

И. В. Болгова

**СБОРНИК ЗАДАЧ
ПО ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ
С РЕШЕНИЯМИ**

для поступающих в вузы

- Наследственность
- Взаимодействие генов
- Генетика пола
- Анализ родословных
- Изменчивость
- Генетика популяций
- Молекулярная биология

Москва
ОНИКС
Мир и Образование
2006

УДК 57(076.2)
ББК 28.04я721
Б79

Болгова И. В.

Б79 Сборник задач по общей биологии с решениями для поступающих в вузы / И. В. Болгова. — М.: ООО «Издательство Оникс»: ООО «Издательство «Мир и Образование», 2006. — 256 с.: ил.

ISBN 5-488-00518-8 (ООО «Издательство Оникс»)

ISBN 5-94666-312-7 (ООО «Издательство «Мир и Образование»)

В сборник включены задачи, направленные на закрепление теоретических знаний по курсу общей биологии общеобразовательной школы.

Каждая глава содержит краткое систематизированное изложение теоретического материала с использованием схем и таблиц; примеры решения нескольких задач с подробным объяснением и анализом; задачи для самостоятельного решения и вопросы для самоконтроля. В конце книги приведены ответы ко всем задачам и словарь терминов.

Сборник предназначен старшеклассникам, абитуриентам и учителям биологии. Может быть полезен учащимся средних специальных учебных заведений.

УДК 57(076.2)
ББК 28.04я721

ISBN 5-488-00518-8
(ООО «Издательство Оникс»)
ISBN 5-94666-312-7
(ООО «Издательство «Мир и Образование»)

© Болгова И. В., 2006
© Оформление обложки.
ООО «Издательство Оникс», 2006

ПРЕДИСЛОВИЕ

В данном сборнике предлагаются задачи, направленные на закрепление теоретических знаний по курсу общей биологии общеобразовательной школы. Особое внимание уделено классической генетике, базовые положения которой лежат в основе представлений о механизмах и процессах передачи наследственной информации и изменчивости у живых организмов.

Книга содержит более 250 задач, среди которых есть и типовые, и задачи с некоторой спецификой — их называют «сюжетными». Типовые задачи знакомят с основными приемами рассуждений в генетике, а «сюжетные» — полнее раскрывают и иллюстрируют особенности этой науки. Подобранные задачи характеризуют генетику как точную науку, использующую математические методы анализа. Решение предлагаемых задач требует умения анализировать фактический материал, логически думать и рассуждать, и определенной изобретательности при решении особенно трудных задач.

Материал пособия разбит на главы, каждая из которых посвящена конкретному разделу генетики:

Глава 1. «Основные носители наследственности. Деление клеток»

Глава 2. «Закономерности наследования признаков, установленные Г. Менделем»

Глава 3. «Взаимодействие генов»

Глава 4. «Наследование признаков, сцепленных с полом. Генетика пола»

Глава 5. «Сцепление генов и кроссинговер. Генетические карты»

Глава 6. «Анализ родословных»

Глава 7. «Изменчивость. Мутационная изменчивость»

Глава 8. «Генетика популяций»

Глава 9. «Молекулярная биология и генетика»

Каждая глава содержит краткое систематизированное изложение теоретического материала с использованием схем и таблиц, обеспечивающих более доступное его восприятие. Основные термины выделены полужирным шрифтом, а дополняющие и комментирующие их понятия — светлым курсивом. После теоретической части приводятся примеры решения нескольких задач с подробным объяснением и анализом. Для закрепления теоретических знаний предлагаются контрольные задачи для самостоятельного решения и вопросы для самоконтроля. В конце книги даны ответы ко всем задачам и приведен краткий словарь терминов для полного овладения основными понятиями.

Предлагаемое пособие предназначено старшеклассникам для подготовки к выпускным экзаменам по биологии и абитуриентам вузов медицинской и биологической направленности. Оно будет полезно учащимся средних специальных учебных заведений — медицинских училищ и колледжей при овладении знаниями по основам генетики. Практический материал также может быть использован учителями средней школы в процессе преподавания соответствующих разделов биологии.

ВВЕДЕНИЕ

Генетика — совсем еще молодая наука. В начале XXI века ей исполнилось 100 лет. Но достижения генетиков впечатляют. Если в 1956 г. было известно 700 форм наследственных заболеваний, то в 1992 г. количество известных заболеваний, передающихся по наследству, возросло до 5710. Появились новые методы исследования: медико-генетическое консультирование, позволяющее выявлять и предупреждать болезни и патологии на ранних стадиях развития организма. Так, с помощью ультразвукового исследования на 7—9-й неделях развития эмбриона можно определить пороки сердца, почек, мозга, ломкость костей, дефекты кишечника. На 15—16-й неделях анализ крови матери и околоплодной жидкости позволяет выявлять заболевания, связанные с обменом веществ, сцепленные с полом, синдром Дауна.

Исследования, предусмотренные глобальным международным проектом «Геном человека», показали, что геном человека это 30 тыс. генов, а не 100 тыс., как предполагалось ранее.

Одной из целей проекта было изучение структуры генов. Известно, что каждый ген приписывается к определенной хромосоме и находится в строго определенном месте, локусе. На основе определения расстояний между генами составляется карта хромосом человека, где все хромосомы маркируются и делятся на участки. Современные же технологии позволяют выделять отдельные фрагменты хромосом и размножать их вне организма.

Другое направление исследований связано с определением структурно-функциональной взаимосвязи генов.

Так, по дефектному ферменту-белку, ответственному за наследственное заболевание, можно искусственно синтезировать и-РНК, а затем и соответствующий участок ДНК. Идентифицировать этот участок на хромосомной карте и, выделив этот ген, клонировать его вне организма, чтобы установить, в чем причина образования дефектного фермента. Таким способом были изучены гены дистрофии, рака молочной железы. На сегодняшний день вопрос о клонировании различных биологических форм остается спорным.

Перспектива использования достижений программы «Геном человека» очень многоплановая: от идентификации генов, ответственных за возникновение наследственных и приобретенных заболеваний до развития систем лечения, основанных на введении в организм новой генетической информации, корректирующей генетические дефекты (так называемая генная терапия), и интенсивных методов диагностики, основанных на выявлении генетических дефектов и перехода в диагностике к наиболее полному обследованию популяций для выявления предрасположенности к болезни.

Человечество пока слабо осознает возможности, которые открывает перед ним генетика. В нынешнем веке ему предстоит увидеть реальные результаты и последствия применения генетики в растениеводстве, животноводстве, медицине, а также в получении чистых и сверхчистых химических веществ и элементов. С генетикой связаны самые смелые надежды, но она может таить в себе и серьезные угрозы. Чем мощнее технология, тем большей осторожности требует ее применение, тем большим объемом знаний должны обладать те, кто считает себя вправе ставить эксперименты и высвобождать невиданные доселе силы природы.

Генетику определяют как науку, изучающую закономерности наследственности и изменчивости живых организмов. Под наследственностью понимают свойство организмов повторять в ряду поколений признаки, сходные типы обмена веществ и индивидуального развития в целом. Другими словами, наследственность обеспечи-

вает воспроизведение нового поколения в строгих формах исходного вида за счет передачи наследственной информации о признаках и свойствах. Изменчивость — прямо противоположное свойство. Благодаря ей у потомков появляются новые признаки. Измененная наследственная информация передается в последующем от поколения к поколению.

Наследственность и изменчивость являются первичными неотъемлемыми свойствами живых организмов. Они лежат в основе всех жизненных проявлений. Без наследственности и изменчивости невозможна была бы эволюция жизни на Земле. Человек является «продуктом» длительной эволюции живой природы, в нем отражены все общебиологические закономерности.

Как бы то ни было, генетика ищет ответы на вопрос о том, почему живые существа и растения такие, какие они есть, и каким образом и почему они могут меняться.

Мы только начинаем привыкать к тому, что в генетике можно ставить и решать задачи, как в физике и химии. Однако сама генетика так быстро развивается, что с решением генетических задач приходится уже сталкиваться в средней школе и при поступлении в вузы, где глубоко изучают биологию, биохимию и медицину.

Рассмотрим на простом примере один из основных принципов решения генетических задач.

П р и м е р

Кареглазая женщина-правша вышла замуж за кареглазого мужчину-правшу. У них родился голубоглазый ребенок-левша. Какие дети могут появиться у них в дальнейшем?

Не торопитесь утверждать, что задача содержит мало информации для ее решения. Не делайте вывода и о том, что ребенок, наверное, происходит от других родителей. Из того, что он не унаследовал от родителей именно те признаки, которые интересуют нас в рамках задачи, такой вывод вовсе не следует.

У каждого из родителей были свои предки и среди них, наверняка, были голубоглазые левши. Генетика не изучает процесс наследования, начиная с данной конкретной пары родителей, будто до этого никаких иных предков не было. Нет, в генетике мы исходим из того, что процесс наследования рассматриваемых признаков происходит многократно, и пытаемся показать механизмы наследования.

Речь идет о карих и голубых глазах не случайно. В карих глазах присутствует красящий пигмент — таким образом проявляет себя ген, отвечающий за количество этого пигмента. В голубых глазах красящего пигмента практически нет, т. е. соответствующий ген себя не проявляет. Таким образом, этот ген проявил себя в каждом из родителей и не проявил себя в их ребенке.

То же самое можно предположить относительно гена, отвечающего за активное владение правой или левой рукой. Поэтому человек от рождения является либо правой, либо левой. В дальнейшем он может посредством тренировок добиться одинакового владения обеими руками. Но при рождении в нем либо проявит себя ген, отвечающий за активное владение правой рукой, либо этот ген себя не проявит, и мы будем наблюдать эффект левши.

Конечно, вопрос о существовании того или иного гена должен быть научно установлен. Опирайтесь лишь на гипотезу о том, что такой ген есть, рискованно.

Итак, мы можем сделать важный вывод: формулируя любую генетическую задачу, надо ясно отдавать себе отчет в том, какие гипотезы мы принимаем и на какие научно установленные факты опираемся.

Теперь мы можем корректно сформулировать задачу рассматриваемого нами примера.

Кареглазая женщина-правша вышла замуж за кареглазого мужчину-правшу. У них родился голубоглазый ребенок-левша. Какие дети могут появиться у них в дальнейшем, если у человека имеются:

- а) ген А, отвечающий за количество красящего пигмента в радужной оболочке глаза;*
б) ген В, отвечающий за активное владение правой рукой?

Определим понятия, которые станут для нас базовыми в дальнейшем изложении.

Ген отвечает за наличие или отсутствие у организма конкретного признака — **фена**. Поскольку гены «скрыты» в ядре клетки, а признаки и свойства организма довольно «открыты», явны, то такое проявление гена называется **экспрессией**: реализуется наследственная информация в виде какого-либо признака — фена. Совокупность всех признаков и свойств организма, проявляющихся в процессе его индивидуального развития при взаимодействии со средой, называют **фенотипом**. Обозначают ген прописной буквой латинского алфавита (например, А, В, С, ...). Каждый ген может проявить себя или не проявить в конкретном случае. Если ген себя проявляет, то говорят, что имеет место **доминантный аллель**. Если же ген себя не проявляет, то говорят, что имеет место **рецессивный аллель**. Доминантный аллель обозначают той же прописной латинской буквой, что и сам ген (А, В, С, ...), а рецессивный аллель — такой же строчной буквой (а, b, с, ...). Аллелей у гена может быть более двух. Тогда доминантный аллель, как и прежде, обозначают прописной буквой, а остальные — строчными буквами с индексами, которые либо нумеруют (А, а₁, а₂, ...), либо пользуются индексами, являющимися начальными буквами названий признаков (С, с_{ch}, с_h).

Выбирая название конкретного гена, делают акцент на более редко встречающемся свойстве, однако в качестве доминирующего берут тот аллель, который соответствует нормальному состоянию организма. Например, встречаются люди, неспособные воспринимать адекватно длинноволновые зоны видимого света — красный, желтый, зеленый. Это — дальтоники. Отвечающий за это ген называют геном дальтонизма и обозначают буквой D. Однако в качестве доминирующего берут аллель

нормального зрения и его тоже обозначают D, а тот аллель, который соответствует проявлению дальтонизма, будет рецессивным и получит обозначение d.

Генотип данного организма определяется проявлением или не проявлением рассматриваемых генов. Предполагается, что набор этих генов задан. Поэтому для обозначения генотипа достаточно указать в наборе соответствующие ему аллели. Их записывают обычно над названием генотипа. Под названием генотипа расписывают образующие им сорта гамет — половых клеток. Здесь важно не сделать ошибки, иначе весь дальнейший анализ окажется неверным.

Прежде всего нужно обратить внимание на то обстоятельство, что каждый ген в клетках организма, кроме половых, представлен, по крайней мере, двумя аллелями. В половых клетках (гаметах) может быть только один аллель каждого гена (см. с. 48). Гены родителей в при- мере, который мы анализируем, находятся в гетерозиготном состоянии, т. е. генотип каждого из родителей имеет вид AaBb. Если бы гены обоих родителей были в гомозиготном состоянии (AABB), то у потомства сохранились бы точно такие фенотипы (признаки) что и у родителей, т. е. не было бы расщепления признаков (см. гл. 2) и ребенок не был бы голубоглазым левшой.

Теперь у нас есть возможность изобразить задачу схематически, а затем выяснить, с какой частотой могут появляться рассматриваемые нами признаки.

Обычно в схемах употребляют обозначения:

♀ — «зеркало Венеры», обозначает женский пол;

♂ — «копье и щит Марса», обозначает мужской пол;

P — родители (от лат. *Parental*);

F — дети (от лат. *Filli*);

F₁ — первое поколение потомков (дети);

F₂ — второе поколение потомков (внуки) и т. д.
(F₃, F₄, ...);

× — крест, знак, обозначающий скрещивание.

Если в схеме пол не указан, то на первом месте в скрещивании стоит особь женского пола. Схема при-

дает задаче наглядность, и решение этой задачи становится обозримым.

В этих обозначениях схема примера выглядит так:

P	♀ AaBb	×	♂ AaBb
	кареглазая правша		кареглазый правша
Гаметы	AB, Ab, aB, ab		AB, Ab, aB, ab
	(яйцеклетки)		(сперматозоиды)
F₁	aabb		
	голубоглазый левша		

Теперь рассмотрим всевозможные гибриды, возникающие при скрещивании гамет — яйцеклеток с гаметами — сперматозоидами. Это удобно сделать с помощью решетки, предложенной Р. К. Пеннетом, в которой заголовками строк являются сорта гамет яйцеклеток, а заголовками столбцов — сорта гамет сперматозоидов по изучаемым аллелям. На пересечении строк и столбцов вносятся образуемые гаметами родителей сочетания аллелей, т. е. генотипы зигот. Для задачи из нашего примера решетка Пеннета имеет вид табл. 1.

Таблица 1

РЕШЕТКА ПЕННЕТА ДЛЯ ЗАДАЧИ ИЗ ПРИМЕРА

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

Всего возникает 16 вариантов. Из них в 9 будет присутствовать в качестве доминантных аллелей — А, и В (варианты АА, ВВ, АаВb), т. е. 9 из 16 — кареглазые правши; в 3 клетках есть А и b (варианты ААВb, Аabb), это — кареглазые левши; в 3 клетках есть а и В (варианты ааВВ, ааВb), это — голубоглазые правши; в 1 клетке

есть только а и b (вариант aabb), это — голубоглазый(ая) левша.

Мы рассмотрели пример наследования двух пар признаков по Г. Менделю. Генетики называют их менделирующими признаками. Таким образом, расщепление по каждой паре признаков идет независимо от других пар признаков. Эти признаки отличает равновероятное появление всех сортов гамет, откуда следует, что и комбинации гамет появляются с одинаковыми вероятностями. Все числовые оценки в таком случае зависят от отношения числа «благоприятных» исходов к общему числу возможных исходов. Это и позволило определить возможные фенотипы детей в семье и вероятности появления каждого из фенотипов — теоретическую структуру потомства.

Расчеты с помощью решетки Пеннета достаточно просты. Такой метод становится слишком трудоемким с увеличением числа признаков и иных размерностей в задаче. Тогда прибегают к элементам комбинаторики и простейшим формулам из теории вероятностей.

При обращении к математическому аппарату нужно правильно ответить на вопрос о том, какие события следует считать независимыми и какие — равновероятными. Опыт применения математических процедур способен подсказать тот или иной вариант. Однако такая подсказка может оказаться и ошибочной. Поэтому главное — принять во внимание те утверждения теории, которые эту подсказку содержат и позволяют сконструировать адекватную цели исследования математическую модель процесса.

Теория вероятностей рассматривает вероятности наступления различных событий. В генетике событиями могут быть: появление той или иной хромосомы, аллеля, гена, признака, определенного фенотипа или их сочетания в рамках одного организма и т. п. При этом появление разных фенотипов или генотипов — несовместные независимые события, а появление определенного сочетания признаков (или аллелей) — совместные независимые события.

В дальнейшем нам потребуются две простейшие теоремы теории вероятностей.

Теорема сложения вероятностей. *Вероятность наступления двух несовместных независимых событий (A и B) равна сумме вероятностей наступления каждого из этих событий в отдельности:*

$$P(A + B) = P(A) + P(B).$$

Теорема умножения вероятностей. *Вероятность наступления двух совместных или следующих одно за другим независимых событий (A и B) равна произведению вероятностей наступления каждого из этих событий в отдельности:*

$$P(A \cdot B) = P(A) \cdot P(B).$$

Применение этих двух теорем можно проиллюстрировать на примере рассмотренной выше задачи о семействе кареглазых правшей. Зная, что различные сорта гамет образуются в равных количествах, т. е. в организме родителей образуется по $1/4$ каждого из четырех сортов яйцеклеток и сперматозоидов, можно найти вероятность появления любого сочетания определенного сорта яйцеклеток с определенным сортом сперматозоидов, применив теорему умножения вероятностей. Например, вероятность сложного события, состоящего в сочетании яйцеклетки AB со сперматозоидом Ab будет равна произведению вероятностей появления каждого из простых событий в отдельности, или произведению вероятности появления яйцеклетки AB и вероятности появления сперматозоида Ab . Иными словами, $P(AB \times Ab) = P(D) = P(AB) \cdot P(Ab)$, где $P(D)$ — вероятность наступления события D . Итак, $P(AB \times Ab) = P(AB) \cdot P(Ab) = 1/4 \cdot 1/4 = 1/16$.

Теорема сложения вероятностей позволяет определить, например, вероятность появления в изучаемой нами семье кареглазых левшей: $P(Aabb + Aabb + AAbb) = P(Aabb) + P(Aabb) + P(AAbb) = 1/4 + 1/4 + 1/4 = 3/4$. (В решетке Пеннета элемент $Aabb$ встречается дважды.)

Глава 1

ОСНОВНЫЕ НОСИТЕЛИ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ. ДЕЛЕНИЕ КЛЕТОК

Генетика — наука, изучающая закономерности наследственности и изменчивости живых организмов.

Наследственность — это способность организмов повторять в поколениях сходные признаки и обеспечивать специфический характер индивидуального развития. Благодаря наследственности сохраняются однородность и единство вида. Основные виды наследственности можно представить в виде таблицы (табл. 2).

Изменчивость — это способность организмов приобретать различия в признаках друг от друга и от своих родителей. Изменчивость делает вид неоднородным и создает предпосылки для его дальнейшей эволюции.

Основоположник генетики — чешский ученый Грегор Мендель (1822—1884), опубликовал в 1865 г. труд «Опыты над растительными гибридами», где на примере скрещивания гороха показал закономерности передачи признаков в разных поколениях при половом размножении. Однако датой возникновения генетики принято считать 1900 г., когда ученые разных стран Г. де Фриз, К. Корренс и Э. Чермак независимо друг от друга открыли законы генетики, свершив это повторно. Название новой науке было дано в 1906 г. английским ученым В. Бэтсоном (генетика от лат. *geneo* — порождаю), а в 1909 г. датский генетик В. Иогансен ввел такие понятия как ген, генотип и фенотип.

ОСНОВНЫЕ ВИДЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Наследственность		
Цитоплазматическая		
Связана с действием генов, расположенных в органоидах цитоплазмы, содержащих ДНК (митохондрии, пластиды, плазмиды). Такие гены способны к автономной репликации и равномерному распределению между дочерними клетками	Связана с генами, расположенными в плазмиде (коротких кольцевых молекулах ДНК, находящихся вне нуклеотида бактериальной клетки), обеспечивает наследование устойчивости бактерий к действию лекарственных препаратов благодаря защитным белкам колицинам (к антибиотикам, сульфаниламидам и др.)	Связана с генами, расположенными в митохондриях. С нею связано наследование нарушений в действии дыхательных ферментов у дрожжей, а также устойчивости и чувствительности дрожжей к действию антибиотиков
Ядерная		
Связана с хромосомами, находящимися в ядре клетки, в состав которых входит ДНК и белковые компоненты. Хорошо изучена: для нее установлены закономерности наследования свойств и признаков		

1.1. Основные носители наследственности

Основными носителями ядерной наследственности являются **хромосомы**, расположенные в ядре клетки. Предполагается, что у каждой хромосомы имеются химические компоненты: одна гигантская молекула **ДНК** (дезоксирибонуклеиновая кислота), достигающая иногда нескольких сантиметров в длину при микроскопических размерах клетки. Каждая хромосома представлена одной молекулой ДНК. Из хромосом человека самая большая — первая; ее ДНК имеет общую длину до 7 см. Суммарная длина молекул ДНК всех хромосом одной клетки человека составляет 170 см.

