинаковыми) участками.

**Ксенийность** – непосредственное проявление признаков отцовского организма на эндосперме семени (ксении 1-го порядка) или околоплоднике (ксении 2-го порядка) материнских растений.

**Летальный ген** – ген, вызывающий в гомозиготном состоянии гибель организма.

**Линия растений** – потомство одного гомозиготного по всем генам самоопыляющегося растения.

**Локус хромосомы** – участок хромосомы, в котором локализован ген.

**Макроспорогенез (мегаспорогенез)** – процесс образования макроспор (мегаспор). Одна из макроспор, формирующаяся в семязпочке, дает зародышевый мешок.

**Материнская наследственность** – наследственность, определяемая факторами цитоплазмы или пластид и передаваемая только женскими организмами.

**Мейоз** – особый тип клеточного деления, происходящего при развитии половых клеток или спор, приводящего к уменьшению (редукции) числа хромосом вдвое. В процессе мейоза происходит два последовательных деления ядра, а удваиваются хромосомы только один раз. В мейозе конъюгируют гомологичные хромосомы.

**Малые мутации** – наследственные изменения, в незначительной степени затрагивающие физиологические и морфологические признаки организмов.

**Метафаза** – средняя, вторая, фаза митоза или мейоза, во время которой хромосомы располагаются в экваториальной плоскости клетки, образуя ядерную пластинку.

**Микроспорогенез** – процесс образования пыльцы в пыльниках покрытосеменных растений. Гиплоидные клетки (микроспоры), возникающие в результате двух мейотических делений, развиваются в пыльцевые зерна.

**Митоз** – деление клетки, в результате которого происходит сначала удвоение хромосом, а затем их равномерное распределение между двумя вновь возникающими клетками.

**Митохондрии** – нитевидные или гранулярные образования, состоящие из белка, липидов, РНК и ДНК. Являются центрами клеточного дыхания, обмена веществ и генерирования энергии. В них вырабатывается АТФ.

**Модификация** – различия в степени проявления какого-либо признака под влиянием меняющихся внешних условий.

**Молекулярная генетика** – наука, изучающая явления наследственности и изменчивости на основе (уровне) молекулярных структур клетки.

**Моногибридное скрещивание** – скрещивание организмов, различающихся по одной паре аллелей.

**Моносомик** – анеуплоид, в диплоидном наборе которого одна из парных хромосом представлена в единственном числе ( $2n-1$ ).

**Моносомный анализ** – генетический анализ, основанный на использовании моносомиков и нуллисомиков.

**Мутагенез** – процесс возникновения наследственных изменений (мутаций) под влиянием естественных и искусственных факторов (мутагенов).

**Мутагены** – факторы, вызывающие мутации. Подразделяются на физические и химические.

**Мутант** – организм, у которого в результате мутации возникло изменение какого-либо признака или свойства.

**Мутационная изменчивость** – структурные изменения генов и хромосом, ведущие к возникновению новых наследственных признаков и свойств организма.

**Мутация** – новое наследственное изменение, возникающее независимо от скрещивания и связанное с изменением ДНК хромосом.

**Наследование** – процесс передачи наследственной информации от одного поколения организмов другому.

**Наследственная информация** – порядок нуклеотидов ДНК и РНК, контролирующий синтез определенных белков и развитие на их основе соответствующих признаков организма.

**Наследственность** – процесс воспроизведения организмами в ряду последовательных поколений сходного типа обмена веществ, признаков и свойств.

**Наследственный (генетический) код** – последовательность расположения азотистых оснований в ДНК, определяющая расположение аминокислот в синтезируемой белке.

**Наследственный фактор** – см. ген.

**Наследуемость** – доля генотипически обусловленной изменчивости (генетический компонент) в общей фенотипической изменчивости организмов.

**Насыщающие скрещивания** – многократное скрещивание гибридов в какой-либо комбинации с отцовской исходной формой. При этом происходит насыщение материнской формы ядерным материалом отцовской формы.