Несмотря на гигантские размеры молекул ДНК, они достаточно плотно упакованы в хромосомах. Такую специфическую укладку хромосомной ДНК обеспечивают белки, содержащиеся в хромосоме (ДНК как бы наматывается по несколько витков на молекулы белков и такие блоки расположены вплотную друг к другу):

- белки, которые выполняют специальные функции (ферментативные, структурные, регуляторные);
- небольшое количество РНК.

Хромосома ядерных организмов (эукариот) состоит из ДНК, белков и других химических веществ и, как правило, составляет 99% ДНК клетки, которая связана с белками. Содержание белков в хромосомах высших растений и животных достигает 65%.

У доядерных (прокариот), к которым относятся бактерии и синезеленые водоросли, в качестве хромосом лежит одна кольцевая молекула ДНК. У вирусов носителем наследственности является либо молекула ДНК, либо молекула рибонуклеиновой кислоты РНК.

Хромосомы хорошо заметны только во время деления клеток в профазу, метафазу и анафазу в световом микроскопе. Они образуют тельца палочковидной формы. Хромосомы отличаются друг от друга порядком нуклеотидов ДНК и расположением первичной перетяжки — **центромеры**, делящей хромосому на два плеча (рис. 1).

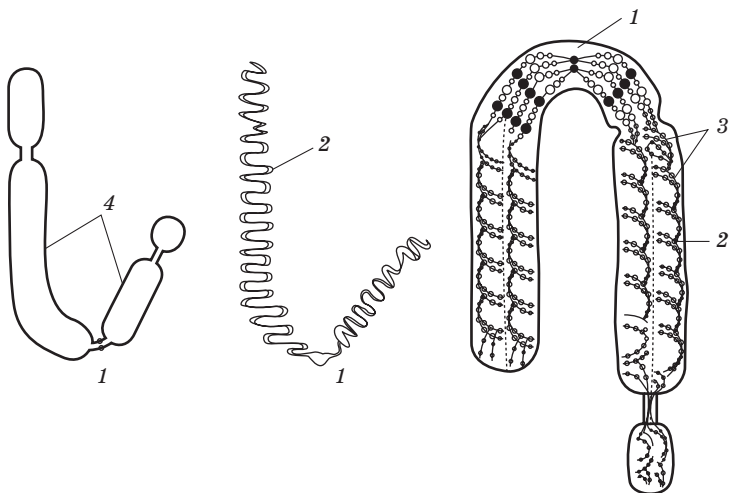


Рис. 1. Строение хромосомы:

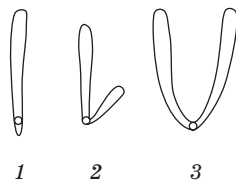
1 — центромера; 2 — нити ДНК; 3 — хроматиды; 4 — плечи хромосом

Хромосомы могут состоять из одной нуклеопротеидной нити — **хроматиды** (однохроматидные хромосомы), либо из двух хроматид — сестринских хромосом (двуххроматидные хромосомы). Последняя представлена на рис. 1.

Расположение центромеры определяет основные типы хромосом (рис. 2).

Рис. 2. Основные типы хромосом:

1 — палочковидные (**acrocentric**), имеющие одно плечо; 2 — неравноплечие (**submetacentric**), имеющие плечи неравной длины; 3 — равноплечие (**metacentric**), с плечами одинаковой длины

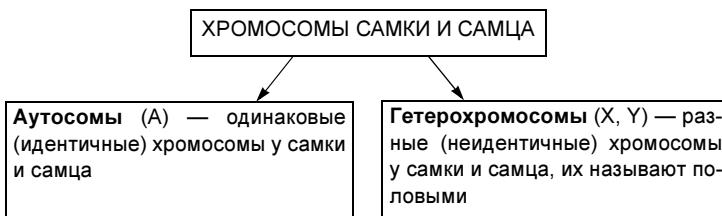


Каждая хромосома уникальна морфологически и генетически, она не может быть заменена другой и не может быть восстановлена при потере. При потере хромосомы клетка, как правило, погибает. Каждый вид имеет определенное, постоянное число хромосом (у ядерных организмов от 2 до несколько сотен).

Многие организмы получают один набор хромосом (половину) от материнского, а другой, такой же, — от отцовского организма. Поэтому у этих организмов в каждой клетке каждая хромосома имеет гомологичного «партнера», т. е. хромосомы в парах морфологически и генетически сходны. Это диплоидные организмы (клетки). Такой **диплоидный (2n)** (удвоенный) набор состоит из парных, одинаковых по форме и строению хромосом (одна происходит от яйцеклетки, другая — от сперматозоида или спермия), называемых гомологичными. Характерен для соматических клеток (не половых). Число хромосом не зависит от уровня организации организма. Число ДНК в диплоидном наборе двуххроматидных хромосом (после репликации в S-периоде) — 4с, однохроматидных (после митоза) — 2с. Латинской буквой «с» обозначается кариотип — совокупность признаков хромосомного набора (число, форма, особенности строения хромосом), характерного для того или иного вида организма.

Кариотип — это паспорт вида. Анализ кариотипа позволяет выявить нарушения, которые могут приводить к аномалиям развития, наследственным болезням или гибели плодов, или эмбрионов на ранних стадиях развития.

Самки и самцы большинства организмов различаются хромосомным набором соматических и половых клеток.



Необходимо упомянуть еще об одном наборе хромосом — **гаплоидном** (одинарном) — **n**. Он состоит из разных по форме и размеру хромосом, каждая из которых находится в единственном числе (индивидуальность

хромосом). Характерен для **гамет** (половых клеток) и спор. Число генетического материала (ДНК) в гаплоидном наборе двуххроматидных хромосом (после первого деления мейоза) — $2c$, однохроматидных (после мейоза) — c . Более подробно о генетике пола см. в гл. 4.

В табл. 3 показано число хромосом у разных групп организмов (в соматических клетках).

Таблица 3

ЧИСЛО ХРОМОСОМ У РАЗНЫХ ГРУПП ОРГАНИЗМОВ

Вид организма	Диплоидное число хромосом ($2n$)
Ячмень обыкновенный	14
Овес посевной	42
Томат	24
Картофель	48
Плодовая мушка дрозофила	8
Домашняя муха	12
Речной рак	118
Курица	78
Кролик	44
Коза	60
Шимпанзе	48
Человек разумный	46

1.2. Деление клеток

В процессах наследования признаков при росте, регенерации и размножении организмов определяющую роль играет поведение хромосом при делении клеток. Существуют три основных типа деления клеток.



Наибольший интерес представляют митоз и мейоз, потому что практически все живые организмы в процессе своей жизнедеятельности либо размножаются, либо восстанавливают утраченные клетки митозом, либо образуют при половом размножении половые клетки мейозом.

МИТОЗ

Жизненный цикл клетки, или клеточный цикл, — последовательность событий, происходящих между образованием клетки и ее делением на дочерние. В жизненном цикле клетки различают следующие периоды (рис. 3).

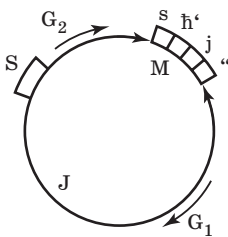


Рис. 3. Жизненный цикл клетки:

J — интерфаза (подготовительный период); **G₁** — пресинтетический период интерфазы; **S** — синтетический период интерфазы; **G₂** — постсинтетический период; **M** — митоз (собственно деление клетки); **П** — профаза митоза; **МФ** — метафаза митоза; **А** — анафаза митоза; **Т** — телофаза митоза

Продолжительность клеточного цикла зависит от типа клетки и от внешних факторов среды (температуры, питательных веществ, кислорода и др.).

Бактериальные клетки делятся каждые 20 минут, клетки кишечного эпителия — каждые 10 часов, клетки кончика корня лука — каждые 20 часов. Подготовка к делению (интерфаза) может идти до 20—22 часов. Собственно митоз занимает в большинстве случаев до 2 часов. Частота митоза в разных тканях и у разных видов растений, животных, в том числе и у человека, различна. Например, в красном костном мозге человека, где каждую секунду образуются 10 млн красных клеток крови — эритроцитов — в секунду должно происходить 10 млн митозов. А в нервной ткани митозы крайне редки: так, в центральной нервной системе (спинной и головной мозг) клетки в основном перестают делиться уже в первые месяцы после рождения, а в красном костном мозге, в эпителии кишечника и почек они делятся до конца жизни.



Рассмотрим более подробно митотическое деление клетки. Оно включает в себя два процесса: интерфазу и собственно митоз.


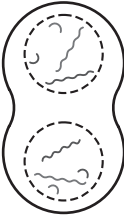


(Репликация ДНК, строение и функционирование и-РНК, р-РНК, т-РНК — эти процессы смотрите на с. 218.)

Таблица 4

ФАЗЫ МИТОЗА

Фаза митоза	Процессы, происходящие в данной фазе	Схема, отражающая происходящие в данной фазе процессы
Профаза (самая продолжительная)	<p>Растворение ядерной оболочки (из двух мембран) и ядрышка. Спирализация хромосом, приводящая к их утолщению и укорачиванию (благодаря этому хромосомы становятся хорошо видны в световой микроскоп). Расхождение частей клеточного центра (центриолей) к разным полюсам клетки (у животных клеток), образование нитей веретена деления из микротрубочек центриолей</p>	
Метафаза	<p>К каждой хроматиде в хромосоме присоединяются нити веретена деления (к центромере хроматид по одной с разных сторон). Двуххроматидные хромосомы «выстраиваются» по экватору клетки в одну линию, образуя веретено деления</p>	

<p>Анафаза (самая короткая)</p>	<p>Центромера каждой хромосомы делится на две части. Каждая хроматида становится самостоятельной дочерней хромосомой, нити веретена деления растягивают их к разным полюсам клетки</p>	
<p>Телофаза</p>	<p>Исчезновение (растворение) нитей веретена деления. Возникновение новых ядерных оболочек вокруг разошедшихся хромосом. Раскручивание (деспирализация) нитей ДНК. Восстановление (формирование) ядрышек. Окончание карิโอкинеза. Происходит цитокинез. Образование двух обособленных дочерних клеток. В растительной клетке и по центру складывается фрагмопласт (клеточная пластинка), разделяющий цитоплазму, который растет во все стороны, достигая клеточной стенки. В животной клетке на поверхности плоскости экватора появляется борозда (перетяжка), постепенно углубляющаяся и разделяющая клетку на две половины.</p>	

Митоз — это основной способ деления эукариотических клеток, который состоит из 4 фаз. Главным процессом является равномерное распределение генетической информации ядра клетки — так называемый каркинез.

Равномерное распределение органоидов и цитоплазмы между новообразовавшимися дочерними клетками обеспечивает **цитокинез**, происходящий в телофазе митоза. Более подробно фазы митоза представлены в табл. 4 на с. 22—23.

Таким образом, при митозе из материнской клетки ($2n4c$) образуются две дочерние клетки ($2n2c$), каждая из которых содержит идентичный материнский хромосомный набор.

Биологическое значение митоза огромно. Во-первых, благодаря ему происходит увеличение числа клеток, обеспечивающие рост отдельных органов и всего организма. Во-вторых, обеспечивается строго равноценное распределение хромосом между дочерними клетками. Поэтому генетическое сходство дочерних клеток с исходной материнской клеткой вполне объяснимо. Каждая образующаяся клетка обладает полным фондом генетического материала — **тотипотентность**. И, в-третьих, митоз обеспечивает размножение одноклеточных организмов (простейшие животные, зеленые одноклеточные водоросли и др.), регенерацию отдельных органов у растений при вегетативном размножении и у некоторых многоклеточных животных (клешни раков, хвост ящерицы и др.).

АМИТОЗ

При амитозе ядро клетки сохраняет интерфазное состояние. Хромосомы не спирализуются, и веретено деления не образуется. Ядро перешнуровывается перетяжкой. Строго равноценного распределения генетического материала не происходит. Образуются два ядра в клетке (часто многоядерные клетки). Цитокинез может отсутствовать.

Амитоз встречается редко и представляет собой неполноценное деление клеток, утративших способность к митозу (роговица глаза, зародышевые оболочки млекопитаю-

щих) и быстро стареющих и быстро погибающих. Тем не менее, образование двуядерных и многоядерных клеток, как, например, у инфузории или низших грибов происходит только благодаря амитозу.

МЕЙОЗ

Мейоз — это особый тип деления клетки, в результате которого из одной материнской — первичной половой клетки ($2n4c$) — образуются четыре дочерние клетки ($1n1c$) с уменьшенным вдвое хромосомным набором. Таким способом образуются гаплоидные половые клетки: яйцеклетки и сперматозоиды, споры растений. Мейоз состоит из двух клеточных делений, следующих друг за другом. Каждое из делений включает четыре фазы. Перед мейозом происходит такая же интерфаза, как и перед митозом.

Более подробно фазы мейоза представлены в табл. 5 на стр. 26—29.

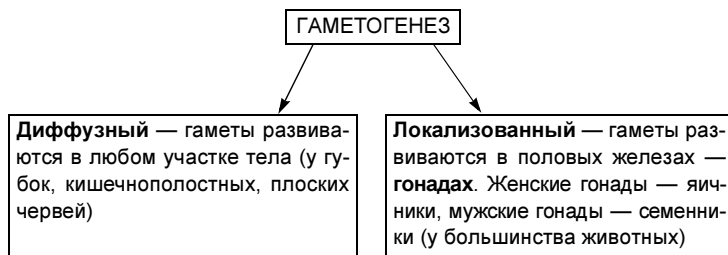
Значение мейоза.

1. Образование гаплоидных клеток (гамет и спор) в жизненном цикле организмов.



2. Достижение огромного генетического разнообразия гамет и спор в результате случайного распределения между клетками гомологичных хромосом и обмена их участками — **кроссинговера**.




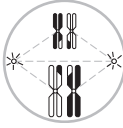
ГАМЕТОГЕНЕЗ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

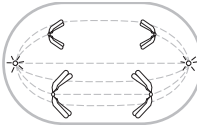
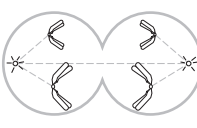
Гаметогенез — процесс развития половых клеток, т. е. гамет — репродуктивных клеток животных и растений.


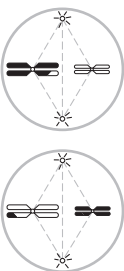
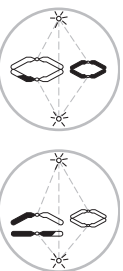
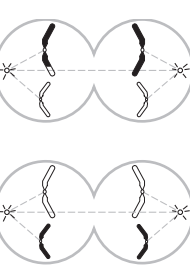


ФАЗЫ МЕЙОЗА

Фаза мейоза	Процессы, происходящие в каждой фазе	Схема, показывающая процессы, происходящие в каждой фазе
Первое деление мейоза (редукционное или с уменьшением). Мейоз I		
Профаза I (самая длительная и сложно организованная)	<p>Включает в себя 5 стадий:</p> <p>Лептотена (стадия тонких нитей), в которых хромосомы укорачиваются (спирализация и конденсация); исчезает ядрышко, ядерная оболочка</p>	
	<p>Зиготена (стадия сливающихся нитей), в которой гомологичные хромосомы приближаются друг к другу и парно конъюгируют (соединяются вместе), образуя биваленты (пары конъюгировавших гомологичных хромосом, или тетрады, — 4 хроматиды еще не различимые)</p>	

	<p>Пахитена (стадия толстых нитей), в которой гомологичные хромосомы в бивалентах частично отталкиваются друг от друга; в точках соединения между двумя из четырех имеющихся хроматид гомологичных хромосом происходит кроссинговер — обмен равными участками гомологичных хромосом (в результате разрывов и восстановления), приводящий к перераспределению в них генов</p> 
	<p>Диplotена (стадия двойных нитей), в которой происходит взаимное отталкивание хромосом и образование хиазм (точек соединения гомологичных хромосом)</p> 
	<p>Диакинез (стадия обособления двойных нитей), в которой число хиазм уменьшается и биваленты становятся компактными</p> 
<p>Метафаза I</p>	<p>Биваленты выстраиваются по экватору клетки (каждая гомологичная хромосома располагается сверху и снизу от экватора на одинаковом расстоянии). К центромере каждой хромосомы прикрепляется одна нить веретена деления</p> 

Фаза мейоза	Процессы, происходящие в каждой фазе	Схема, показывающая процессы, происходящие в каждой фазе
Анафаза I	Центромеры не делятся. Пары гомологичных хромосом разделяются. Целые хромосомы конкретной пары расходятся к разным полюсам клетки (нити веретена деления их растягивают). Каждая хромосома по-прежнему состоит из двух хроматид	
Телофаза I (у растений отсутствует)	Хромосомы удлинняются (деспирализация), и вокруг них формируется ядерная оболочка. Нити веретена деления исчезают. Начинается движение цитоплазмы (у животных) или формирование клеточной стенки (у растений). Образуются дочерние клетки (n2c)	
Интеркинез (только у животных клеток)	Это интервал между первым и вторым делением мейоза. S-период отсутствует, и репликация ДНК не происходит	

Второе деление мейоза (эквационное, или выравнивающее). Мейоз II	
Профаза II (только у животных клеток)	 <p>Очень укорочена, без кроссинговера. Происходит по принципу митоза, но при гаплоидном наборе хромосом ($n2c$) утолщаются двуххроматидные хромосомы. Центриоли расходятся к полюсам клетки, и формируются веретено деления</p>
Метафаза II	 <p>Двуххроматидные хромосомы выстраиваются по экватору клетки (процессы идут параллельно в двух клетках, образовавшихся после первого деления мейоза). К центромерам прикрепляются нити веретена деления</p>
Анафаза II	 <p>Центромеры делятся надвое, нити веретена деления растягивают к полюсам хроматиды (однохроматидные хромосомы) в клетках</p>
Телофаза II	 <p>Однохроматидные хромосомы удлиняются (деспирализация). Разрушаются нити веретена деления. Восстанавливаются ядрышко и ядерная оболочка. Происходит цитокинез в клетках — образуются 4 дочерние клетки (nc)</p>

Основные стадии гаметогенеза, а также особенности развития женских и мужских половых клеток представлены в табл. 6.

Схема развития сперматозоидов и яйцеклеток примерно одинаковая, с некоторой спецификой оогенеза. В результате гаметогенеза из каждого гаметогония образуются или 4 сперматозоида (сперматогенез), или одна яйцеклетка (оогенез). Биологический смысл неравного деления при оогенезе заключается в сохранении в яйцеклетке максимального количества цитоплазмы с желтком, РНК и других веществ и структур, необходимых для развития будущего зародыша.

Более наглядно сперматогенез и оогенез можно представить в виде схемы (рис. 4).

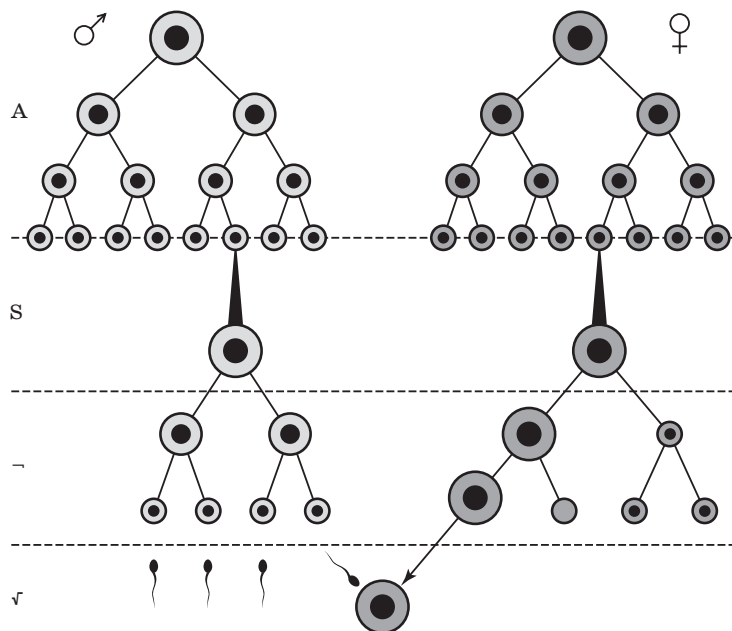


Рис. 4. Схема гаметогенеза (слева сперматогенез, справа оогенез):
 А — зона размножения; Б — зона роста; В — зона развития;
 Г — зона созревания, оплодотворение

Таблица 6

ГАМЕТОГЕНЕЗ ЧЕЛОВЕКА И БОЛЬШИНСТВА ЖИВОТНЫХ

Стадия (зона) гаметогенеза	Сперматогенез Процесс развития сперматозоидов, происходящий в семенниках, из <i>гоноцитов</i> (первичных половых клеток)	Оогенез Процесс развития яйцеклеток, происходящий в семенниках, из <i>гоноцитов</i> (первичных половых клеток)
Размножение	Гоноциты дают начало диплоидным клеткам <i>сперматогониям</i> ($2n4c$). Сперматогонии многократно делятся митозом	Гоноциты дают начало диплоидным клеткам — <i>оогониям</i> ($2n4c$). Оогонии многократно делятся митозом. Часть образовавшихся клеток погибает
Рост	Сперматогонии растут, вступая в профазу первого деления мейоза, и превращаются в диплоидные клетки — <i>сперматоциты первого порядка</i> ($2n4c$)	Оогонии растут, вступая в профазу первого мейоза, и превращаются в диплоидные клетки — <i>ооциты первого порядка</i> ($2n4c$)
Развитие (созревание)	Сперматоциты первого порядка делятся мейозом. В результате первого деления мейоза из каждого сперматоцита первого порядка образуются 2 гаплоидных <i>сперматоцита второго порядка</i> ($n2c$), а в результате второго деления мейоза 4 гаплоидных <i>сперматиды</i> (nc)	Ооциты первого порядка делятся мейозом. В результате первого деления мейоза из каждого ооцита первого порядка образуется один <i>ооцит второго порядка</i> ($n2c$) и <i>первое полярное редуционное тельце</i> ($n2c$), а после второго деления мейоза — <i>яйцеклетка (ооцида)</i> и <i>второе полярное тельце</i> (первое полярное тельце также делится, образуя еще два). В результате образуются 4 гаплоидные клетки: 1 <i>яйцеклетка</i> (nc) и 3 <i>полярных тельца</i> (nc)

Формирование (спермиогенез — только для мужских особей)	Сперматиды не делятся. Из каждой формируется зрелый <i>сперматозоид</i> (nc)	Отсутствует
--	--	-------------

Таким образом, в жизненном цикле организмов существуют два типа клеток: диплоидные ($2n$) и гаплоидные (n). У животных в жизненном цикле организмов преобладают диплоидные клетки, гаплоидными являются только гаметы.

Сущность полового размножения у человека и животных можно выразить в виде схемы (рис. 5).

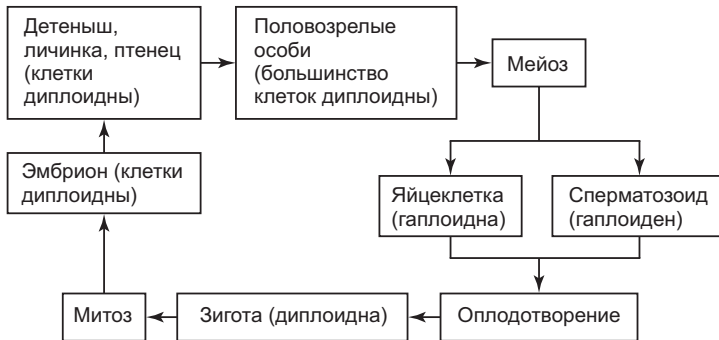


Рис. 5. Сущность полового размножения у человека и животных

РАЗВИТИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

У растений наблюдается регулярная смена ядерных фаз (гаплоидной и диплоидной). Особого внимания заслуживают цветковые растения — самые распространенные на Земле. В жизненном цикле высших растений

выделяют смену двух поколений: **гаметофита** и **спорофита**. Гаметофит — небольшое растение полового поколения, на котором формируются половые органы, продуцирующие гаметы. На нем развиваются как женские, так и мужские гаметы. У семенных растений гаметофиты практически утратили способность к самостоятельному существованию. Преобладающим поколением является спорофит (большинство клеток диплоидны), обычно представляющий собой крупное листостебельное растение, существующее достаточно длительный срок. Спорофит образуется после слияния мужских и женских гаплоидных гамет.

Цветок — основной орган размножения покрытосеменных цветковых растений. Цветок можно считать как спорофитом, органом бесполого размножения (так как он производит микроспоры и мегаспоры), так и гаметофитом — органом полового размножения (так как из микроспор развиваются мужские гаметы — спермии, а из мегаспор — женские — яйцеклетки).

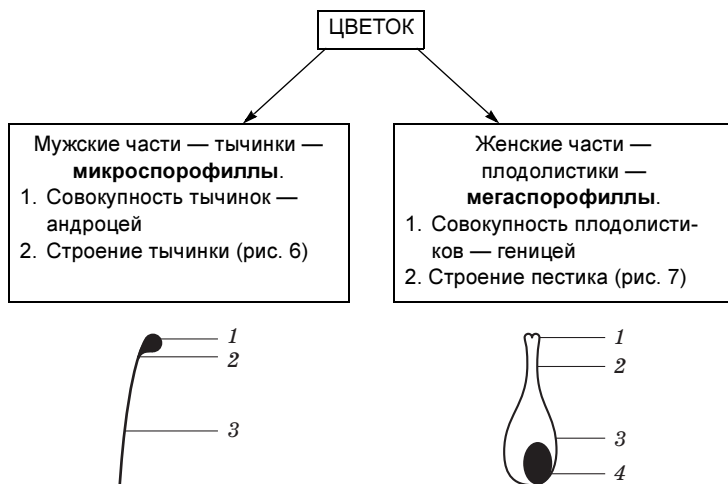


Рис. 6. Строение тычинки:
 1 — пыльник с пыльцевыми зёрнами; 2 — связник; 3 — тычиночная нить

Рис. 7. Строение пестика:
 1 — рыльце; 2 — столбик; 3 — завязь; 4 — семязачаток

Развитие пыльцевых зерен происходит в пыльцевых гнездах — **микроспорангиях** пыльников в два этапа.

Этап первый — **микроспорогенез** — развитие микроспор. Спорогенные клетки ($2n$) спорогенной ткани делятся митозом, образуя клетки микроспор — *микроспороциты* ($2n$). Микроспороциты делятся мейозом, образуя *микроспоры* (n). Каждая материнская клетка дает четыре микроспоры (тетрада микроспор). Схематически это представлено на рис. 8.

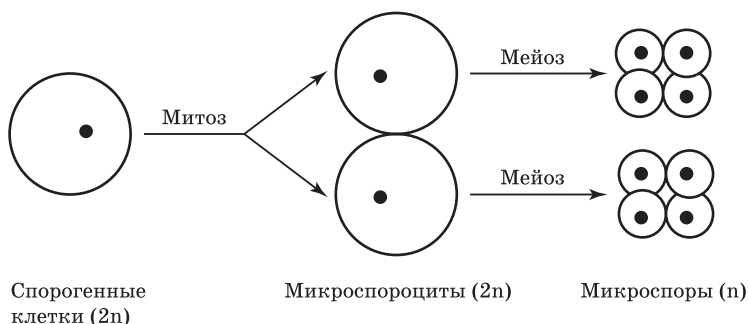


Рис. 8. Микроспорогенез

Этап второй **микрогаметогенез** — развитие микрогаметофита. Каждая микроспора (n) делится митозом, образуя *микрогаметофит* — мужской гаметофит, или *пыльцевое зерно*. Сначала осуществляется процесс бесполого размножения спорофита, для чего и используются мелкие споры. Затем внутри пыльцевого мешка из прорастающей (делящейся) споры формируется микроскопический мужской гаметофит, являющийся уже новым, половым поколением.

Микрогаметофит, или пыльцевое зерно, состоит из:

- оболочки (спородерма), имеющей наружный слой — экзину, внутренний — интину и сквозные отверстия — апертуры;

- вегетативной, или сифоногенной, клетки (n), развивающейся в пыльцевую трубку;

- генеративной клетки (n), в дальнейшем делящейся митозом и образующей мужские гаметы — два спермия (n).

Второй этап можно тоже представить в виде схемы (рис. 9).

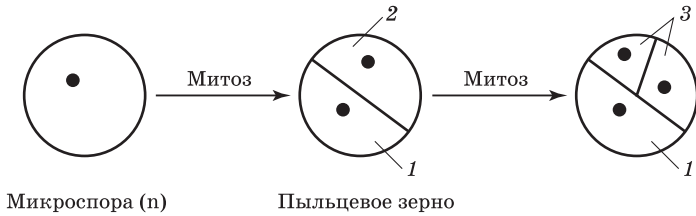


Рис. 9. Микрогаметогенез:

1 — вегетативная клетка (n); 2 — генеративная клетка (n); 3 — два спермия (n)

Развитие зародышевого мешка происходит в семязачатке (мegasпорангии) в два этапа.

Первый этап — **мегаспорогенез** — развитие мегаспор. Спорогенные клетки ($2n$) делятся митозом, образуя клетки мегаспор — *мегаспороциты* ($2n$). Мегаспороциты делятся мейозом, образуя *мегаспоры* (n). Каждая материнская клетка дает четыре мегаспоры. В мегагаметофите развивается только одна из микроспор (обычно нижняя), остальные дегенерируют (рис. 10).

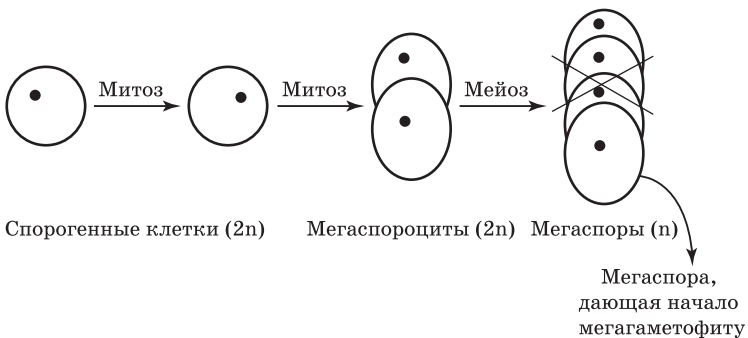


Рис. 10. Мегаспорогенез

Второй этап — **мегагаметогенез** — развитие мегagamетофита — зародышевого мешка. Оставшаяся из четырех одна *мегаспора* (n) последовательно делится тремя митозами без цитокинеза (делятся только ядра). Образуется по четыре ядра на полюсах зародышевого мешка — *восьмиядерный зародышевый мешок*.

Два ядра от полюсов отходят к центру и сливаются вместе, образуя центральные (вторичные) ядра ($2n$). Остающиеся на полюсах ядра превращаются в клетки: *антиподы* (n), *яйцеклетку* (n), *синергиды* (n). Формируется мегagamетофит — зародышевый мешок (рис. 11).

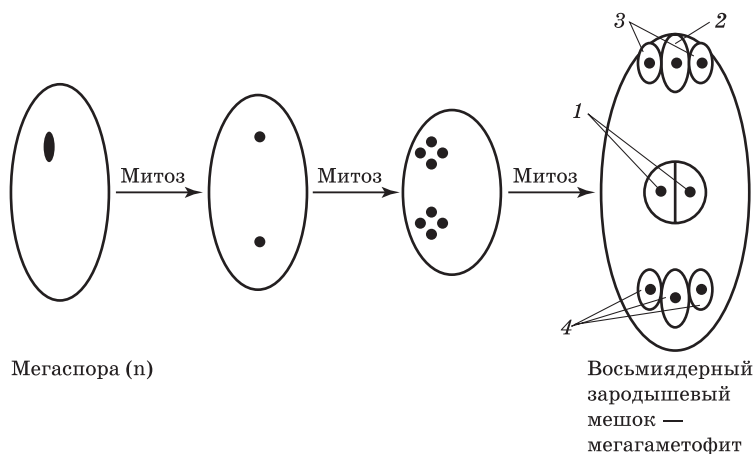


Рис. 11. Мегагаметогенез:

1 — вторичное центральное ядро; 2 — яйцеклетка (n); 3 — синергиды (n); 4 — антиподы (n)

Мегагаметофит, или зародышевый мешок, состоит из:

- покровов (интегументы), имеющих отверстие пыльцевход (микропиле) для вrastания пыльцевой трубки;
- ядра семязачатка (нуцеллус), содержащего женскую гамету — яйцеклетку, клетки-синергиды, антиподы и центральное (вторичное) ядро (см. рис. 11).

Необходимо обратить внимание на тот факт, что у высших растений (в отличие от животных) процесс образования половых клеток осуществляется с помощью

митоза. У всех многоклеточных животных и человека для этого используется мейоз. Мужской гаметофит у цветковых растений состоит из 3 клеток, при этом один спермий оплодотворяет яйцеклетку зародышевого мешка, а другой — центральную яйцеклетку. Происходит «двойное оплодотворение» (его открыл русский цитолог и эмбриолог растений С. Г. Навашин в 1898 г.):

$$\begin{aligned} & \text{первый спермий (n) + яйцеклетка (n) = зигота (2n);} \\ & \text{второй спермий (n) + центральное ядро (2n) =} \\ & \text{= первичное ядро эндосперма (3n).} \end{aligned}$$

Более доступно этот процесс можно представить в виде схемы (рис. 12).

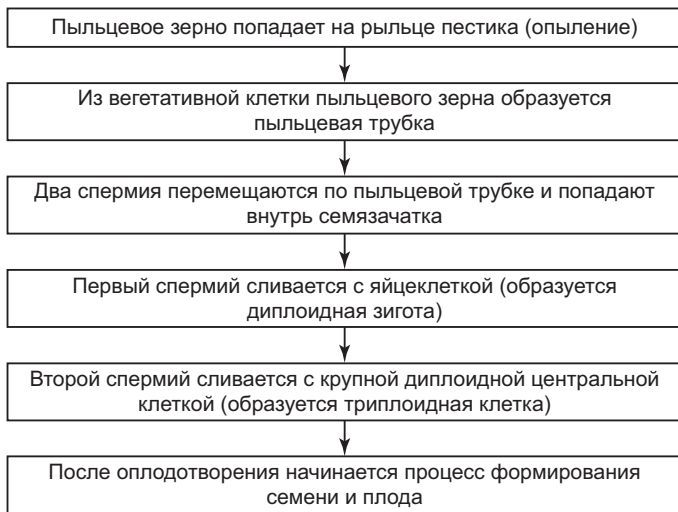


Рис. 12. Опыление и двойное оплодотворение цветковых растений

Результатом полового размножения гаметофита цветкового растения является образование диплоидной зиготы и крупной триплоидной клетки. Их деление путем митоза в конечном итоге приводит к формированию зародыша и эндосперма семени (запасы питательных ве-

ществ). Семя — это важный этап в развитии нового поколения спорофита. Схематично это представлено на рис. 13.



Рис. 13. Схема «Развитие семени и плода»

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ (МХИ, ПАПОРОТНИКИ, ХВОЩИ, ПЛАУНЫ)

В жизненном цикле споровых растений преобладает спорофит ($2n$), в спорангиях которого развиваются споры. Из спор на влажной почве образуются гаметофиты: женские и мужские, в которых соответственно развиваются сперматозоиды и яйцеклетки. Исключение составляют мхи — в их жизненном цикле преобладает гаметофит. Для оплодотворения всех споровых растений нужна вода, в которой подвижные сперматозоиды должны подплывать к неподвижным яйцеклеткам. Ведь гаметофиты споровых растений — это абсолютно самостоятельные растения. В жизненном цикле споровых растений последовательное сочетание митоза и мейоза определяет чередование полового (гаметофита) и бесполого (спорофита) поколений. Схематически жизненный цикл споровых растений представлен на рис. 14.

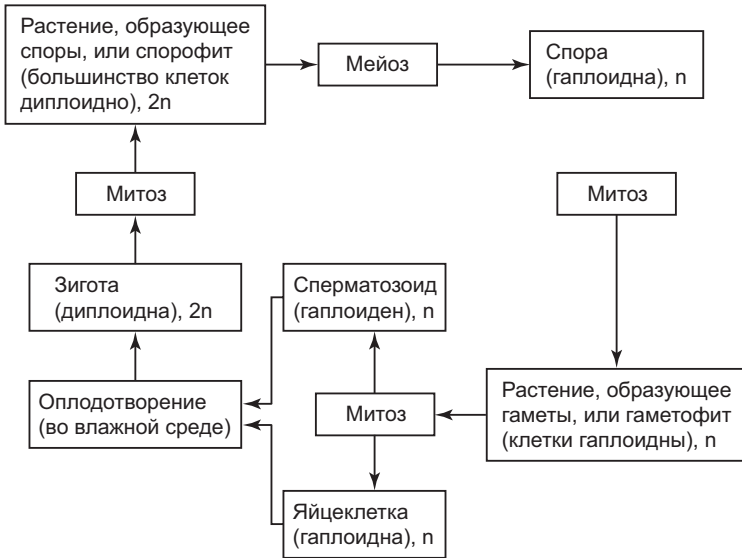


Рис. 14. Жизненный цикл споровых растений

Примеры решения задач

1. Известно, что трутни развиваются из неоплодотворенных яйцеклеток ($n = 16$). Какой набор хромосом имеют соматические клетки и как у них образуются сперматозоиды?

Решение. В процессе индивидуального развития трутней в соматических клетках происходит удвоение числа наборов хромосом, т. е. соматические клетки трутней диплоидны ($2n = 32$). Половые железы (гонады) остаются гаплоидными, поэтому типичный мейоз в них невозможен, сперматозоиды образуются в результате митоза (эквационного деления мейоза).

2. У крупного рогатого скота и зебу 60 хромосом. Гибриды между ними плодовиты. Сколько хромосом в ооцитах второго порядка у гибридов?

Решение. Ооциты второго порядка образуются из ооцитов первого порядка в результате редукционного де-

ления мейоза. Поэтому в ооцитах второго порядка будет 30 хромосом.

3. В культуре тканей человека в одной из клеток во время ненормального митоза дочерние хромосомы одной из коротких хромосом (№ 21) попали в одно ядро в результате не расхождения, кроме того, произошла элиминация (гибель или удаление) другой хромосомы (№ 15). Сколько хромосом будут иметь дочерние клетки?

Решение. В результате не расхождения сестринских хроматид 21-й хромосомы в той клетке, куда они попали, будет три хромосомы № 21, но не будет хватать одной хромосомы № 15, в результате общее число хромосом в этой клетке будет 46. А в другой клетке, которая не получит одну хромосому № 21 и одну № 15, будет 44 хромосомы, так как в нормальных клетках человека 46 хромосом.

4. Материнская клетка споры арбуза имеет 22 хромосомы. В процессе мейоза между гомологичными хромосомами двух пар произошел перекрест. Сколько типов микроспор образовалось из материнской клетки споры?

Решение. Из материнской клетки споры в результате двух делений мейоза образуется 4 микроспоры. При редукционном делении мейоза, очевидно, образуется две разные клетки. В каждой из этих клеток две хромосомы будут иметь по одной хроматиде с обменами, потому что в процессе перекреста в каждом биваленте обмениваются участками только две хроматиды из четырех. Поэтому, в результате эквационного деления из каждой клетки опять образуются две разных. Таким образом, из материнской клетки споры образуются четыре типа микроспор.

5. Какова вероятность того, что ребенок унаследует от бабушки по отцу все 23 хромосомы?

Решение. Отец ребенка получил половину хромосом от бабушки, половину от дедушки, т. е. в каждой паре гомологичных хромосом у отца одна бабушкина, другая

дедушкина. Следовательно, вероятность получить одну бабушкину хромосому равна $1/2$, а все бабушкины — $1/2 \cdot 1/2 \cdot \dots \cdot 1/2$ (23 раза) = $(1/2)^{23}$ (теорема умножения вероятностей). Хотя, если учитывать происшедший у отца перекрест хромосом при сперматогенезе, чисто бабушкиных хромосом вообще не останется, как и чисто дедушкиных.

Контрольные задачи

6. Допустим, что у животного имеется диплоидный набор хромосом, равный 6. В какой части гамет окажутся копии центромер, исходно полученных от самца?

7. Кролик имеет 44 хромосомы. Сколько хромосом в сперматоцитах 1-го порядка кролика?

8. Если 10 сперматозоидов, продуцируемых самцом, имеющим одну пару хромосом, будут оплодотворять 10 яиц, продуцируемых такой же самкой, то сколько типов зигот образуется при этом, допуская, что в процессе мейоза у самки идут обмены между гомологичными хромосомами в разных участках, а у самца нет?

9. Допустим, что у одуванчика образовалось 100 семян, сколько спермиев и материнских клеток мегаспор участвовало в их образовании?

10. Если 100 сперматозоидов, продуцируемых самцом, имеющим одну пару хромосом, будут оплодотворять 100 яиц, продуцируемых такой же самкой, то сколько комбинаций материнских и отцовских хромосом возникнет в зиготах, и в какой пропорции?

11. Твердая пшеница имеет 28 хромосом. Допустим, что в процессе мейоза произошел обмен между гомологичными хромосомами всех пар. Сколько типов ядер будет иметь 8-ядерный зародышевый мешок?

12. Материнская клетка спор подсолнечника имеет 34 хромосомы. Допустим, в процессе мейоза между гомологичными хромосомами одной пары произошло два обмена участками. Сколько типов яйцеклеток образуется при этом на гаметофите?

13. Число хромосом в клетках кончиков корешков риса равно 24. Сколько хромосом содержит материнская клетка мегаспоры?

14. В клетках эндосперма кукурузы триплоидный набор хромосом. Могут ли клетки эндосперма делиться митотически?

15. Индюк имеет 82 хромосомы. Сколько хромосом имеет партеногенетический индюк?