**Несовместимости гены (5-факторы)** – гены, обуславливающие совместимость или несовместимость двух гамет и, следовательно, возможность оплодотворения.

**Норма реакции** – способность реагирования организма на изменение окружающих условий. Определяется генотипом и проявляется в форме модификаций.

**Нуклеиновые кислоты** – высокомолекулярные вещества, биополимеры, хранящие и передающие у всех организмов наследственную информацию. Состоят из нуклеотидов, последовательность которых определяет синтез специфических белков. Представлены двумя типами: ДНК и РНК.

**Нуклеотид** – сложное органическое вещество, состоящее из азотистого основания, сахара рибозы или дезоксирибозы и фосфорной кислоты. Нуклеотиды входят в состав молекул ДНК и РНК.

**Нуллисомик** – растение, у которого в диплоидном наборе отсутствует пара гомологичных хромосом ( $2n-2$ ).

**Обратная мутация** – мутация ранее мутировавшего гена вновь в исходное состояние.

**Обратная транскриптаза (ревертаза)** – фермент, с помощью которого осуществляется обратная транскрипция – синтез ДНК на и-РНК-матрице.

**Общая комбинационная способность** – средняя ценность самоопыленных линий в гибридных комбинациях. Определяется в результате скрещивания линий с каким-либо сортом или гибридом (тестером).

**Онтогенез** – индивидуальное развитие организма от оплодотворенной яйцеклетки до естественной смерти.

**Оперон** – генетическая единица транскрипции кода ДНК. Совокупность генов, составляющих функциональную единицу хромосом. Состоит из структурных генов и гена-оператора.

**Основное число хромосом ( $x$ )** – исходный хромосомный набор, благодаря умножению которого образовался данный полиплоидный ряд. У диплоидных видов основное число хромосом равно гаплоидному их числу.

**Отбор стабилизирующий** – устранение всех фенотипов, слишком сильно уклоняющихся от среднего фенотипа популяции, и как следствие этого – устранение генов, определяющих развитие таких уклоняющихся фенотипов.

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

**Панмиксия** – свободное, основанное на случайности, скрещивание особей в пределах популяции.

**Партеногенез** – развитие нового организма из неоплодотворенной яйцеклетки.

**Перекрест (кроссинговер)** – обмен гомологичными участками у хромосом одной пары, приводящий к рекомбинации генов.

**Плазмиды** – внехромосомные молекулы ДНК, способные к автоплоидной репликации и передающиеся в дочерние клетки при делении бактерий.

**Плазмогены** – наследственные факторы, локализованные в цитоплазме, способные к авторепродукции и передаче наследственной информации.

**Плейотропия** – способность гена оказывать влияние одновременно на несколько признаков организма. Свойственна большинству генов.

**Плоидность** – число геномов в клетках данного организма.

**Полигены** – гены, контролирующие количественную (полигенную) генетическую изменчивость. Действие полигенов в сильной степени зависит от внешних условий, анализируется оно методами математической генетики.

**Полигибрид** – гибрид, полученный в результате скрещивания особей, различающихся по нескольким признакам.

**Полимерные (однозначные – множественные) гены** – неаллельные гены, действующие на один и тот же признак одинаковым образом.

**Полиплоидия** – наследственные изменения, связанные с увеличением числа хромосом.

**Полирибосомы** – комплекс рибосом, связанных молекулой РНК. Участвуют в синтезе крупных белковых молекул.

**Половые хромосомы** – хромосомы, различающиеся по структуре и функциям у разных полов и определяющие развитие пола

**Популяция** – совокупность особей одного вида, заселяющих определенную территорию, свободно скрещивающихся друг с другом и в той или иной степени изолированных от других совокупностей. В

селекции под популяцией понимают группу особей, имеющих наследственные различия.

**Приобретенные признаки или свойства** – черты, отсутствовавшие у предков данной особи и приобретенные организмом в течение его онтогенеза.

**Прокариоты** – организмы (бактерии и сине-зеленые водоросли), у которых генетический материал представлен молекулой ДНК, прямо включенной в цитоплазму.

**Профаза мейоза** – первая стадия 1-го деления мейоза, во время которой происходит конъюгация гомологичных хромосом и обмен участками между ними (кроссинговер).

**Профаза митоза** – первая стадия митоза, во время которой хромосомы благодаря спирализации становятся видимыми.

**Пуффы** – вздутия, представляющие собой активные участки гигантских полигенных хромосом, в которых происходит синтез РНК.

**Расщепление** – появление разнообразных форм в гибридных поколениях в результате рекомбинации аллельных и неаллельных генов в процессе мейоза.

**Редукционное деление** – см. мейоз.

**Рекомбинация** – перегруппировка родительских генов при мейозе в результате кроссинговера.

**Репарация** – самовосстановление первичной структуры ДНК, следующее после нарушения ее физическими или химическими мутагенами.

**Репликация ДНК** – удвоение молекулы ДНК. Двойная цепь ее сначала разделяется на две, и на каждой из них достраиваются новые комплементарные дочерние цепи нуклеотидов под действием фермента ДНК-полимеразы.

**Рецессивный признак** – признак, подавляемый в гибридном организме действием доминантного гена той же аллельной пары.



**Реципрокные (взаимные)** скрещивания – скрещивания между двумя формами, когда каждая из них в одном случае берется в качестве материнской, а в другом – в качестве отцовской формы.

**Рибосомы** – очень мелкие сферические частицы в цитоплазме, в которых происходит синтез белковых молекул.

**РНК** – рибонуклеиновая кислота, биологический полимер, участвующий в биосинтезе белка. Состоит из нуклеотидов, соединенных в виде спиралевидной цепочки. В состав каждого из них входят: азотистые основания (аденин, гуанин, цитозин, урацил), сахар рибоза и фосфорная кислота.

**Сайт** – термин, применяемый иногда для обозначения наименьшей единицы мутирования и комбинирования, затрагивающих отдельные нуклеотиды, внутри цистрона.

**Самонесовместимость** – невозможность самооплодотворения растений, имеющих обоеполые цветки. Самонесовместимость является механизмом, препятствующим инбридингу и способствующим кроссбридингу.

**Сверхдоминирование** – большая мощность и жизнеспособность гетерозигот по сравнению с обеими гомозиготами по данной паре аллелей ( $AA < Aa > aa$ ).

**Серия аллелей** – ряд изменений одного и того же гена.

**Сесквидиплоид** – отдаленный гибрид, у которого хромосомный комплекс одного вида представлен двойным, а другой – обычным диплоидным набором хромосом.

**Синапсис (синтез)** – конъюгация гомологичных хромосом в профазе мейоза.

**Сингамия** – слияние гамет.

**Спектр мутаций** – совокупность всех мутаций, возникающих у организма под действием определенного мутагена

**Спермий** – название мужской половой клетки у растений.

**Специфическая комбинационная способность** – повышенная ценность самоопыленной линии в какой-либо конкретной комбинации. Определяется путем скрещивания многих линий между собой.

**Спонтанные мутации** – естественно возникающие наследственные изменения.

**Спорофит** – бесполое диплоидное поколение жизненного цикла растений. Начинается с оплодотворенной яйцеклетки и заканчивается образованием спор.

**Стохастический процесс** – процесс, результаты которого могут быть предсказаны с определенной вероятностью (в противоположность детерминированному процессу).

**Сублетальные гены** – полублетальные гены, наличие которых приводит к гибели более 50% особей.

**Супермутагены** – сверхмутагены, химические мутагенные вещества, вызывающие наибольшее число мутаций, например нитрозоэтилмочевина или нитрозометилмочевина.

**Сцепление** – совместная передача потомству генов в тех же комбинациях, в каких они были у родительских форм. Связана с локализацией генов в одной хромосоме (группе сцепления).

**Телофаза** – четвертая, последняя фаза митоза или мейоза, во время которой происходит деспирализация хромосом и образование дочерних ядер.

**Тетравалент (квадривалент)** – группа из четырех гомологичных хромосом полиплоидного организма, конъюгирующих между собой в мейозе.