16. У собаки 78 хромосом. Сколько содержат хромосом ее ооциты 1-го порядка?

17. Лошадь имеет 64 хромосомы, а осел — 62. Сколько хромосом в гаметах гибридов между ними?

18. Гибриды домашних и мускусных уток бесплодны, у обоих видов одинаковое число хромосом. Почему?

19. Сколько X-хромосом должно быть в 100 взятых без выбора вторичных сперматоцитах человека?

20. Сколько функционирующих гамет образуется в норме из 100 первичных сперматоцитов? 100 вторичных ооцитов?

21. Сколько бивалентов имеется в метафазе I у человека?

22. Во время ненормального мейоза в исходной клетке человека одна пара гомологических хромосом отошла к одному полюсу (нерасхождение). Сколько хромосом оказалось в каждой клетке, образовавшейся в результате мейоза?

23. Могут ли в яйцеклетке собаки, имеющей 39 хромосом, 38 быть отцовскими?

24. У самцов дрозофилы обмен участками (перекрест) между гомологичными хромосомами в процессе мейоза не происходит. Сперматогоний самца дрозофилы содержит 8 хромосом. Сколько типов сперматозоидов образуется из этого сперматогония?

25. Оогоний золотистого хомячка имеет 44 хромосомы. Допустим, что в процессе мейоза между одной парой гомологичных хромосом произошел обмен участками. Сколько типов яйцеклеток образуется из этого оогония?

26. Какова вероятность того, что ребенок получит от бабушки по матери 23 хромосомы и от дедушки по отцу тоже 23 хромосомы?

27. Какова вероятность того, что ребенок получит от бабушки по матери 10 хромосом, от дедушки по матери 13 хромосом, от бабушки по отцу 13 хромосом и от дедушки по отцу 10 хромосом?

28. Если общее число сперматозоидов, образуемых животными равно 1000, число хромосом в диплоидных клетках равно 2, то сколько сортов сперматозоидов и в каком количестве будет в этой 1000?

29. Дрозофила имеет 4 пары хромосом. Как часто можно ожидать, что гамета этой самки будет нести все материнские хромосомы?

30. Сколько сортов пыльцы образуется в пыльнике, если соматическая клетка имела 4 пары хромосом?

31. У растения кукурузы, имеющего в соматических клетках 20 хромосом, образовалось 200 семян. Сколько спермиев участвовало в их образовании?

Вопросы для самоконтроля

1. Какие структуры клетки являются материальной основой наследственности?

2. В чем разница между понятиями «клеточный цикл» и «митоз»?

3. Ученые провели исследования митоза: оказалось, что у животных, ведущих ночной образ жизни, в большинстве организмов максимум митозов приходится на утро и минимум — на ночное время. У дневных животных максимум наблюдается в вечернее время, и минимум — днем. Проанализируйте этот факт.

4. Объясните, почему количество хромосом в диплоидном наборе всегда представлено четным числом.

5. В интерфазе перед митозом или первым делением мейоза в клетке удваивается количество генетического

материала, увеличивается количество белков, АТФ. Каково биологическое значение каждого из этих изменений?

6. Почему в профазе митоза происходит растворение ядерной оболочки?

7. В чем значение митоза в передаче наследственной информации?

8. Известно, что при митозе образующиеся молодые клетки имеют одинаковую генетическую информацию, сходную с таковой у родительской клетки. Почему же клетки одного и того же человеческого организма такие разные (и по строению, и по выполняемым функциям)?

9. Каковы принципиальные различия между половым и бесполом размножением?

10. В чем состоят эволюционные преимущества полового размножения перед бесполом?

11. Проведите сравнительный анализ процессов митоза и мейоза. Назовите принципиальные отличия и черты сходства.

12. Почему сперматозоиды у большинства организмов имеют мелкие размеры, а яйцеклетки — относительно крупные?

13. Какую роль выполняют процессы митоза и мейоза в гаметогенезе организмов?

14. Почему разные сперматозоиды одного и того же мужчины по генному составу несколько отличаются друг от друга?

15. Почему полярные тельца, образующиеся при созревании женских половых клеток, обязательно должны иметь мелкие размеры? А почему нельзя обойтись вообще без них?

16. Зачем нужно второе деление мейоза? Ведь уменьшение количества хромосом в два раза уже произошло в первом делении.

17. Укажите отличия спермато- и оогенеза.

18. Почему половые клетки должны иметь гаплоид-

ный, а не диплоидный набор хромосом? Представьте, что они диплоидны. Каковы возможные последствия?

19. У цветковых растений оплодотворение называется двойным. Почему? Насколько верен термин «двойное оплодотворение»?

20. Почему половые клетки у высших растений образуются в результате митоза, а не путем мейоза?

ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ, УСТАНОВЛЕННЫЕ Г. МЕНДЕЛЕМ

Тысячи лет механизм наследственности был окутан тайной. И только чешский монах Грегор Мендель в 1865 г. сформулировал первые законы наследственности. Он считал, что материальная основа наследственности состоит из «факторов», и эти «наследственные факторы» поодиночке попадают в зародышевые клетки, комбинируются при оплодотворении и расходятся при образовании зародышевых клеток. Впоследствии для определения этого понятия был введен термин «ген». **Ген** — это определенный участок молекулы ДНК (материальная единица наследственности) со своей специфической последовательностью пар нуклеотидов, контролирующей структуру РНК, а через нее — структуру белковой молекулы, и определяющий развитие одного признака (см. гл. 9). Каждый ген в хромосоме занимает определенное место — **локус**. Г. Мендель проводил свои эксперименты на разных сортах гороха: из 34 сортов гороха посевного он выбрал 22 сорта, обладающих четко выраженными различиями по 7 парам **альтернативных** (контрастных, взаимоисключающих) признаков (табл. 7).

Выбор гороха посевного был продиктован следующими условиями:

1) много сортов, четко различающихся по ряду признаков;

2) растения легко выращиваются;

3) пестики и тычинки цветков полностью прикрыты лепестками, и растения самоопыляемые, т. е. его сорта размножаются в чистоте, и признаки из поколения в поколение не изменяются;

Таблица 7

АЛЬТЕРНАТИВНЫЕ ПРИЗНАКИ ГОРОХА ПОСЕВНОГО

Признак	Доминантный	Рецессивный
Окраска семян	Желтая	Зеленая
Форма семян	Гладкая	Морщинистая
Окраска цветков	Красные	Белые
Положение цветков на побегах	Пазушные	Верхушечные
Высота стебля	Длинный	Короткий
Форма бобов	Вздутые	Членистые
Окраска бобов	Зеленые	Желтые

4) возможно скрещивание сортов и получение плодовых потомков.

Успех Г. Менделю обеспечил не только удачно выбранный объект (садовый горох), но и ряд условий, которые он соблюдал:

1) вел количественный учет в потомстве, т. е. подсчитывал растения с различными признаками отдельно;

2) вел индивидуальный учет потомства, полученного от самоопыления каждого растения;

3) ввел буквенные обозначения «наследственных факторов» (генов), что позволило ему легко объяснить полученные результаты;

4) предположил парность определения каждого признака, т. е. признак определяется парой «наследственных факторов». При образовании половых клеток в каждую из них попадает только один из пары «наследственных факторов». Этим он предвосхитил открытую позже парность хромосом у диплоидных организмов (гомологичные хромосомы). Впоследствии было доказано, что в половую клетку действительно попадает одна из каждой пары гомологичных хромосом после редукционного деления мейоза.

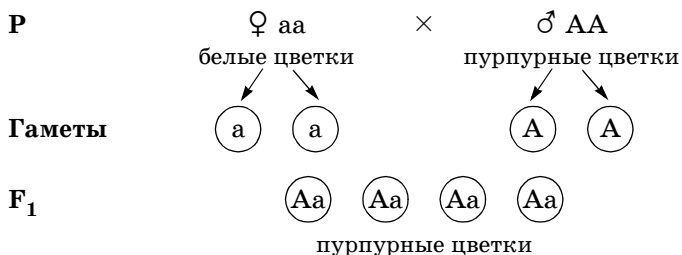
Нужно отметить, что наследование по Г. Менделю идет в том случае, если гены А, В, С и т. д. находятся в разных, не гомологичных хромосомах. Расщепление носит статистический характер. Поэтому во втором поколении нужно получить достаточно большое число потомков, чтобы наблюдать закономерности наследования. Чем больше пар признаков (или генов) берется в учет одновременно, тем больше потомков второго поколения нужно проанализировать.

2.1. Моногибридное скрещивание

Г. Мендель применил гибринологический метод исследования, который анализирует закономерности наследования отдельных свойств и признаков организмов при половом размножении, а также изменчивость отдельных генов при их комбинации и взаимодействии.

Гибридизация — скрещивание двух организмов, различающихся альтернативными признаками. Полученное потомство при гибридизации называют **гибридным поколением (F_1)**, отдельная особь в этом поколении — **гибридом**.

Моногибридное скрещивание — скрещивание организмов, анализируемых по одной паре альтернативных (доминантного и рецессивного) признаков (см. табл. 7). Например, Мендель скрещивал сорт гороха, имеющего белые цветки, и сорт, у которого были пурпурные цветки. Схема скрещивания в этом случае будет выглядеть так:



Признак, проявившийся у гибридов F_1 , был назван **доминирующим**, или **доминантным** (господствующим), а другой, не проявившийся у гибридов F_1 — **рецессивным** (скрытым). Растения, выросшие из семян после скрещивания, имели только лишь один из альтернативных признаков — доминантный. **Доминирование** — явление преобладания одного признака над другим. Следовательно, здесь пурпурная окраска доминирует над белой (доминантные и рецессивные признаки гороха представлены в табл. 7). В данной схеме буквой А обозначен ген окраски цветов, а буквами А и а обозначены различные альтернативы этого гена, т. е. аллели гена окраски цветов гороха.

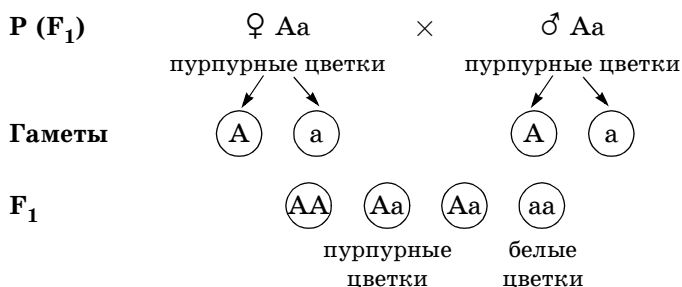
Г. Мендель ввел символы: заглавные буквы (А) — для доминантного и строчные (а) — для рецессивного признака, подразумевая, что сами признаки определяются дискретными факторами наследственности — задатками (генами). Гаметы каждого из родителей несут по одному такому гену. В опытах с горохом в гаметах одного из родителей находится ген (А), обуславливающий красную окраску цветков, а другого (а) — белую окраску цветков. Такие соответствующие друг другу гены называются аллельными генами. **Аллель** (от греч. *allelon* — другой, иной) — одна из двух и более альтернативных форм гена, имеющая определенную локализацию на хромосоме и уникальную последовательность нуклеотидов. Аллельные гены контролируют развитие альтернативных признаков.

Организмы, принадлежащие к чистым линиям, имеют либо два доминантных (АА), либо два рецессивных (аа) аллеля и образуют только один тип гамет (А или а соответственно). Такие организмы называются гомозиготными. Если организм несет в клетках как ген доминантного, так и ген рецессивного признака, т. е. он будет гетерозиготным и образовывать два типа гамет (А и а).

Г. Менделем проводилась гибридизация по 7 парам альтернативных признаков, и в каждом случае потомки первого поколения от скрещивания чистых линий имели доминантный признак.

Таким образом, при скрещивании двух гомозиготных особей, отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных признаков, все потомство в первом поколении единообразно. Это **закон доминирования**, или **закон единообразия гибридов первого поколения**. Этот закон имеет еще одно название: *первый закон Менделя*.

Следующий эксперимент Менделя состоял в том, что гибриды первого поколения (F_1) самоопылялись и во втором гибридном поколении (F_2) появились растения с признаками обоих родителей. Если продолжить вышеизложенный пример со скрещиванием растений с белыми и пурпурными цветками, то схема скрещивания будет выглядеть так:



Произошло **расщепление** (разделение) признаков в определенном соотношении: $\frac{3}{4}$ гибридов несли доминантный признак (в нашем случае — пурпурные цветки), $\frac{1}{4}$ гибридов имели рецессивный признак (белые цветки). Явление, описанное в первом законе Менделя, показывает, что расщепления не произошло, так как признак определялся одинаковыми аллелями одного гена (AA и aa), т. е. был гомозиготен. Расщепление по доминантному и рецессивному признаку наблюдается в том случае, когда скрещивающиеся особи гетерозиготны по рассматриваемому признаку. В приведенном примере в поколении F_2 наблюдается расщепление по видимым признакам в соотношении 3 с пурпурными цвет-

ками и 1 с белыми цветками — это **расщепление по фенотипу**.

Кроме того, расщепление идет и по сочетанию пар аллелей ($1AA : 2Aa : 1aa$), которое называют **расщеплением по генотипу**.

Под генотипом понимается совокупность генов одного организма, а под фенотипом — совокупность признаков и свойств одного организма, обусловленных взаимодействием генотипа и внешней среды. Но употребляют эти термины и для отдельных генов, признаков и свойств организмов. У гороха расщепление по фенотипу и генотипу не совпадало. Выявлено это Г. Менделем при индивидуальном учете потомства от самоопыления каждого растения из поколения F_2 в следующем поколении F_3 . Оказалось, что растения с белыми цветками при самоопылении не давали расщепления F_3 и в последующих поколениях, а среди пурпурноцветковых растений были такие, которые не давали, и такие, которые давали расщепление.

Таким образом, при скрещивании двух гетерозиготных особей, т. е. гибридов, анализируемых по одной паре альтернативных признаков, в потомстве наблюдается расщепление по фенотипу $3 : 1$, а по генотипу $1 : 2 : 1$. Это **закон расщепления признаков**, или *второй закон Менделя* для полного доминирования признаков.

Полное доминирование — это форма наследования, при которой у гибридов наблюдаются такие же фенотипы, как и у родителей. Так в нашем примере при скрещивании фенотипы родителей и потомков были одинаковые: белые цветки и красные. Полное доминирование одного гена над другим наблюдается не всегда.

В настоящее время известно много примеров неполного доминирования. **Неполное доминирование** — это форма наследования, при которой у гетерозиготных гибридов первого поколения формируется промежуточный (средний) фенотип по сравнению с родительскими организмами. Впервые это наблюдалось у растения ночной красавицы по окраске цветков (рис. 15).

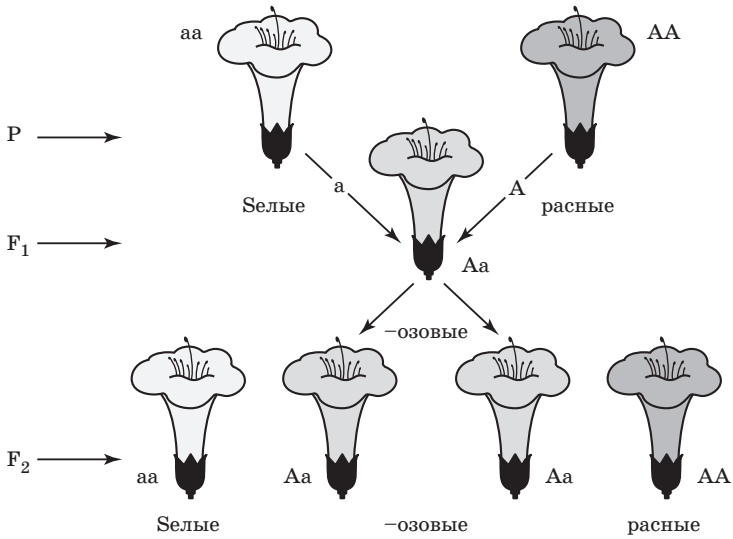


Рис. 15. Явление неполного доминирования у ночной красавицы

Если использовать общепринятые обозначения, то получится следующая схема:



В данном скрещивании гибриды первого поколения еще раз на практике подтверждают закон Г. Менделя о единообразии первого поколения гибридов: все цветки розовые с генотипом Аа. У гетерозигот (Аа) при скрещивании оба аллеля могут образовывать промежуточные признаки, уклоняющиеся в сторону доминантного или рецессивного аллеля. В таком случае говорят о промежуточном характере наследования или неполном доминировании признаков. Тогда расщепление по фенотипу и генотипу совпадает:

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

красные	розовые	белые
цветки	цветки	цветки

Здесь гетерозигота фенотипически отличается от обеих гомозигот.

Таким образом, **закон расщепления при неполном доминировании признаков** формулируется так: *при скрещивании двух гетерозиготных особей, анализируемых по одной паре альтернативных признаков, при промежуточном характере наследования в потомстве наблюдается расщепление по фенотипу и генотипу в отношении 1 : 2 : 1.*

Также Мендель применил для установления генотипа растений второго поколения (F_2) самоопыление. Однако при этом вероятность появления рецессивного признака в потомстве каждого растения в три раза меньше, чем доминантного. Если потомство от каких-то растений малочисленно, то рецессивный признак (в данном примере — белоцветковые растения) может и не появиться чисто случайно. Поэтому, в генетике для определения генотипа организма применяют одно из возвратных скрещиваний — анализирующее. **Возвратным скрещиванием ($F_{\text{в}}$)** называют скрещивание потомков с исходными родителями. Здесь возможно скрещивание с доминантным или рецессивным родителем.

1)	P	A- (F_2 пурпурные)	×	AA (P пурпурные)
	Гаметы	?		A A
	F_v	A- пурпурные		

2)	P	Aa (F_2 пурпурные)	×	aa (P белые)
	Гаметы	A a		a a
	F_v	Aa Aa пурпурные $\frac{1}{2}$		aa aa белые $\frac{1}{2}$

Знаком F_v обозначают потомство от возвратного скрещивания. Первое скрещивание так и называют возвратным, оно не позволяет проанализировать генотип, так как каким бы ни был второй аллель, полученное поколение будет единообразным, без расщепления. Второе скрещивание называют **анализирующим**, так как в случае гетерозиготности признака следует расщепление в потомстве. При этом расщепление идет в соотношении 1 : 1, т. е. вероятности рецессивного и доминантного признака одинаковы ($\frac{1}{2}$). Это является результатом того, что у гетерозиготы по менделирующим признакам различные сорта гамет образуются в равных пропорциях. Анализирующее скрещивание проводится только при полном доминировании признаков. При неполном типе доминирования наследования этого не требуется, так как генотип определяется фенотипом.

Не всегда расщепление носит такой правильный характер. В ряде случаев в силу разных причин менделевские расщепления могут значительно искажаться. Это может происходить из-за различной жизнеспособности

или активности гамет, разной вероятности встреч гамет, разной жизнеспособности зигот. Например, при моногибридном скрещивании образуется два сорта гамет А и а и три типа зигот АА, Аа и аа, если один из аллелей будет влиять на жизнеспособность или активность, то, естественно, соотношение при расщеплении изменится. Например, как это наблюдалось у платиновых лисиц, полученных от серебристо-черных в Норвегии в 30-х годах XX века.

P	Аа	×	Аа	
	платиновые			
Гаметы	⊙ А	⊙ а	⊙ А	⊙ а
F₁	АА	Аа	Аа	аа
	гибнут	платиновые	серебристо-черные	
		$\frac{2}{3}$	$\frac{1}{3}$	
	по генотипу $\frac{2}{4}$ Аа : $\frac{1}{4}$ аа (отсутствует генотип АА)			

P	Аа	×	аа	
	платиновые		серебристо-черные	
Гаметы	⊙ А	⊙ а	⊙ а	⊙ а
F_v	Аа	Аа	аа	аа
	платиновые		серебристо-черные	
	$\frac{1}{2}$		$\frac{1}{2}$	

Учитывая, что платиновая окраска меха у лисиц в гомозиготном состоянии (АА) не встречается, и, расписав теоретическое расщепление по генотипу $\frac{1}{4}$ АА : $\frac{2}{4}$ Аа : $\frac{1}{4}$ аа, нетрудно догадаться, что доминантные гомозиготы гибнут в эмбриональный период индивидуального развития, что было доказано вскрытием беременных самок — примерно $\frac{1}{4}$ плодов были мертвыми.

Примеры решения задач

32. При скрещивании мух дрозофилы с нормальными крыльями между собой в потомстве из 5347 мух 1338 были с загнутыми вверх крыльями. Определите характер наследования признаков и генотипы родителей.

Решение. В потомстве произошло расщепление, следовательно, родительские мухи гетерозиготны. Учитывая, что в гетерозиготном состоянии может быть только доминантный признак, то нормальные крылья доминируют над загнутыми крыльями. Это подтверждает и тот факт, что при расщеплении мух с нормальными крыльями (4009) их примерно в 3 раза больше, чем с загнутыми вверх (1338), как и следовало ожидать по Менделю:

P	♀ Aa	×	♂ Aa
	нормальные крылья		нормальные крылья
Гаметы	Ⓐ ⓐ		Ⓐ ⓐ
F₁	AA Aa		Aa aa
	нормальные крылья		загнутые крылья

Расщепление по генотипу 1 : 2 : 1, расщепление по фенотипу 3 : 1.