**Тетраплоид** – организм, имеющий в клетках тела четыре основных (гаплоидных) набора хромосом.

**Тетрасомик** – анеуплоид, в диплоидном наборе которого одна из хромосом представлена четыре раза.

**Точковая (генная) мутация** – микроскопически невидимая мутация, затрагивающая очень небольшой участок хромосомы.

**Трансгенез** – перенос наследственной информации от одной клетки в другую с последующим фенотипическим выявлением.

**Трансгрессии** – суммирующее действие полимерных генов, вызывающих увеличение или уменьшение какого-либо признака или свойства.

**Трансдукция** – перенос генетической информации из одной бактериальной клетки в другую, осуществляемый ДНК фагов.

**Транскрипция** – перенос (переписывание) информации о нуклеотидном строении ДНК на и-РНК.

**Транслокация** – один из видов перестроек хромосом, при котором происходит обмен участками гомологичных хромосом.

**Трансляция** – перевод информации о нуклеотидном строении к-РНК на аминокислотное строение белка. В этом процессе матрицей для биосинтеза белка служит м-РНК.

**Транспортная РНК (т-РНК)** – один из видов РНК, играющий роль переносчика аминокислот к рибосомам, где они связываются в полипептидную цепь. Число различных молекул т-РНК соответствует числу аминокислот, участвующих в синтезе белка.

**Трансформация** – изменение наследственного свойства какого-либо штамма бактерий в результате поглощения ДНК другого штамма.

**Тригибрид** – гибрид, гетерозиготный по трем парам аллелей.

**Триплет** – структурный элемент гена, состоящий из трех соединенных в определенной последовательности азотистых оснований и кодирующий одну аминокислоту.

**Триплоид** – организм, клетки которого имеют три основных (гаплоидных) набора хромосом.

**Трисомик** – анеуплоид, в диплоидном наборе которого одна из хромосом представлена 3 раза.

**Тритикале** – пшенично-ржаные 56- или 42-хромосомные амфидиплоиды.

**Униваленты** – единичные, неконъюгирующие хромосомы в первом делении мейоза. Распределяются к полюсам клетки в анафазе случайно.

**Фенотип** — совокупность всех признаков и свойств организма, сформировавшихся на основе генотипа во взаимодействии с условиями внешней среды.

**Фенокопия** – модификация фенотипа (вызванная особыми условиями среды), напоминающая изменение фенотипа, обусловленное мутацией.

**Флюктуация** – особая форма модификации, состоящая в плавном, очень постепенном изменении признака.

**Хиазма** – характерная фигура, образующаяся на стадии диплономы мейоза в результате перекрещивания двух хроматид пары гомологичных хромосом.

**Химеры** – растения, состоящие из тканей разных генотипов. Получаются в результате соматических мутаций, а также при прививках, когда в месте срастания закладываются почки, в которых часть тканей принадлежит привою, а часть подвою.

**Хроматиды** – одна из двух продольных нитей, входящих в состав хромосом. Хроматиды хорошо видны во время профазы и метафазы, а в стадии анафазы они уже становятся самостоятельными хромосомами.

**Хроматин** – основное вещество клеточного ядра нуклеопротеидного состава, хорошо окрашивающееся основными анилиновыми красителями.

**Хромонемы** – нуклеопротеидные нити, структурные субъединицы хромосом. Хромосомные aberrации – различные изменения структуры хромосом (нехватки, транслокации, инверсии, дубликации).

**Хромосомный комплекс** – набор хромосом, свойственный данному виду.

**Хромосомный набор** – совокупность хромосом, свойственная клеткам данного организма. Известны два типа: гаплоидный – в зрелых половых клетках ( $n$ ) и диплоидный – в соматических клетках ( $2n$ ).

**Хромосомы** – окрашивающиеся основными красителями элементы клеточного ядра, состоят из ДНК и белков. Основные носители наследственной информации организма.

**Цитогенетика** – наука, изучающая явления наследственности и изменчивости организмов в связи с поведением клеточных структур, особенно хромосом.