Так как расщепление по фенотипу и генотипу не совпадают, то характер наследования признаков — полное доминирование.

33. Две черные самки мыши скрещивались с коричневым самцом. Первая самка в нескольких пометах дала 19 черных и 17 коричневых потомков, а вторая — 33 черных. Определите генотипы родителей и потомков.

Решение. От второй самки расщепления в потомстве не произошло (все черные). Следовательно, черная окраска доминирует над коричневой и вторая самка гомозиготна. Первая самка гетерозиготна, так как среди ее потомков произошло расщепление в соотношении при-

мерно 1 : 1. Очевидно, что расщепление и должно быть как от анализирующего скрещивания, так как самец имеет рецессивный признак:

P	♀ Aa черная	×	♂ aa коричневый
Гаметы	<div style="display: inline-block; border: 1px solid black; border-radius: 50%; width: 20px; height: 20px; display: flex; align-items: center; justify-content: center; margin-right: 10px;">A</div> <div style="display: inline-block; border: 1px solid black; border-radius: 50%; width: 20px; height: 20px; display: flex; align-items: center; justify-content: center;">a</div>		<div style="display: inline-block; border: 1px solid black; border-radius: 50%; width: 20px; height: 20px; display: flex; align-items: center; justify-content: center; margin-right: 10px;">a</div> <div style="display: inline-block; border: 1px solid black; border-radius: 50%; width: 20px; height: 20px; display: flex; align-items: center; justify-content: center;">a</div>
F₁	Aa Aa черные		aa aa коричневые
P	♀ AA черная	×	♂ aa коричневый
Гаметы	<div style="display: inline-block; border: 1px solid black; border-radius: 50%; width: 20px; height: 20px; display: flex; align-items: center; justify-content: center; margin-right: 10px;">A</div> <div style="display: inline-block; border: 1px solid black; border-radius: 50%; width: 20px; height: 20px; display: flex; align-items: center; justify-content: center;">A</div>		<div style="display: inline-block; border: 1px solid black; border-radius: 50%; width: 20px; height: 20px; display: flex; align-items: center; justify-content: center; margin-right: 10px;">a</div> <div style="display: inline-block; border: 1px solid black; border-radius: 50%; width: 20px; height: 20px; display: flex; align-items: center; justify-content: center;">a</div>
F₁	Aa Aa Aa Aa черные		

34. На звероферме было получено потомство норок: 148 белых, 154 черных и 304 кохинуровых (светлая с черным крестом на спине). Определите фенотипы и генотипы родителей.

Решение. Поскольку среди потомков наблюдается расщепление, то родительские самки и самцы должны быть гетерозиготными. Очевидно, что гетерозиготы должны быть кохинуровыми, так как по Менделю расщепление по генотипу должно происходить $\frac{1}{4}AA : \frac{2}{4}Aa : \frac{1}{4}aa$, а $\frac{2}{4}$ (также на звероферме преобладают именно кохинуровые). В природе темная окраска доминирует над светлой — $\frac{1}{4}$ черных (доминантный признак), $\frac{1}{4}$ белых (рецессивный признак). Так как расщепление по фенотипу и генотипу одинаковое: $\frac{1}{4}AA$ (черные — 154) : $\frac{2}{4}Aa$ (кохинуровые — 304) : $\frac{1}{4}aa$ (белые — 148), то здесь наблюдается явление неполного доминирования.

P	♀ Aa		♂ Aa	
	кохинуровые		кохинуровые	
Гаметы	Ⓐ	ⓐ	Ⓐ	ⓐ
F₁	AA черные 1/4	Aa кохинуровые 2/4	Aa кохинуровые 2/4	aa белые 1/4

35. Скрещивание серебристых норок с коричневыми всегда дает как серебристых, так и коричневых потомков. При внутривидовом разведении коричневых норок серебристые никогда не появляются в потомстве. Какого потомства, и в каком соотношении следует ожидать от серебристых норок?

Решение. Коричневые норки при скрещивании не дают расщепления, но при скрещивании их с серебристыми расщепление дают. Из теории известно, что рецессивный признак всегда находится в гомозиготном состоянии (aa) и поэтому не дает расщепления. Ясно, что коричневая окраска является рецессивной по отношению к серебристой. Серебристые норки при скрещивании с коричневыми всегда дают расщепление. Очевидно, что серебристая окраска всегда находится в гетерозиготном состоянии (Aa), т. е. гомозиготы (AA) не встречаются в силу гибели в эмбриональный период развития. Поэтому при скрещивании серебристых норок между собой расщепление будет идти в соотношении 2 серебристые : 1 коричневая (как у платиновых лисиц).

P	♀ Aa		♂ aa	
	серебристые		коричневые	
Гаметы	Ⓐ	ⓐ	ⓐ	ⓐ
F₁	Aa	Aa	aa	aa
	серебристые		коричневые	

Р	♀ Аа серебристые	×	♂ Аа серебристые	
Гаметы	А а		А а	
F ₁	АА погибают	Аа	Аа	Аа аа серебристые коричневые

36. В парниках овощесовхоза высажена рассада томатов. 31 760 кустов этой рассады принесли плоды грушевидной формы, а 95 150 кустов — круглой. Определите характер наследования формы плодов у томатов и генотипы родителей. Сколько примерно гетерозиготных кустов среди них?

Решение. Расщепление произошло в отношении 3 круглой : 1 грушевидной формы, что характерно для F₂ при моногибридном скрещивании. Следовательно, родители имели генотипы гибридов F₂, т. е. оба — гетерозиготны. Круглая форма плода доминирует над грушевидными, так как теоретически с доминантным признаком растений должно быть в 3 раза больше, чем с рецессивным, что наблюдалось в овощесовхозе. Исходя из общей формулы расщепления по генотипу в F₂ (1АА : 2Аа : 1аа) гетерозиготных кустов было примерно $\frac{2}{3}$ от общего количества кустов с круглыми плодами (1АА + 2Аа), т. е. $95\,150 \cdot \frac{2}{3} = 64\,433$ гетерозиготных куста.

Схема скрещивания:

Р	♀ Аа круглые	×	♂ Аа круглые	
Гаметы	А а		А а	
F ₁	АА	Аа	Аа	аа грушевидные

Расщепление по фенотипу — 3 : 1.

Расщепление по генотипу — 1 : 2 : 1.

Так как расщепление по фенотипу и генотипу совпадает, нет промежуточного фенотипа, наблюдается явление полного доминирования.

37. Детская форма амавротической семейной идиотии Тей—Сакса наследуется как рецессивный признак и заканчивается обычно смертельным исходом к 4—5 годам. Первый ребенок умер от этой болезни в то время, когда должен родиться второй. Каков риск рождения больного второго ребенка?

Решение. Родители, очевидно, были здоровые, иначе бы они умерли в детском возрасте. Следовательно, если это форма идиотии — рецессивный признак, то больной ребенок — результат расщепления в потомстве. Очевидно, оба родителя гетерозиготны по одной и той же форме идиотии, т. е. были похожи на гибридов в поколении F_1 . Отсюда, расщепление в их потомстве теоретически должно быть как в F_2 , т. е. $\frac{3}{4}$ нормальных : $\frac{1}{4}$ больных. Риск рождения второго ребенка больным равен $\frac{1}{4}$, или 25%.

38. Женщина с синдактилией (сращение пальцев) вышла замуж за нормального мужчину. У них родились нормальные сын и дочь и сын с синдактилией. Все родственники мужчины были с нормальными пальцами. Определите генотипы женщины и мужчины.

Решение. Поскольку у мужчины и его родственников были нормальные пальцы, то вряд ли он был гетерозиготным. У их детей произошло расщепление, и это могло произойти, если синдактилия — доминантный признак и женщина гетерозиготна:

P	♀ Aa синдактилия	×	♂ aa нормальные пальцы
Гаметы	<div style="display: inline-block; border: 1px solid black; border-radius: 50%; width: 20px; height: 20px; text-align: center; line-height: 20px; margin-right: 10px;">A</div> <div style="display: inline-block; border: 1px solid black; border-radius: 50%; width: 20px; height: 20px; text-align: center; line-height: 20px;">a</div>		<div style="display: inline-block; border: 1px solid black; border-radius: 50%; width: 20px; height: 20px; text-align: center; line-height: 20px; margin-right: 10px;">a</div> <div style="display: inline-block; border: 1px solid black; border-radius: 50%; width: 20px; height: 20px; text-align: center; line-height: 20px;">a</div>
F₁	Aa Aa синдактилия		aa aa нормальные пальцы

Расщепление 1 : 1 не получилось ввиду малочисленности потомков.

Контрольные задачи

39. При скрещивании желтых мышей между собой получено потомство 1195 желтых и 617 серых. Какое потомство и в каком отношении будет получено от скрещивания желтых мышей с серыми?

40. У томатов гибриды F_1 с красными плодами, а при скрещивании их с растениями, имеющими желтые плоды, в потомстве появляются растения как с красными, так и с желтыми плодами. Определите их соотношение.

41. При скрещивании двух растений пшеницы с высоким стеблем в потомстве появилось около $1/4$ карликовых. Каков характер наследования высоты стебля у пшеницы? Определите генотипы родителей.

42. Селекционер получил 5000 семян томата. 1210 растений, выросшие из этих семян, оказались карликовыми. Определите характер наследования высоты растения, а также фенотипы и генотипы растений, с которых собраны эти семена.

43. У овса ранняя спелость доминирует над поздней. На опытном участке от скрещивания позднеспелого овса с гибридом F_1 получено 59 789 раннеспелых растений. Сколько примерно позднеспелых растений выросло на опытном участке?

44. Самка морской свинки с розеточной (всклокоченной) шерстью скрещивалась с двумя самцами, из которых первый имел гладкую шерсть, а другой розеточную. От первого она принесла 27 розеточных и 25 гладкошерстных потомков, а от второго 35 розеточных и 12 гладкошерстных потомков. Определите генотипы всех троих родителей.

45. На звероферме получен приплод 675 норок. Из них 501 норка имеет коричневый мех и 174 голубовато-серый. Определите генотипы и фенотипы родительских форм.

46. Мужчина-правша, имевший трех братьев и сестер, двое из которых были левшами, женился на женщине-правше. У них родился мальчик-левша. Определите генотипы родителей.

47. У супругов, страдающих гемералопией («куриная слепота»), родился нормальный ребенок. Определите характер наследования гемералопии и генотип родителей.

48. В семье у здоровых родителей родился ребенок с признаками одной из форм агаммаглобулинемии (почти полное отсутствие лимфатической ткани, потеря иммунитета). Какова вероятность рождения здорового ребенка в этой семье?

49. При скрещивании между собой растений львиного зева с широкими и узкими листьями во втором поколении появится, кроме исходных типов, еще часть растений с листьями промежуточной ширины. Как идет расщепление во втором поколении и почему?

50. Ученый сообщает, что в Шотландии одна шотгорнская корова принесла в один отел пять телят, в том числе телочку красной масти, двух бычков чалой масти (смесь красных и белых волос) и двух телочек белой масти. Определите генотипы и масти быка и коровы, от которых родились эти телята.

51. На ферме при разведении хохлатых уток внутрипородно около 25% эмбрионов гибнет, а из вылупившихся утят вырастают хохлатые и нормальные утки. Как следует разводить хохлатых уток, чтобы избежать гибели потомства?

52. При скрещивании растений львиного зева, имеющих красные и розовые цветки, в потомстве появляются растения с красными и розовыми цветками, а скрещивание розовоцветковых и белоцветковых растений дает в потомстве растения с розовыми и растения с белыми цветками. Какого потомства следует ожидать от скрещивания между собой растений с розовыми цветками?

53. При скрещивании между собой серых кур в потомстве было получено 1488 белых и 4044 серых. Каковы фенотипы и генотипы исходных пород, от которых получены серые куры?

54. У родителей, страдающих миоплегией (периодические параличи), родился нормальный ребенок. Какие дети могут родиться в этой семье в дальнейшем и какова вероятность рождения больного и здорового ребенка?

55. При скрещивании пегих кроликов со сплошь окрашенными потомство оказалось пегим. В F_2 — 46 пегих и 16 со сплошной окраской. Сколько примерно гомозиготных кроликов в F_2 ?

56. При скрещивании между собой горностаевых курицы и петуха получено 22 горностаевых, 10 черных и 9 белых цыплят. Каких кур и петухов нужно брать для скрещивания, чтобы получить только горностаевых цыплят?

57. При скрещивании пораженных головней растений овса с устойчивыми в F_1 все были устойчивы к головне, а в F_2 получено 634 поражаемых и 2002 устойчивых к головне растений. Определите характер наследования признаков и генотипы родителей?

58. В хозяйстве при скрещивании черных особей крупного рогатого скота с красными получено 321 черных и 312 красных потомков. Скрещивание красных особей между собой давало только красных, объясните результаты.

2.2. Дигибридное и полигибридное скрещивание

В природных условиях скрещивание обычно происходит между особями, различающимися по многим признакам. Каковы закономерности наследования у особей, отличающихся по нескольким признакам? Ответить на этот вопрос можно, рассмотрев закономерности расщепления признаков при дигибридном или полигибридном скрещивании.

Дигибридное скрещивание — это скрещивание организмов, анализируемых по двум парам альтернативных признаков.

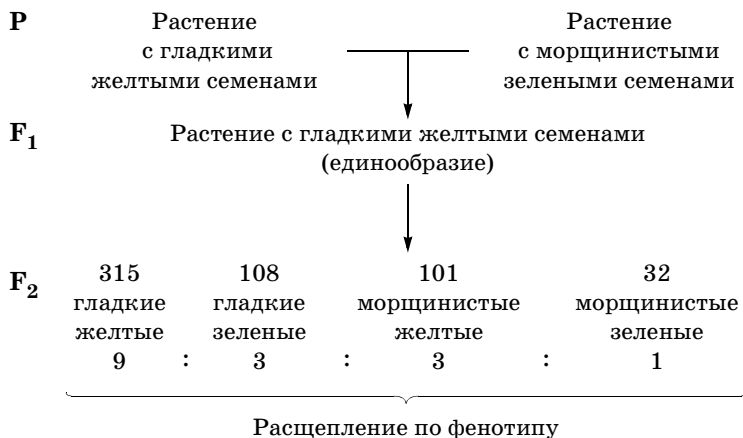
Полигибридное скрещивание — это скрещивание организмов, анализируемых по трем и более парам альтернативных признаков. Механизм наследования двух, трех и многих пар признаков, определяемых генами, лежащими в разных негомологичных хромосомах, в прин-

цепе не отличается от механизма наследования одной пары признаков. В основе всех этих скрещиваний лежит одна и та же закономерность.

Из каждой пары признаков при полном доминировании в первом гибридном поколении появляется только один, а при неполном — промежуточный.

Расщепление во втором поколении (F_2) гибридов по фенотипу при неполном доминировании по каждой паре идет в отношении $3 : 1$, по генотипу при неполном доминировании — $1 : 2 : 1$, при анализирующем скрещивании — $1 : 1$. Если по каждой паре признаков характер доминирования различен, то общее расщепление модифицируется определенным образом для каждого конкретного случая.

Рассмотрим опыт Г. Менделя, в котором он изучил независимые наследования признаков у гороха при дигибридном скрещивании. Родительские формы были представлены гладкими желтыми и морщинистыми зелеными семенами гороха. На схеме показаны результаты скрещивания этого опыта:



Введем необходимые обозначения:

A — ген, отвечающий за формирование желтой окраски семян;

a — ген зеленой окраски семян;

B — ген, отвечающий за формирование гладкой формы семян;

b — ген морщинистой формы семян.

Результаты скрещивания указывают на то, что ген **A** доминирует над геном **a**, а ген **B** — над геном **b**. Напомним, что гены, отвечающие за окраску семян, находятся в одной паре гомологичных хромосом, а гены формы семян — в другой. Исходя из этого, запишем скрещивание в генном и хромосомном выражении.

$$\begin{array}{rcc}
 \text{P} & \begin{array}{c} \underline{\underline{A}} \ \underline{\underline{B}} \\ \underline{\underline{A}} \ \underline{\underline{B}} \end{array} & \times & \begin{array}{c} \underline{\underline{a}} \ \underline{\underline{b}} \\ \underline{\underline{a}} \ \underline{\underline{b}} \end{array} \\
 & \begin{array}{c} \text{желтый} \\ \text{гладкий} \end{array} & & \begin{array}{c} \text{зеленый} \\ \text{морщинистый} \end{array}
 \end{array}$$

Каждая родительская форма характеризуется двумя интересующими нас генами.



В каждую гамету попадает один ген, отвечающий за окраску, и один ген, отвечающий за форму семян.

$$\begin{array}{r}
 \text{F}_1 \\
 \begin{array}{c} \underline{\underline{A}} \ \underline{\underline{B}} \\ \underline{\underline{a}} \ \underline{\underline{b}} \end{array} \\
 \text{желтый гладкий}
 \end{array}$$

Дигетерозиготный организм, у которого проявляется действие обоих доминантных генов.

В первом поколении гибридов проявилось правило единообразия, так как в данном случае имеет место полное доминирование гена **B** над геном **b**, а гена **A** над геном **a**. При дигибридном скрещивании при расщеплении каждая пара признаков ведет себя независимо, т. е. как при моногибридном. Теперь используем гибриды первого поколения как родительские формы. Очевид-

но, что при образовании гамет каждое гибридное растение, используемое уже как родительская форма, способно дать 4 комбинации двух пар аллелей. При этом расхождении одной пары генов не влияет на расхождении другой пары. Продолжим рассматриваемую схему скрещивания:

$$\begin{array}{l}
 \text{P (F}_1\text{)} \quad \quad \quad \frac{A}{a} \frac{B}{b} \quad \quad \times \quad \quad \frac{A}{a} \frac{B}{b} \\
 \\
 \text{Гаметы} \quad \quad \quad \textcircled{AB} \textcircled{Ab} \textcircled{aB} \textcircled{ab} \quad \quad \textcircled{AB} \textcircled{Ab} \textcircled{aB} \textcircled{ab}
 \end{array}$$

Поскольку в дигибридном скрещивании дигетерозиготные растения образуют 4 типа гамет, возникают затруднения при записи возможных вариантов слияния половых клеток при оплодотворении. Количество типов зигот при случайном слиянии гамет, образованных дигетерозиготными родительскими формами, равно 16. Для удобства записи всех этих вариантов слияния гамет используется решетка Пеннета (см. гл. 1), имеющая 16 клеток (для дигибридного скрещивания). Рядом с решеткой по горизонтали и по вертикали записываются типы гамет, которые формируются родительскими формами. Внутри каждой клетки в генном выражении записывается вариант комбинации двух пар генов, возникших в результате слияния двух гамет, т. е. генотипы зигот. Как будет выглядеть решетка Пеннета для исходной задачи видно на рис. 16.

При внимательном изучении решетки Пеннета можно увидеть:

- 9 сочетаний гамет из 16 будут содержать хотя бы по одному доминантному аллелю обоих генов А–В– (условная запись наличия доминантного гена);

- 3 сочетания гамет будут содержать доминантный аллель гена А;

- 3 сочетания — гена В;

- 1 сочетание не содержит доминантных аллелей — aabb.

В кратком виде расщепление во втором поколении гибридов у гороха можно записать таким образом 9 : 3 : 3 : 1, где

9 : 3 : 3 : 1
 желтый желтый зеленый зеленый
 гладкий морщинистый гладкий морщинистый

Таким образом, выделяется четыре генотипа в соотношении 9 : 3 : 3 : 1, впервые обнаруженном Г. Менделем при анализе результатов дигибридного скрещивания

















♀ Гаметы \ ♂ Гаметы	AB	Ab	aB	ab
AB	AABV  желтый гладкий	AAVb  желтый гладкий	AaBV  желтый гладкий	AaVb  желтый гладкий
Ab	AAVb  желтый гладкий	AAbb  желтый морщи- нистый	AaVb  желтый гладкий	Aabb  желтый морщи- нистый
aB	AaBV  желтый гладкий	AaVb  желтый гладкий	aaBV  зеленый гладкий	aaVb  зеленый гладкий
ab	AaVb  желтый гладкий	Aabb  желтый морщи- нистый	aaVb  зеленый гладкий	aabb  зеленый морщи- нистый

Рис. 16. Решетка Пеннета для дигибридного скрещивания

вания сортов гороха. Отметим, что дигибридное скрещивание можно рассматривать как два независимо осуществляющихся моногибридных скрещивания, результаты которых как бы накладываются друг на друга. В этом легко убедиться, проанализировав результаты расщепления по каждой конкретной паре альтернативных признаков: желтая окраска семян — зеленая окраска семян; гладкая форма семян — морщинистая форма семян.

Так, по окраске семян расщепление в F_2 будет:

$$\frac{3}{4} \text{ желтых } (\frac{9}{16} + \frac{3}{16}) \text{ и } \frac{1}{4} \text{ зеленых } (\frac{3}{16} + \frac{1}{16});$$

по форме семян:

$$\frac{3}{4} \text{ гладких } (\frac{9}{16} + \frac{3}{16}) \\ \text{ и } \frac{1}{4} \text{ морщинистых } (\frac{3}{16} + \frac{1}{16}).$$

Изучая решетку Пеннета, легко определить расщепление по генотипу:

$$1AABV : 2AABb : 2AaBV : 4AaBb : \\ : 1Aabb : 2Aabb : : 1aaBV : 2aaBb : 1aabb.$$

При анализирующем скрещивании расщепление будет идти в соотношении $1 : 1 : 1 : 1$, так как в такой пропорции образуется 4 сорта гамет у гибридов поколения:

P	♀ AaBb	×	♂ aabb	
	желтые гладкие		зеленые морщинистые	
Гаметы	ⒶB Ⓐb ⓐB ⓐb		ⓐb ⓐb ⓐb ⓐb	
F₁	AaBb	Aabb	aaBb	aabb
	желтые гладкие	желтые морщи- нистые	зеленые гладкие	зеленые морщи- нистые
	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$

Аналогично идет наследование, если родители отличаются друг от друга по трем парам альтернативных при-

Расщепление по окраске цветков:

$$\begin{aligned} & 3/4 \text{ пурпурные } (2^7/64 + 9/64 + 9/64 + 3/64) : \\ & : 1/4 \text{ белые } (9/64 + 3/64 + 3/64 + 1/64). \end{aligned}$$

Расщепление по окраске семян:

$$\begin{aligned} & 3/4 \text{ желтые } (2^7/64 + 9/64 + 9/64 + 3/64) : \\ & : 1/4 \text{ зеленые } (9/64 + 3/64 + 3/64 + 1/64). \end{aligned}$$

Расщепление по форме семян:

$$\begin{aligned} & 3/4 \text{ гладкие } (2^7/64 + 9/64 + 9/64 + 3/64) : \\ & : 1/4 \text{ морщинистые } (9/64 + 3/64 + 3/64 + 1/64). \end{aligned}$$

Таким образом, при любом числе пар альтернативных признаков (пар аллелей, наследующихся по Г. Менделю) наблюдается одна и та же закономерность: соотношение при расщеплении по фенотипу в F_2 соответствует закономерностям разложения бинома Ньютона $(3 + 1)^n$, при анализирующем скрещивании — $(1 + 1)^n$, по генотипу — $(1 + 2 + 1)^n$, где n — число пар альтернативных признаков (число генов). При этом появляется строго определенное число сортов гамет и фенотипических классов (фенотипов) — 2^n , генотипических классов (генотипов) — 3^n , всевозможных сочетаний гамет (число клеточек в решетке Пеннета) — 4^n .

Подводя итоги анализа полигибридных скрещиваний, следует напомнить общие формулы расщепления при **дигибридном скрещивании в F_2** :

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

при анализирующем скрещивании F_B :

$$1/4A-B- : 1/4A-bb : 1/4aaB- : 1/4aabb.$$

При **тригибридном скрещивании в F_2** :

$$\begin{aligned} & 2^7/64A-B-C- : 9/64A-B-cc : 9/64aaB-C- : \\ & : 9/64A-bb-C- : 3/64aaB-cc : 3/64aabbCc : \\ & : 3/64A-bbcc : 1/64aabbcc, \end{aligned}$$

при анализирующем скрещивании — по $1/8$ каждого класса.

Примеры решения задач

59. У томатов пурпурная окраска стебля доминирует над зеленой, а рассеченные листья над цельнокрайними («картофелелистность»). При скрещивании растений томата с пурпурными стеблями и рассеченными листьями с растениями, имеющими зеленые стебли и рассеченные листья, получено 642 пурпурных рассеченных, 202 пурпурных картофелелистных, 620 зеленых рассеченных и 214 зеленых картофелелистных. Объясните результаты.

Решение. При анализе по нескольким парам признаков целесообразно посмотреть сначала закономерности, наблюдающиеся по каждой паре в отдельности. Так, в этой задаче по окраске расщепление идет примерно в отношении 1 : 1 (844 пурпурных : 834 зеленых), а по форме листовых пластинок 3 : 1 (1262 рассеченных : 416 картофелелистных), т. е. по окраске расщепления как при анализирующем скрещивании, а по форме листовой пластинки — как F_2 . Отсюда общее расщепление примерно 3 : 1 : 3 : 1. Если применить теорему умножения вероятностей, то легко убедиться, что теоретически так и должно быть:

P	♀ AaBb пурпурные рассеченные	×	♂ aaBb зеленые рассеченные	
Гаметы	AB Ab aB ab		aB ab	
F₁	$\frac{1}{2} \times \frac{3}{4}$ $\frac{3}{8}$ AaB- пурпурные рассеченные	$\frac{1}{2} \times \frac{1}{4}$ $\frac{1}{8}$ aabb зеленые картофеле- листные	$\frac{1}{2} \times \frac{3}{4}$ $\frac{3}{8}$ aaB- зеленые рассеченные	$\frac{1}{2} \times \frac{1}{4}$ $\frac{1}{8}$ Aabb пурпурные картофеле- листные

60. Хозяйство получило кладку яиц тутового шелкопряда, из которого вывелось 12 770 полосатых гусениц, плетущих желтые коконы, 4294 полосатых с белыми коконами, 4198 — одноцветных с желтыми коконами и 1382 одноцветных с белыми коконами. Определите фено-

типы и генотипы гусениц родительского поколения, от которых получена грена, и окраску коконов.

Решение. Нетрудно убедиться, что здесь расщепление идет примерно $9 : 3 : 3 : 1$, т. е. расщепление по обеим парам признаков, как F_2 . Следовательно, родители похожи на гибридов F_1 . При этом видно, что полосатая окраска гусениц доминирует над одноцветной, так как расщепление по окраске — $\frac{3}{4}$ полосатых : $\frac{1}{4}$ одноцветных (17 068 полосатых : 5580 одноцветных). Желтая же окраска коконов доминирует над белой, так как расщепление идет — $\frac{3}{4}$ желтых : $\frac{1}{4}$ белых (16 968 желтых : 5678 белых). Итак, фенотипы родителей — полосатые гусеницы, плетущие желтые коконы, а генотипы $AaBb$:

P	♀ $AaBb$ полосатые желтые	×	♂ $AaBb$ полосатые желтые
Гаметы	AB Ab aB ab		AB Ab aB ab
F₁	$\frac{3}{4} \times \frac{3}{4} : \frac{3}{4} \times \frac{1}{4}$ $\frac{9}{16} \qquad \frac{3}{16}$		$\frac{1}{4} \times \frac{3}{4} : \frac{1}{4} \times \frac{1}{4}$ $\frac{3}{16} \qquad \frac{1}{16}$
	A–B– A–bb полосатые полосатые желтые белые		aaB– aabb одноцвет- одноцвет- ные ные желтые белые

61. Посеяна желтая морщинистая горошина неизвестного происхождения. Какие могут быть семена на растении гороха, выросшем из этой горошины?

Решение. Желтая окраска семян у гороха доминирует над зеленой, а морщинистые семена — рецессивный признак. Очевидно, что доминантный признак может быть как в гомозиготном состоянии (AA), так и в гетерозиготном (Aa). Поэтому на этом растении могут и желтые, и зеленые, но все морщинистые семена:

P ♀ AAbb × ♂ AAbb
 желтая морщинистая желтая морщинистая

Гаметы (Ab) (Ab)

F₁ Aabb
 желтая морщинистая

Или:

P ♀ Aabb × ♂ Aabb
 желтая морщинистая желтая морщинистая

Гаметы (Ab) (ab) (Ab) (ab)

F₁ AAbb, Aabb, Aabb aabb
 желтые морщинистые зеленые морщинистые

62. При скрещивании растения арбуза, у которого развивались длинные полосатые плоды, с растениями, имеющими круглые зеленые плоды, в потомстве появляются растения с длинными зелеными и круглыми зелеными плодами, а скрещивание первого растения арбуза с растением, имеющим круглые полосатые плоды, дает растения с круглыми полосатыми плодами. Каковы генотипы всех родительских растений арбуза?

Решение. Проанализируем по каждой паре признаков отдельно. По форме плодов во втором поколении при скрещивании у гибридных растений развивались только круглые плоды. Очевидно, круглая форма плода (A) доминирует над длинной формой плода (a), а третье растение — гомозиготно по форме плода. На основе результатов первого скрещивания видно, что зеленая окраска плодов (B) доминирует над полосатой (b), а второе растение по этому признаку гомозиготно. Очевидно, что гетерозиготность наблюдается по форме плода у второго растения:

P	♀ aabb длинные полосатые	×	♂ AaBb круглые зеленые
Гаметы	(ab)		(AB) (aB)
F₁		aaBb : AaBb длинные : круглые зеленые : зеленые	
P	♀ aabb длинные полосатые	×	♂ Aabb круглые полосатые
Гаметы	(ab)		(Ab)
F₁		Aabb круглые полосатые	

63. Скрещиваются два организма с генотипами AabbCCDdee × AaBbccDdEe. Какова вероятность появления организма с генотипом AabbCcDDEe?

Решение. Здесь приведены организмы с различными генотипами, поэтому нужно сначала проанализировать, как будет идти расщепление по каждой паре аллелей.

Вычленим их:

$$\begin{aligned}
 Aa \times Aa &= 1/4AA : 2/4Aa : 1/4aa, \\
 bb \times Bb &= 1/2bb : 1/2Bb, \\
 CC \times cc &= 1Cc, \\
 Dd \times Dd &= 1/4DD : 2/4Dd : 1/4dd, \\
 ee \times Ee &= 1/2ee : 1/2Ee.
 \end{aligned}$$

Эти действия можно даже произвести в уме. Теперь несложно вычислить вероятность любого генотипа, используя вероятности нужных сочетаний аллелей по каждой паре аллелей (теорема умножения вероятностей):

$$\begin{aligned}
 2/4Aa \times 1/2bb \times 1Cc \times 1/4DD \times 1/2Ee &= \\
 = 2/64 = 1/32Aa bb Cc DD Ee.
 \end{aligned}$$

Применяя такую несложную «генетическую алгебру», можно легко просчитать любое возможное расщепление, и не только менделирующих признаков.

Контрольные задачи

64. Черный хохлатый петух скрещен с такой же курицей. От них получены две курицы: бурая хохлатая и черная без хохла. Определите генотипы родителей.

65. У томатов красная окраска плодов доминирует над желтой, а нормальная высота растения над карликовым. Имеют сорта желтоплодный с нормальной высотой и красноплодный карликовый. Как целесообразнее из этих сортов получить новые: красноплодные нормальные, желтоплодные карликовые? Какой сорт получить легче?

66. Растение дурмана с пурпурными цветками и гладкими коробочками, скрещенное с растением, имеющим пурпурные цветки и колючие коробочки, дало в потомстве $\frac{3}{8}$ пурпурных колючих, $\frac{3}{8}$ пурпурных гладких, $\frac{1}{8}$ белых колючих и $\frac{1}{8}$ белых гладких. Объясните результат, если колючие коробочки и пурпурные цветки — доминантные признаки?

67. При скрещивании между собой двух растений тыквы, имеющих белую окраску и сферическую форму плодов, получены семена, из которых возшло только два растения. Одно из них оказалось с белыми сферическими плодами, а другое — с желтыми и удлиненными. С какими плодами могли бы появиться еще растения тыквы, если бы возшло больше семян?

68. При скрещивании растений земляники с усами и розовыми ягодами в потомстве появляются растения безусые с розовыми ягодами, с усами и красными ягодами. Можно ли вывести из этого материала сорт земляники с усами и розовыми ягодами?

69. Кареглазая женщина-правша вышла замуж за мужчину с таким же фенотипом. У них родился голубоглазый ребенок-левша. Какие дети могут появиться у них в дальнейшем?

70. Оба родителя с курчавыми волосами и веснушками, а дочь с прямыми волосами и без веснушек. Их дочь вышла замуж за юношу с курчавыми волосами и веснушками. Мать юноши с прямыми волосами и без веснушек. Каких детей можно ожидать в молодой семье и какова их вероятность?

71. От скрещивания между собой раннеспелых растений овса нормальной высоты получено 33 558 потомков. Из них оказалось 8390 гигантских растений и столько же позднеспелых. Определите число гигантских позднеспелых растений.

72. Из собранного в хозяйстве урожая помидор оказалось 18 т гладких красных и 6 т пушистых красных. Сколько в данном урожае будет желтых пушистых помидор, если исходный материал был гетерозиготен по обоим признакам?

73. Близорукий левша женился на женщине-правше. У них родилось 8 детей: все близорукие, часть из них — левши, часть правши. Каковы возможные генотипы родителей?

74. При скрещивании пестрой хохлатой курицы с таким же петухом было получено 8 потомков: 4 пестрых хохлатых, 2 белых без хохлы и 2 черных хохлатых. Определите характер наследования признаков и генотипы родителей.

75. При скрещивании хламидомонад, одна из которых была зеленая с глазком, а другая желтая без глазка, в потомстве появились следующие особи: желтая без глазка, желтая с глазком, зеленая без глазка, зеленая с глазком. Известно, что от хламидомонад зеленых с глазком появляются только зеленые с глазком, от желтых без глазка — тоже нет расщепления. Объясните результаты.

76. Скрещивание двух бабочек тутового шелкопряда, одна из которых белая, а другая — с широкой темной каймой на крыльях, дало в потомстве полосатых и сплошь окрашенных (светлых) гусениц и белых бабочек, при этом полосатых и светлых гусениц было примерно

поровну. Каково потомство и в каком соотношении следует ожидать от скрещивания между собой бабочек, полученных из обоих типов гусениц?

77. У душистого горошка пурпурные цветки доминируют над белым, высокий рост — над карликовым, зеленая окраска бобов над желтой, круглые семена — над угловатыми. Какую часть потомства составят между собой растения с белыми цветками, высоким ростом, зелеными бобами и угловатыми семенами от гетерозиготных по всем признакам растений душистого горошка? Какую часть потомства будут составлять растения с генотипом $AABbCcDd$?

78. У томатов высокий рост доминирует над карликовым, красная окраска плодов — над желтой, круглые плоды над длинными. При скрещивании высокого красно- и круглоплодного растения томата с таким же по фенотипу были получены семена, из которых вышло только одно. Растение оказалось карликовым желто- и длинноплодным. Возможно ли появление в потомстве других фенотипов, если бы вышло все семена? Если да, то какова вероятность появления каждого из фенотипов?

79. Скрещиваются два организма с генотипами $AAbbCCDdEe$ и $aaBbCcDdEe$. Какова вероятность появления фенотипа $A-BbC-D-ee$ и генотипа $AABbCCddEe$?

80. В одной семье, где супруги были близорукими кареглазыми правшами, родился сын с нормальным зрением, голубоглазый левша. Какова вероятность того, что два следующих ребенка будут похожи на первого?

81. От приобретенных хозяйством черных комолых (безрогих) животных крупного рогатого скота в течение ряда лет было получено 1462 потомка. Среди них оказалось 384 рогатых и 366 красных животных. В каком количестве и какие животные появились в потомстве по двум признакам (комолость — рогатость, красные — черные)?

82. Какая часть потомков от скрещивания $AaBbCc \times AaBbCc$ будет полностью гомозиготна?

Вопросы для самоконтроля

1. Что мешало предшественникам Г. Менделя подойти к анализу наследования признаков? В чем проявилась гениальность Г. Менделя?

2. Сформулируйте основные законы, открытые Г. Менделем.

3. В чем сущность гибридологического метода, разработанного Г. Менделем?

4. Что такое «чистота гамет»?

5. На каком явлении основан закон чистоты гамет?

6. Какие гены можно отнести к аллельным? Как от сочетания аллелей зависит проявление признака?

7. Что такое «генотип» и «фенотип»? Каково их взаимоотношение?

8. В чем причина расщепления во втором поколении по анализируемому признаку?

9. Какие выводы можно сделать, анализируя результаты моногибридного скрещивания?

10. Какие признаки можно отнести к «менделирующим», т. е. подчиняющимся законам Г. Менделя?

11. Что такое анализирующее скрещивание? Каким образом его можно использовать при анализе наследования признаков?

12. Как изменились бы результаты дигибридного скрещивания, если бы анализируемые гены оказались в гомологичных хромосомах?

13. Какое практическое значение может иметь анализирующее скрещивание, и в каких областях человеческой деятельности это скрещивание эффективно применяется?

14. Растение, выросшее из зеленой горошины, зацвело и после самоопыления дало семена. Каков генотип и фенотип этих семян? Аргументируйте свою точку зрения.

15. Предположим, что в природе существует только наследственность, а изменчивость отсутствует. К каким бы последствиям это привело и почему?

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ

В предыдущей главе были рассмотрены случаи взаимодействия аллельных генов, контролирующих какой-либо один признак, но не все признаки проявляют полное доминирование. Возможные типы взаимодействия аллельных генов показаны на схеме.



Все приведенные примеры позволяют выразить взаимоотношения между геном и признаком по принципу: один ген — один признак.

Как правило, отношения между генами и признаками гораздо сложнее. В данной главе рассмотрим механизмы взаимодействия не сцепленных генов, т. е. когда развитие нового признака у организма определяется при совместном действии неаллельных генов. Развитие каж-

дого признака обеспечивается всем генотипом, и все гены в генотипе в той или иной степени влияют на развитие каждого признака, а также бывают случаи, когда один ген влияет на формирование нескольких признаков. Механизмы наследования во всех случаях объясняются с точки зрения закономерностей, установленных Г. Менделем.

Так, при взаимодействии двух генов для F_2 используется общая формула расщепления по фенотипу:

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

для анализирующего скрещивания расщепление в F_1 :

$$1/4A-B- : 1/4A-bb : 1/4aaB- : 1/4aabb.$$

Если взаимодействуют три гена, то расщепление в F_2 идет по фенотипу:

$$\begin{aligned} 27/64A-B-C- : 9/64A-B-cc : 9/64A-bbC- : 9/64aaB-C- : \\ : 3/64aabbC- : 3/64aaB-cc : 3/64A-bbcc : 1/64aabbcc; \end{aligned}$$

в анализирующем скрещивании расщепление в F_1 :

$$\begin{aligned} 1/8A-B-C : 1/8A-B-cc : 1/8A-bbC- : 1/8aaB-C- : \\ : 1/8aabbC- : 1/8aaB-cc : 1/8A-bbcc : 1/8aabbcc. \end{aligned}$$

Характерной особенностью при взаимодействии неаллельных генов является развитие в потомстве новых признаков (точнее вариаций признака). Очень часто основные менделевские расщепления модифицируются, так как некоторые классы по фенотипу не отличаются друг от друга. Например, при взаимодействии двух генов вместо расщепления $9 : 3 : 3 : 1$ может быть $12 : 3 : 1$, $9 : 7$, $9 : 6 : 1$, $9 : 3 : 4$ и т. д. Аналогичные результаты наблюдаются при взаимодействии трех генов. Характер взаимодействия генов может быть различным. В классической генетике наиболее изученными являются три типа взаимодействия неаллельных генов: **комплементарность**, **эпистаз** и **полимерия**. Они определяют многие наследуемые признаки организмов: окраска шерсти, перьев, цвет кожи, волос, радужной оболочки глаз, рост, глухота у человека.

Так же рассмотрим еще два уникальных действия гена — **плейотропность** — способность одного гена влиять на проявление не только на одного, но и многих признаков, и **модифицирующее действие** генов.

Комплементарное взаимодействие генов (комплементарность) — по типу взаимопомощи, взаимодополнения друг друга в развитии признака. Признак контролируется двумя парами неаллельных генов. Контролируемый ими признак проявляется при одновременном действии двух таких генов. Комплементарность можно рассмотреть на примере наследования окраски цветков у душистого горошка: существуют расы душистого горошка с пурпурными цветками и расы — с белыми цветками. При скрещивании пурпурноцветковых с белоцветковыми расами обычно наблюдается наследование по схеме, характерной для моногибридного менделевского скрещивания, т. е. в F_1 появляется пурпурная окраска цветков, а в F_2 — расщепление 3 : 1.

Однако при скрещивании двух белоцветковых рас различного происхождения иногда наблюдается необычный характер наследования:

P	белоцветковая	×	белоцветковая
F₁	пурпурноцветковые		
	(скрещивание их между собой)		
F₂	$\frac{9}{16}$ пурпурноцветковых : $\frac{7}{16}$ белоцветковых		

На первый взгляд исходя из фактического материала (по количеству растений в каждом фенотипическом классе) можно принять, что расщепление идет здесь в отношении 1 : 1, но с точки зрения моногибридного скрещивания объяснить результаты невозможно, так как расщепление 1 : 1 наблюдается при анализирующем скрещивании, а здесь расщепление приведено в F_2 . Да и появление в F_1 новой окраски указывает на то, что какие-то гены от разных родителей соединились у гибридов и обеспечили при взаимодействии развитие пурпурной окраски цветков. Результаты легко объяснить с точки зрения дигиб-

ридного скрещивания, если написать его общую формулу расщепления по фенотипу:

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

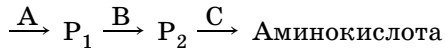
Можно предположить, что $7/16$ белоцветковых растений не что иное, как не различающееся по фенотипу последние 3 класса. Отсюда следует, что ни доминантный ген А, ни ген В, если они не находятся в разных генотипах не могут самостоятельно обеспечить развитие окраски цветков и поэтому фенотипические классы А-bb и aaB- не отличаются от класса aabb. Только совместное их присутствие в одном генотипе обеспечивает появление окраски цветков (класс А-B-). Можно предположить, что доминантные гены А и В контролируют разные этапы синтеза пигмента, а их рецессивные аллели нет. Поэтому окончательно схема данного скрещивания выглядит так:

P	Aabb	×	aaBB
	белоцветковые		белоцветковые
F₁ (P)	AaBb	×	AaBb
	пурпурноцветковые		пурпурноцветковые
F₂	A-B-		(3/16 A-bb + + 3/16 aaB- + 1/16 aabb)
	9/16	:	7/16
	пурпурноцветковых		белоцветковых

Таким образом, при комплементарном взаимодействии двух генов в данном случае появляется гибрид с пурпурной окраской цветков (AaBb), что определяется наличием генов, ответственных за синтез предшественника бесцветного пигмента — пропигмента (ген А) и синтез фермента, под действием которого из пропигмента образуется пигмент (ген В). В нашем случае рецессивные гены в гомозиготном состоянии подавляют проявление доминантных аллелей, т. е. блокируют синтез пигмента.