**Цитология** – наука о клетке, изучает ее структуру (строение) и функции (жизнедеятельность).

**Цитоплазма** – вся масса клетки, за исключением ядра. Содержит органоиды, выполняющие различные функции (эндоплазматическая сеть, митохондрии, рибосомы, пластиды и др.).

**ЦМС** – цитоплазматическая мужская стерильность, наследственно обусловленная стерильность пыльцы, передаваемая через цитоплазму только по материнской линии

**Эпистаз** – взаимодействие неаллельных генов, при котором аллель одного гена подавляет действие аллелей других генов.

**Эукариоты** – организмы, у которых генетический материал сосредоточен в хромосомах клеточного ядра, отграниченного от цитоплазмы. К ним относятся все организмы, кроме бактерий и сине-зеленых водорослей. Эукариотам свойствен митоз и мейоз.

**Эффект положения гена** – различие в фенотипическом проявлении гена, обусловленное изменением его положения в хромосоме по отношению к другим генам.

**Ядро клеточное** – важнейшая часть клетки, центр управления всеми процессами ее жизнедеятельности. В ядре сосредоточены материальные носители наследственности организма – хромосомы.

**Яйцеклетка (яйцо)** – женская половая клетка.

**X-хромосома** – парная половая хромосома в клетках особей гомогаметного пола (XX).

**Y-хромосома** – непарная половая хромосома в клетках особей гетерогаметного пола (YX).

## Основная литература

1. ЭБС Университетская библиотека ONLINE Нахаева В. И. Практический курс общей генетики. Учебное пособие - М.: Флинта, 2011. - 210 с.
2. ЭБС Университетская библиотека ONLINE Курчанов Н. А. Генетика человека с основами общей генетики. Учебное пособие 2-е изд., перераб. и доп. - СПб: СпецЛит, 2009.- 192 с.
3. ЭБС Университетская библиотека ONLINE. Жимулев И.Ф. Общая и молекулярная генетика: учебное пособие – Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007.- 480 с.
4. Генетика: учеб.метод. пособие / А.А.Кривенко и др., СтГАУ. – Ставрополь: АГРУС, 2009. – 92 с.
5. Генетика: учеб.пособие для студентов вузов по агрор.специальностям / под общ. ред. А.А. Жученко; Междунар.ассоц. «Агрообразование». – М.: КолосС, 2006. – 480 с.

## Дополнительная литература

1. ЭБС «Лань» Кондратьева И.В., Кочнева М.Л. Словарь терминов по генетике НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет) 2011.- 42 стр.
2. Гуляев, Г.В. Генетика.-3-е изд., перераб. и доп.-М.: Колос, 1984.- 351с. - (Учебник и учеб. пособие для высш. с.-х. учеб.заведений).
3. Инге-Вечтомов, С.Г. Генетика с основами селекции : Учеб.для биол. спец. ун-тов .- М.: Высш. шк., 1989. -591с.
4. Кривенко, А.А. Индивидуальные задания по генетике для дистанционного обучения / А.А.Кривенко, А.Ю. Крыловский, Н.А. Есаулко // Ставрополь, 2003. – 104 с.
5. Абрамова, З.В. Генетика. Программированное обучение.- М.: Агропромиздат, 1985.- 287 с.
6. Абрамова, З.В. Практикум по генетике.- 4-е изд. перераб. и доп.-М.: ВО Агропромиздат, 1992.- 224 с.
7. Генетика: учеб. пособие / под ред. А.А. Жученко –М.: Колос, 2003.480 с.
8. Гуляев, Г.В.Словарь терминов по генетике, цитологии, селекции, семеноводству и семеноведению. – 2-е изд. перераб. и доп.-М.: Россельхозиздат. 1983.- 240 с.
9. Пухальский В.А. Введение в генетику (краткий конспект лекций) : учеб. пособие для студентов вузов по агрор. специальностям / Междунар. Ассоц. "Агрообразование". - М. : Колос, 2007. - 224 с.