Рассмотрим еще один пример: синтез некоторых аминокислот в клетке бактерий. Оказывается, что в синтезе

конкретной аминокислоты принимает участие не один, а несколько генов. При этом процесс биосинтеза (из аминокислот образуются белки) может идти поэтапно, подобно цепной реакции. Каждый очередной ген начинает действовать тогда, когда закончил свою работу предыдущий ген:



A, B, C — гены, управляющие конкретными стадиями (этапами) синтеза;

P_1, P_2 — промежуточные продукты — предшественники аминокислот.

Комплементарное взаимодействие наиболее четко проявляется, когда скрещиваются две белые формы животных или растений, а в потомстве появляются окрашенные формы. В этом случае сущность взаимодействия генов состоит в том, что окраска проявляется при взаимодействии двух доминантных неаллельных генов A и B.

Примером комплементарного взаимодействия генов у человека является образование в иммунокомпетентных клетках организма специфического белка интерферона, связанного с взаимодействием двух неаллельных генов, локализованных в разных хромосомах.

Еще один пример. Для того чтобы человек имел нормальный слух, необходима согласованная деятельность нескольких пар генов, каждый из которых может быть представлен доминантными или рецессивными аллелями. Нормальный слух развивается только в том случае, если каждый из этих генов имеет хотя бы один доминантный аллель в диплоидном наборе хромосом. Если хотя бы одна пара аллелей представлена рецессивной гомозиготой, то человек будет глухим. Предположим, что нормальный слух формирует пара генов A и B. В этом случае людям с нормальным слухом присущи генотипы AABb, AaBB, AaBb. Наследственная глухота определяется генотипами: aabb, Aabb, aaBb, aaBB. Используя закон Менделя для дигибридного скрещивания, легко рассчитать, что глухие родители (aaBB \times AAbb) могут иметь детей с нормальным слухом (AaBb), а нормально

слышащие родители при соответствующем сочетании генотипов (AaBb × AaBb) с высокой долей вероятности (более 40%) — глухих детей:

P	AaBb слышащие	×	AaBb слышащие
F ₁	9A-B-	:	3A-bb : 3aaB- : 1aabb
	9 слышащие		7 глухие

Комплементарным взаимодействием генов является наследование формы гребня у кур:

- PPrr, Pprr — гороховидный;
- ppRR, pppRr — розовидный;
- PPRR, PpRR, PpRr, PPRr — ореховидный;
- pprr — простой.

Эпистаз — антагонистический тип взаимодействия, когда проявление одного гена подавляется другим. Признак контролируется двумя парами неаллельных генов. Ген одной пары (эпистатический ген) подавляет проявление гена другой пары (гипостатический ген). Символически явление эпистаза обозначается значком >. Ген-подавитель может действовать, находясь как в доминантной, так и в рецессивной форме. Например, ген А подавляет проявление гена В — **доминантный эпистаз**, ген сс подавляет проявление гена D — **рецессивный эпистаз**; взаимное подавление рецессивными генами, находящимися в гомозиготном состоянии, доминантных аллелей (сс > D и dd > C) — **двойной рецессивный эпистаз**.

Доминантный эпистаз можно рассмотреть на классическом примере скрещивания кур по окраске оперения. Оказалось, что скрещивания сплошь окрашенных пород кур (австралорпов и др.) с белыми леггорнами дает белых гибридов первого поколения, а скрещивание этих же окрашенных кур с другими белыми породами (минорками, плимутроками) дает окрашенных гибридов F₁. Когда скрестили белых леггорнов с другими белыми породами, оказалось, что в F₂ появилось небольшое число окрашенных кур:

P	белые леггорны	×	белые
F₁ (P)			белые
F₂	1/16 белых	:	3/16 окрашенных

На фактическом материале можно принять, что здесь расщепление идет в отношении 3 : 1, но с точки зрения моногибридного скрещивания объяснить эти результаты невозможно, так как родители должны отличаться в моногибридном скрещивании одной парой альтернативных признаков. Поэтому следует предположить, что различаются эти породы по двум генам. При этом у одной из пород есть доминантный ген окраски (C), но присутствует и доминантный ген, подавляющий окраску. Ген-подавитель обычно обозначают буквами I и Su (начальные буквы слов *inhibitor* — ингибитор или *suppressor* — подавитель). Рецессивные аллели этих генов означают:

c — отсутствие окраски;

i — отсутствие подавления окраски.

Нетрудно догадаться, что ген окраски и ингибитор присутствуют у белых леггорнов, так как они при скрещивании с окрашенными породами дают неокрашенных гибридов первого поколения. Следовательно, окончательная схема скрещивания белых леггорнов с другими белыми породами будет выглядеть так:

P	ССИ	×	chii
	белые леггорны		белые
Гаметы	CI		ci
F₁ (P)	СсIi	×	СсIi
	белые		белые
Гаметы	CI CI cI ci		ci CI cI ci
F₂	(9/16 C-I- + 3/16 ccI- + 1/16 cci)	:	3/16 C-ii
	13/16 белые		3/16 окрашенные

Окрашенными оказывается тот класс, в котором присутствует ген окраски (C) и отсутствует подавление окраски (ii). Остальные классы по фенотипу не отличаются — все белые, так как у них или присутствует ингибитор (C-I-), или нет гена окраски (ccI-, ccii).

Примером доминантного эпистаза является наследование окраски шерсти у домашних кроликов:

ПAA, ПАа, Iаа, IiAA, Iаа — альбиносы (белые), в генотипе присутствует I-ингибитор, подавляющий окраску;

IiAa, iiAA — серые, в генотипе есть i-ингибитор — отсутствие подавления окраски;

Iаа — черные.

Двойной рецессивный эпистаз рассмотрен на примере комплементарного действия генов при скрещивании белоцветковых (Aabb и aaBB) растений душистого горошка. В данном примере $bb > A$ и $aa > B$ — это двойной рецессивный эпистаз.

Полимерия — обусловленность определенного признака несколькими парами неаллельных генов, обладающих одинаковым действием. Такие гены называются полимерными. Степень выраженности признака зависит от числа генов, ответственных за его появление. Действие таких генов суммируется, а фенотипическое проявление признака тем сильнее, чем больше генов участвуют в его контроле. Обычно эти гены определяют количественные признаки, но бывает и качественные: рост, телосложение, одаренность и цвет кожи у человека, молочная продуктивность у коров, яйценоскость у кур, величина плодов и растений и многие другие.

Полимерию можно рассмотреть на примере классических опытов шведского генетика и селекционера Г. Нильсона-Эле на пшенице. У него были сорта пшеницы с белым зерном и сорта — с красным зерном. При скрещивании белозерных с красnozерными сортами Г. Нильсон-Эле в основном обнаруживал расщепление в F_2 в отношении 3 : 1. Однако в некоторых случаях белозерных растений появлялось гораздо меньше, расщепление шло в отношении 15 : 1, а иногда даже 63 : 1. Зная закономерности, установленные Г. Менделем, легко объ-

яснить, что в первом случае сорта отличались друг от друга по одной паре аллелей, во втором случае — по двум, а в третьем случае — по трем.

Полимерные гены (полигены) обычно обозначают одной буквой с нумерацией генов (A_1, A_2, A_3).

Рассмотрим пример, когда расщепление идет в отношении $63 : 1$ (т. е. скрещиваемые сорта отличаются по трем парам аллелей):

P	белозерные	×	краснозерные
F₁			краснозерные
F₂	$63/64$ краснозерные	:	$1/64$ белозерные

Очевидно, это расщепление характерно для тригибридного скрещивания. У зерен пшеницы красный цвет (наиболее интенсивный) определяется генами $A_1A_2A_3$. Белозерными растения будут только тогда, если полимерные гены будут $a_1a_1a_2a_2a_3a_3$. Если же в генотипе будет присутствовать хотя бы один доминантный аллель, то окраска зерна будет красная. Следовательно, закономерности при полимерии подчиняются менделевским законам, так как согласно им одна часть из всех теоретически возможных должна иметь все рецессивные аллели. Значит, приведенное выше скрещивание сортов пшеницы можно записать в такой форме:

P	$a_1a_1a_2a_2a_3a_3$ белозерный	×	$A_1A_1A_2A_2A_3A_3$ краснозерный
Гаметы	$a_1a_2a_3$		$A_1A_2A_3$
F₁ (P)	$A_1a_1A_2a_2A_3a_3$ краснозерные	×	$A_1a_1A_2a_2A_3a_3$ краснозерные
Гаметы (у обоих)	$A_1A_2A_3, A_1A_2a_3, A_1a_2A_3, a_1A_2A_3, A_1a_2a_3,$ $a_1A_2a_3, a_1a_2A_3, a_1a_2a_3$		
F₂	A- $63/64$ краснозерные	:	$a_1a_1a_2a_2a_3a_3$ $1/64$ белозерные

В F_2 на схеме над краснозерными растениями подставлена одна буква А-. Это значит, что доминантный аллель любого гена определяет красную окраску зерна. Г. Нильсон-Эле заметил, что окраска зерна у различных краснозерных растений в F_2 была разной интенсивности: от темно-красной до светло-красной. Он предположил, что интенсивность окраски зависит от количества доминантных аллелей в генотипе конкретного растения. Чем больше доминантных аллелей присутствуют в генотипе растения, тем более темная окраска зерна:

$A_1A_1A_2A_2A_3A_3$ — темно-красная окраска зерна,

$A_1a_1A_2a_2A_3a_3$ — насыщенно-красная,

$A_1A_1a_2a_2A_3a_3$ — умеренно-красная,

...

$A_1a_1a_2a_2a_3a_3$ — бледно-красная (самая светлая).

Наиболее темная окраска будет у растений, в генотипе которых присутствуют все шесть доминантных аллелей, а наиболее светлая в том случае, если в генотипе присутствует один из шести доминантных аллелей. Это пример **кумулятивной (накопительной) полимерии**. Таким действием обладают полигены, определяющие количественные признаки организмов. Например, количество пигмента в коже человека контролируется двумя полимерными доминантами ($A_1A_1A_2A_2$) и рецессивными ($a_1a_1a_2a_2$) генами. Интенсивность окраски кожи зависит от соотношения доминантных и рецессивных полимерных генов:

негр — $A_1A_1A_2A_2$, белый — $a_1a_1a_2a_2$,

мулат — $A_1a_1A_2a_2$.

Причем у детей мулатов возможны все варианты окраски кожи от белой до черной.

В браке двух мулатов ($AaAa$ и $A_1a_1A_2a_2$) вероятно рождение детей с разным типом кожи:

$$\begin{array}{l}
 \text{P} \qquad \qquad \qquad A_1a_1A_2a_2 \qquad \times \qquad \qquad A_1a_1A_2a_2 \\
 \qquad \qquad \qquad \text{мулат} \qquad \qquad \qquad \qquad \qquad \qquad \text{мулат} \\
 \\
 A_1A_1A_2A_2 : \qquad A_1A_1A_2a_2 \qquad : \qquad A_1a_1A_2a_2 : \\
 \text{негры} \qquad \qquad \text{светлокожие негры} \qquad \qquad \text{мулаты} \\
 \frac{1}{16} \qquad \qquad \frac{4}{16} \qquad \qquad \qquad \qquad \frac{6}{16} \\
 \\
 : \qquad A_1a_1a_2a_2 \qquad : \qquad a_1a_1a_2a_2 \\
 \text{светлокожие мулаты} \qquad \qquad \text{белые} \\
 \frac{4}{16} \qquad \qquad \qquad \qquad \frac{1}{16}
 \end{array}$$

По типу кумулятивной полимерии обычно наследуются признаки, которые можно выразить количественно: цвет кожи, цвет волос, цвет радужной оболочки глаз, рост человека.

Классическая селекция, применяя гибридизацию и отбор в потомстве при расщеплении, основывается на отборе потомков с наибольшим числом доминантных генов хозяйственно-ценных признаков. Появление полигенов, определяющих количественные признаки (вес, размер, продуктивность), подвержено сильному влиянию внешней среды. Поэтому при расщеплении невозможно выделить отдельные фенотипические классы, а получается здесь непрерывный спектр значения признака.

Некумулятивную (ненакопительную) полимерию можно рассмотреть на примере форм коробочек с семенами пастушьей сумки:

$$\begin{array}{l}
 \text{P} \qquad \qquad \qquad a_1a_1a_2a_2 \qquad \times \qquad \qquad A_1A_1A_2A_2 \\
 \qquad \qquad \qquad \text{овальная} \qquad \qquad \qquad \qquad \qquad \qquad \text{треугольная} \\
 \\
 \text{Гаметы} \qquad \qquad \qquad \textcircled{a_1a_2} \qquad \qquad \qquad \textcircled{A_1A_2} \\
 \\
 \text{F}_1 (\text{P}) \qquad \qquad \qquad A_1a_1A_2a_2 \\
 \qquad \qquad \qquad \text{треугольная} \\
 \\
 \text{F}_2 \qquad \qquad \qquad A- \qquad : \qquad a_1a_1a_2a_2 \\
 \qquad \qquad \qquad \frac{15}{16} \text{треугольная} \qquad \qquad \qquad \frac{1}{16} \text{овальная}
 \end{array}$$

Плейотропия (множественный аллелизм) — независимое, или автономное, действие гена в разных органах и тканях, т. е. влияние одного гена на формирование нескольких признаков. Например, у человека ген «паучьих пальцев» (длинные тонкие пальцы) одновременно вызывает дефект хрусталика глаза; у дрозофилы ген «белые глаза» одновременно изменяет окраску внутренних органов и снижает жизнеспособность и т. д.

Плейотропным действием обладают многие наследственные патологии. Определенные этапы метаболизма обеспечивают гены. Продукты метаболических реакций, в свою очередь регулируют, а возможно, и контролируют другие метаболические реакции. Поэтому нарушение метаболизма на определенном этапе отразится на последующих этапах, так что нарушение экспрессии одного гена окажет влияние на несколько элементарных признаков. К этому взаимодействию генов относится и наследование группы крови у человека. Более подробно эта тема рассмотрена в гл. 8.

Модифицирующее действие генов — предполагается наличие генов в генотипах организмов, которые сами не определяют развитие признаков, но изменяют проявление других генов, т. е. в зависимости от присутствия в генотипе тех или иных генов-модификаторов основной ген, определяющий какой-либо признак или свойство, проявится различным образом. В последнее время склоняются к мысли, что специальных генов-модификаторов нет, а модифицируют проявление генов другие гены, сами определяющие какие-либо признаки или свойства организмов. Существует гипотеза, что в процессе эволюции благоприятные рецессивные мутантные гены переходят в доминантное состояние благодаря отбору генов-модификаторов, анализ которых вести трудно.

Мы рассмотрели пять наиболее распространенных взаимодействий генов, которые не зависели от генотипа и условий внешней среды и обязательно проявлялись в виде признаков и свойств организмов (за исключением случаев эпистаза).

Сейчас накоплено немало примеров, когда доминантные гены не всегда проявляются в виде признаков или свойств организма. При этом в случае проявления доминантного гена, признак может быть развит в различной степени. То же наблюдается и в отношении рецессивных генов в гомозиготном состоянии. Вероятность реализации гена в виде признака или свойства, а также степень его выраженности в фенотипе будет в значительной степени зависеть от конкретного генотипа и внешней среды. Вероятность реализации гена в фенотипе Н. В. Тимофеев-Ресовский (в 1927 г.) предложил называть **пенетрантностью**, а степень его влияния на признак — **экспрессивностью**.

Пенетрантность измеряется процентом особей, у которых данный ген проявился в виде признака или свойства. Экспрессивность измеряется средним значением признака, на который влияет данный ген. Следовательно, в рассмотренных примерах гены обладают **полной пенетрантностью** (у 100% особей признаки проявляются). Однако если рассмотреть, например, у человека ген **полидактилии** (многопалости), то этот доминантный ген проявляется не у каждого его обладателя (**неполная пенетрантность**). При этом проявляется он у разных людей в различной степени: могут развиваться дополнительные пальцы у одних людей на руках, у других — на ногах, или только на одной руке или ноге, причем степень развития дополнительных пальцев может быть неодинаковой. Обычно гены с неполной пенетрантностью обладают и различной экспрессивностью. Примером неполной пенетрантности рецессивного гена в гомозиготном состоянии может быть мутация «безглазость» (eyeless) у дрозофилы. Этот рецессивный ген в гомозиготном состоянии проявляется среди особей мух по-разному: от полного отсутствия фасеток до значительного развития глаза.

На проявление многих генов может оказывать значительное влияние генотипическая и внешняя среда, при этом большое значение имеет модифицирующее действие генов.

Примеры решения задач

83. При скрещивании черной курицы с белым петухом все цыплята черные. В анализирующем скрещивании получено 44 белых и 15 черных цыплят. Объясните результаты.

Решение. Соотношение в потомстве 3 : 1, однако предполагать здесь различие по одной паре аллелей нельзя, так как для моногибридного анализирующего скрещивания характерно соотношение 1 : 1, да и вероятности доминантного и рецессивного признаков не характерны для моногибридного скрещивания. Поэтому следует предположить, что различия окраски между петухом и курицей определяется двумя генами. Можно предположить, что черная окраска развивается в том случае, если в генотипе присутствует два доминантных гена, т. е. при их взаимодействии. Если присутствует один доминантный ген, окраска не развивается, так и в случае отсутствия обоих доминантных генов:

P	AABV	×	aabb
	черная		белый
F₁		AaVb	
		черные	
F₂	AaVb	×	aabb
	черная		белый
F_v	(1/4 A-bb + 1/4 aaV- + + 1/4 aabb)		1/4 A-V-
	3/4 белые		1/4 черные

Следовательно, в данном примере наблюдается комплементарное взаимодействие генов, или двойной рецессивный эпистаз (aa > V и bb > A).

84. При скрещивании растений пшеницы, у которых развивается красное зерно, с белозерными растениями в потомстве было получено 584 краснозерных и 86 белозерных растений. Почему? Объясните. Белое зерно — рецессивный признак.

Решение. Соотношение при расщеплении соответствует примерно 7 : 1. Очевидно, что такое соотношение не известно ни при моногибридном, ни при дигибридном скрещивании. А вот различие по трем парам аллелей здесь можно предположить. Если учесть, что белое зерно — рецессивный признак, то приведенное скрещивание является не чем иным, как анализирующим (скрещивание с белозерными растениями). При тригибридном анализирующем скрещивании должно появиться по Г. Менделю 8 классов с равными численностями (соотношение 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1 : 1), семь из которых будут иметь красное зерно и только один — белое. Очевидно, такое вполне возможно при полимерии:

P	$A_1a_1A_2a_2A_3a_3$	×	$a_1a_1a_2a_2a_3a_3$
	краснозерные		белозерные
F₁	$A-$:	$a_1a_1a_2a_2a_3a_3$
	$7/8$ краснозерные		$1/8$ белозерные

85. При скрещивании растений тыквы с дисковидной формой плода в потомстве было получено 240 растений с дисковидной формой плода, 154 со сферической и 26 с удлиненной. Как определяется наследование формы плода у тыквы?

Решение. Легко определить, что расщепление соответствует соотношению 9 : 6 : 1, т. е. расщепление идет по двум парам аллелей. Согласно Г. Менделю расщепление при дигибридном скрещивании в F_2 должно идти в соотношении $9/16A-B- : 3/16A-bb : 3/16aaB- : 1/16aabb$. Очевидно, что в приведенном опыте класс $1/16$ со сферической формой плода содержит два класса ($3/16A-bb$ и $3/16aaB-$), которые не отличаются по форме плода. Это возможно в том случае, если каждый из доминантных генов в отдельности определяет одинаковую форму плода (сферическую), а их взаимодействие (класс $A-B-$) приводит к развитию удлиненной формы плода (дисковидной). Взаимодействие же рецессивных аллелей этих генов (класс $aabb$) приводит к развитию удлиненной формы

плода. Поскольку расщепление произошло по обоим генам, родительские растения тыквы гетерозиготны по ним:

P	AaBb	×	AaBb
	дисковидные		дисковидные
F₁	A-B- : 9/16	:	A-bb и aaB- : 6/16
	дисковидных		сферических
			: aabb 1/16
			удлиненных

Это пример комплементарного взаимодействия генов.

86. При скрещивании чистой линии собак коричневой масти с собаками из чистой белой линии все потомство оказалось белой масти. Во втором поколении гибридов получено 236 белых, 64 черных и 20 коричневых. Как можно генетически объяснить эти результаты?

Решение. Во втором поколении получилось расщепление примерно в соотношении 12 : 3 : 1, которое можно объяснить с точки зрения дигибридного скрещивания. Очевидно, что $1/16$ коричневых потомков по Г. Менделю имеют генотип aabb. Ясно, что доминантный ген черной окраски мог быть только в чистой белой линии собак, однако был подавлен доминантным геном белой окраски (доминантный эпистаз). В данном случае можно предположить, что черная и коричневая окраски — аллельны, причем черная (B) доминирует над коричневой (b), а белая окраска определяется другим доминантным геном (A), который одновременно является ингибитором по отношению к генам B и b. Его рецессивный аллель а не подавляет черную и коричневую окраски:

P	aabb	×	AABB
	коричневая		белая
F₁			AaBb
			белые
F₂	($9/16$ A-B- + $3/16$ A-bb) : $3/16$ aaB- : $1/16$ aabb		
	$12/16$ белые		$3/16$ черные $1/16$ коричневые

87. При скрещивании двух сортов левкоя, один из которых имел махровые красные цветки, а второй — махровые белые, в F_1 гибриды имели простые красные цветки, а в F_2 наблюдалось расщепление: 68 растений с махровыми белыми, 275 — с простыми красными, 86 — с простыми белыми, 213 — с махровыми красными цветками. Объясните результаты.

Решение. В этой задаче приведены две пары признаков, поэтому целесообразнее сначала рассмотреть, как идет расщепление по каждой паре признаков. По первой паре признаков в F_2 появилось 361 растение с простыми цветками и 281 — с махровыми. Соотношение явно не соответствует 3 : 1, которое характерно для моногибридного скрещивания в F_2 . Учитывая, что у гибридов первого поколения появились цветки нового типа (простые), отличные от родителей, следует предположить в данном случае взаимодействие генов. Очевидно, что мы наблюдаем взаимодействие двух генов, так как соотношение примерно соответствует 9 : 7.

В этом нетрудно убедиться, если произвести расчеты. Всего в потомстве получено 642 растения. Если соотношение соответствует 9 : 7, то с простыми цветками окажется $642 \cdot \frac{9}{16} = 361$ растение, с махровыми — $642 \cdot \frac{7}{16} = 281$.

Теперь можно объяснить характер наследования данного признака: махровость у разных сортов левкоя определялась разными рецессивными генами (мутациями) (а и b), но когда они перекрыты у гибридов F_1 доминантными аллелями, то развиваются простые цветки. В F_2 при расщеплении с простыми цветками окажутся те растения, у которых в генотипе будут присутствовать оба этих доминантных гена, а теоретически по Г. Менделю их должно быть $\frac{9}{16}A-B-$. Остальные растения ($\frac{3}{16}A-bb + \frac{3}{16}aaB- + \frac{1}{16}aabb$) будут иметь махровые цветки.

По окраске цветков расщепление произошло примерно в отношении 3 : 1 (488 растений с красными цветками

и 154 — с белыми), что характерно для моногибридного скрещивания. Подводя итоги, можно констатировать, что по форме цветка сорта отличаются друг от друга по двум комплементарным генам, а по его окраске — по одному гену. Принимая во внимание вероятности появления каждого признака в F_2 ($9/16$ простые : $7/16$ махровые; $3/4$ красные : $1/4$ белые), легко рассчитать соотношение по обоим парам признаков:

P	AabbCC	×	aaBBcc
	махровые красные		махровые белые
F₁	AaBbCc		
	простые красные		
P₂	AaBbCc	×	AaBbCc
	простые красные		простые красные
F₂	$7/16 \times 1/4$:	$9/16 \times 3/4$
	$7/64$		$27/64$
	махровые белые		$9/64$
	простые красные	:	$7/16 \times 3/4$
	простые белые		$21/64$
	махровые красные		махровые красные

88. Определите вероятность рождения детей различных фенотипов в семье, где один из родителей носитель доминантного аутосомного гена арахнодактилии, а второй — нормален. Известно, что пенетрантность этого гена составляет 30% .

Решение. Если бы пенетрантность гена арахнодактилии составляла 100%, то вероятность детей в этой семье была бы равной:

P	aa	×	Aa
	норма		арахнодактилия
F₁	aa	:	Aa
	0,5 норма		0,5 арахнодактилия

Однако арахнодактилия проявляется только у 30% детей — носителей этого гена. Следовательно, арахнодактилия будет только у 15% всех детей ($0,5 \cdot 0,3 = 0,15$). Остальные 85% детей будут с нормальными пальцами.

89. Врожденный сахарный диабет обусловлен рецессивным аутосомным геном d с пенетрантностью у жен-

щин 90%, у мужчин — 70%. Определите вероятность фенотипов детей в семье, где оба родителя являлись гетерозиготными носителями этого гена.

Решение. Очевидно, что вероятность получить этот рецессивный ген в гомозиготном состоянии у девочек и мальчиков будет 25% (0,25):

P	Dd	×	Dd
	здорова		здоров
F ₁	DD, Dd, Dd	:	dd
	³ / ₄ здоровы		¹ / ₄ диабетика (потенциальные)

Однако в силу различной пенетрантности этого гена у девочек и мальчиков соотношение фенотипов среди девочек и мальчиков окажется разным. Вероятность сахарного диабета у девочек окажется 22,5% ($0,25 \cdot 0,9 = 0,225$), у мальчиков 17,5% ($0,25 \cdot 0,7 = 0,175$). Так как вероятность рождения мальчика и девочки примерно равны (0,5), то вероятность появления диабетика в этой семье равна 20% : $(0,225 + 0,175) \cdot 0,5 = 0,2$. Следовательно, вероятность фенотипов детей в этой семье составляет 80% здоровых и 20% диабетиков.

Контрольные задачи

90. У ночной красавицы известны два доминантных гена: Y и R. В результате их взаимодействия получаются различные окраски цветков:

YYRR — алая; YYRr — оранжево-красная;

Yyrr — желтая; yyRR, yyRr, yyrr — белая;

YyRR — маджентовая;

YyRr — розовато-маджентовая;

Yyrr — светло-желтая.

Две ночные красавицы с неизвестной окраской цветков при скрещивании дали в потомстве $\frac{1}{8}$ алых, $\frac{1}{8}$ оранжево-красных, $\frac{1}{4}$ маджетовых, $\frac{1}{4}$ розово-маджетовых и $\frac{1}{4}$ белых. Каковы фенотипы и генотипы родителей?

91. Гибриды норок с коричневой окраской меха при скрещивании между собой дали 28 серых, 92 коричне-

вых, 10 кремовых и 32 бежевых потомков. Каковы возможные фенотипы и генотипы исходных пород норок?

92. Скрещивание красноглазых гибридов F_1 дрозофилы между собой дало в потомстве, кроме красноглазых мух, еще мух с ярко-красными глазами, а также белоглазых. Какие возможные фенотипы и генотипы имели родители гибридов F_1 ?

93. При скрещивании белых морских свинок с черными потомство получилось серое, а в F_2 на каждые 9 серых морских свинок появляются 3 черные и 4 белые. Объясните характер наследования окраски шерсти у морских свинок.

94. При скрещивании черной нормальношерстной крольчихи с белым короткошерстным самцом в F_1 все крольчата черные нормальношерстные, а в F_2 получилось следующее расщепление: 62 черных нормальношерстных, 18 голубых нормальношерстных, 26 белых нормальношерстных, 16 черных короткошерстных, 6 голубых короткошерстных и 8 белых короткошерстных. Определите характер наследования признаков и генотипы родителей.

95. При скрещивании двух пород кур, из которых одна имела белое оперенье и хохол, а вторая — белая без хохла в F_1 все куры белые хохлатые. В F_2 получено следующее расщепление: 78 белых хохлатых, 8 рыжих без хохла, 24 белых без хохла, 18 рыжих хохлатых. Как наследуются признаки?

96. У пастушьей сумки форма плода может быть треугольной и округлой. При скрещивании пастушьей сумки с треугольной формой плода с растением, имеющим округлую форму плода, в F_1 все растения с треугольной формой плода, а в F_2 появилось 426 растений с треугольной и 30 — с округлой формой плода. Как определяется форма плода у пастушьей сумки?

97. Уши кролика породы Баран имеют длину 30 см, у других пород — 10 см. Различия в длине ушей зависят от двух генов с однозначным действием. Генотип кроли-

ков-баранов — $L_1L_1L_2L_2$, генотип обычных кроликов — $l_1l_1l_2l_2$. Определите длину ушей кроликов в F_1 и у всех возможных генотипов в F_2 .

98. Оба родителя глухие, а их дети с нормальным слухом. Дайте генетическое объяснение.

99. У человека цвет кожи определяется двумя генами, при этом чем больше доминантных аллелей в генотипе человека, тем темнее кожа. Если два мулата будут иметь детей, то можно ли среди их детей ожидать негров? мулатов? белых?

100. Можно ли от белокожих родителей ожидать детей более темных, чем они сами? Объясните.

101. При скрещивании белых кур между собой в потомстве оказалось 230 белых и 58 черных, а скрещивание этих же белых кур с черными дало в потомстве 124 белых и 68 черных кур. Объясните.

102. Скрещивание черных мышей с белыми дало серое потомство. Скрещивание же гибридов первого поколения между собой дало 82 серых, 35 белых и 27 черных мышей. Определите характер наследования окраски у мышей.

103. При скрещивании зеленых попугайчиков-неразлучников между собой получено потомство из 56 зеленых, 17 желтых, 18 голубых и 6 белых. Как определяется окраска оперения у попугайчиков?

104. Цветовые вариации в окраске лошадей определяются различными сочетаниями аллелей трех генов:

aBE — гнедая; $A BE$ — саврасая;

$A be$ — соловая; $a Be$ — бурая;

$A b e$ — рыжая; $A B e$ — буланая;

$A b E$ — мышастая; $a b E$ — буланая.

При скрещивании соловой и буланой лошадей родился рыжий жеребенок. Какие жеребята еще могут появиться у этой пары?

105. При скрещивании двух зеленых растений кукурузы в потомстве получено 156 зеленых семян и 119 незжизнеспособных альбиносов. Как можно объяснить результат?

106. Чем можно объяснить тот факт, что при скрещивании растений хлопка с коричневым и зеленым цветом волокна в F_1 получается коричневое волокно, а в F_2 появляются растения в основном с коричневым, некоторое количество с зеленым и очень немного с белым волокном?

107. На птицеферме скрещивали белых кур с пестрыми и получили 5065 белых цыплят и 3033 окрашенных. Объясните результаты.

108. При скрещивании двух форм желтых маргариток, одна из которых имела пурпурный центр цветка, а другая — желтый, в F_1 у всех цветков был пурпурный центр, а в F_2 произошло расщепление: 141 с пурпурным и 39 с желтым центром. Объясните результаты.

109. В брак вступили нормальные мужчина и женщина, в семьях которых один из родителей страдал врожденным псориазом (чешуйчато-корковые поражения кожи). Определите вероятность фенотипов детей в этой семье, если пенетрантность гена псориаза составляет 20%.

110. Определите вероятность рождения нормальных детей в семье, где оба родителя с аниридией (отсутствие радужной оболочки глаза) и происходят из семей, в которых один из супругов имел эту аномалию. Известно, что пенетрантность этого гена около 80%.

111. У человека птоз (опущение века) часто определяется аутосомным рецессивным геном с пенетрантностью 60%. Определите вероятность рождения детей различных фенотипов в семье, где оба родителя являются гетерозиготными.

112. Удлинение (или укорочение) нижней челюсти у овец — дефект не столь уж редкий. Нордби нашел по одному из этих дефектов почти у 1,4% исследованных им 7000 ягнят. Среди ягнят, у которых оба родителя имели один из этих дефектов, он наблюдался у 16,4%. Наследуются ли эти аномалии? Если да, то как?

113. Синдром Ван дер Хеве наследуется как доминантный аутосомный плейотропный ген, определяющий голубую окраску склеры, хрупкость костей и глухоту.

Пенетрантность признаков различна. В ряде случаев она составляет по голубой склере почти 100%, хрупкости костей — 63%, глухоте — 60%.

Носитель голубой склеры, нормальный в отношении других признаков синдрома, вступает в брак с нормальной женщиной, происходящей из благополучной по этому синдрому семьи. Определите вероятность рождения в этой семье глухих детей с признаками хрупкости костей.

114. Отосклероз (очаговое поражение косточек среднего уха, способное вызвать глухоту) наследуется как доминантный аутосомный признак с пенетрантностью 30%. Определите вероятность фенотипов детей в семье, где оба родителя гетерозиготны по этому гену.

115. Кареглазый мужчина, страдающий ретинобластомой (злокачественная опухоль глаза), мать которого была голубоглазой и происходила из благополучной в отношении ретинобластомы семьи, а отец — кареглазым и страдал ретинобластомой, женился на голубоглазой женщине, все предки которой были здоровыми. Какова вероятность появления в этой семье голубоглазых детей с ретинобластомой, если пенетрантность ее гена — 60%?

Вопросы для самоконтроля

1. Приведите примеры всех типов взаимодействия аллельных генов: доминирования полного и неполного, кодоминирования.

2. Как взаимодействуют между собой различные варианты генов, входящие в серию множественных аллелей?

3. Охарактеризуйте формы взаимодействия неаллельных генов.

4. Укажите примеры всех типов взаимодействия неаллельных генов у человека.

5. Каким образом определяется наследование количественных признаков у живых организмов?

6. Как вы объясните, что изучение явления полимерии особенно важно для понимания наследования количественных признаков?

7. Как вы считаете, каковы молекулярные механизмы явления комплементарности?

8. Расшифруйте термин «полигенность признака». Какими примерами можно проиллюстрировать это явление?

9. Что такое пенетрантность?

10. Что включает понятие экспрессивность?

11. Какую перспективу в медицине и биотехнологии может открыть поиск и изучение генов-супрессоров?

12. Каким образом знание о полимерном действии генов возможно применить в сельском хозяйстве?

13. Что такое плейотропное действие гена?

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ, СЦЕПЛЕННЫХ С ПОЛОМ. ГЕНЕТИКА ПОЛА

Важным и актуальным направлением научного поиска в области современной биологии и селекции является изучение генетики пола: выявление факторов, определяющих распределение полов в популяциях, причин появления половых различий.

Половое размножение обеспечивает обмен наследственной информацией, что позволяет живым организмам приспосабливаться к постоянно меняющимся условиям среды обитания.

4.1. Варианты определения пола

Определение пола обычно связывают с наличием одной пары хромосом, по которой отличается женский пол от мужского. Напомним, что такие хромосомы называют половыми (см. гл. 2). Рассмотрим основные способы определения пола у раздельнополых организмов.

1. У коловраток, тлей, первичных кольцецов определение пола происходит еще до оплодотворения в процессе созревания яйцеклеток. У этих организмов развиваются два сорта яйцеклеток: крупные и мелкие. В дальнейшем из крупных яйцеклеток появляются самки, а из мелких — самцы. Такое определение пола называют **прогамным** (т. е. перед оплодотворением до слияния гамет).

2. У морского червя *Bonellia viridis* и некоторых других организмов определение пола происходит после оплодотворения. Его самки значительно крупнее, с раздвоенным хоботком ведут сидячий образ жизни, самцы — микроскопические. У этого червя из яиц в процессе онтогенеза (индивидуального развития) выходят личинки, которые

через некоторое время в зависимости от того, в какие условия попадут, превращаются или в самок, или в самцов. Если личинка попадает на хоботок самки, то она превращается в самца, если прикрепляется к субстрату (опоре) — то в самку. Подобный тип определения пола называют **эпигамным** (после оплодотворения, т. е. после слияния гамет).

3. У большинства живых организмов, которым присуще половое размножение, наблюдается **сингамный** тип определения пола (т. е. в момент оплодотворения). Это — генетическое определение пола, так как зависит от баланса хромосом. Довольно часто его называют **хромосомным определением пола**.

4. У ряда многоклеточных животных определение пола происходит вне связи с оплодотворением. Яйца или яйцеклетки развиваются без оплодотворения. Примером могут служить дафнии — мелкие ракообразные. Парте-ногенетически размножающиеся самки дафний (т. е. без оплодотворения) в нормальных условиях производят, как правило, себе подобных потомков женского пола. При ухудшении условий существования (понижение температуры, уменьшение количества солнечных лучей, нехватка пищи и др.) из обычных партеногенетических яиц могут развиваться не только самки, но и самцы.

4.2. Хромосомное определение пола

Изучение большого числа новорожденных особей показало, что у многих организмов соотношение между особями мужского и женского пола всегда примерно равно, т. е. расщепление по признаку пола происходит в отношении 1 : 1. От чего же зависит появление мужских и женских особей?

Поскольку у большинства живых организмов пол чаще определяется в момент оплодотворения, то важнейшая роль в генетическом определении пола принадлежит хромосомному набору зиготы.

Так, например, хромосомный набор человека (кариотип) содержит 22 пары хромосом, одинаковых у мужского и женского организмов, и одну пару хромосом, по которой

различаются оба пола. Напомним, что хромосомы, одинаковые у обоих полов, называют **аутосомами**. Хромосомы, по которым мужской и женский пол отличается друг от друга, называют половыми, или **гетерохромосомами**.

Половые хромосомы у женщин одинаковы, их называют X-хромосомы. Диплоидные (соматические) клетки женского организма содержат две X-хромосомы и в процессе оогенеза образуют яйцеклетки, имеющие по одной X-хромосоме. Пол, образующий гаметы, одинаковые по половой хромосоме, называют **гомогаметным** и обозначают **XX**. У мужчин в диплоидных клетках имеется одна X-хромосома и одна Y-хромосома. При сперматогенезе получают гаметы двух сортов: половина несет X-хромосому, половина — Y-хромосому. Пол, который формируют гаметы, неодинаковые по половой хромосоме, называют **гетерогаметным** и обозначают **XY**. Таким образом, у человека хромосомный набор выглядит так:

женщины — $2 \times 22 + XX$,

мужчины — $2 \times 22 + XY$,

где 2×22 — это 22 пары аутосом, а XX и XY — это гетерохромосомы, или половые хромосомы.

В настоящее время изучены пять типов генетического определения пола (табл. 8 на с. 106).

Исходя из приведенных табличных данных следует, что у человека, мухи-дрозофилы и ряда других организмов гомогаметен женский пол, у бабочек, пресмыкающихся, птиц — мужской, но у этих групп X-хромосома названа Z-хромосомой, а Y-хромосома — W-хромосомой; и, наконец, у перепончатокрылых (пчелы, осы, наземники) самцы развиваются из неоплодотворенных яиц (**партеногенетически**) и имеют гаплоидный набор хромосом — n , а самки из оплодотворенных яиц имеют диплоидный набор хромосом — $2n$. Хотя нужно указать, что в соматических клетках в процессе онтогенеза число хромосом у самцов удваивается, но гонады (половые железы) продуцируют гаплоидные гаметы.

У человека гетерогаметным является мужской пол, а гомогаметным — женский. В соматической клетке

Таблица 8

ТИПЫ ГЕНЕТИЧЕСКОГО ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОЛА

Группы организмов	Определение пола		
	Женский	Мужской	Тип
Некоторые отряды насекомых (мухи и др.)	XX	XO	XO (мужск.)
Некоторые отряды насекомых, млекопитающих (в том числе человек), большинство рыб, растений	XX	XY	XY (мужск.)
Бабочки, птицы, пресмыкающиеся, некоторые виды растений	ZW	ZZ	ZW (женск.)
Некоторые виды насекомых (например, моль)	ZO	ZZ	ZO (женск.)
Перепончатокрылые (пчелы и др.)	2n	n	n-2n (и мужск. и женск.)

мужчины разные половые хромосомы (XY). В соматической клетке женщины одинаковые половые хромосомы (XX). При мейозе в каждый образующийся сперматозоид попадает либо одна X-, либо одна Y-хромосома, т. е. образуются гаметы двух типов. В каждую яйцеклетку попадает по одной X-хромосоме (кроме одного набора аутосом), т. е. образуются гаметы одного типа.

Расщепление по признаку пола в соотношении 1 : 1 наблюдается именно потому, что гаметы с X- и Y-хромосомой образуются у мужчин в равных количествах.



Расщепление $1/2$ девочек : $1/2$ мальчиков

4.3. Наследование признаков, сцепленных с полом

В том случае, когда гены ответственны за формирование какого-либо признака, расположены в аутосомах, наследование осуществляется независимо от того, какой из родителей (мать или отец) является носителем изучаемого признака. Но ситуация резко изменяется, когда признаки определяются генами, лежащими в половых хромосомах.

X и Y-хромосомы гомологичны, поскольку обладают общими (сходными) гомологичными участками, где находятся локусы аллельных генов. Но эти хромосомы различаются по морфологии. Помимо общих участков они несут большой набор различающихся генов. В X-хромосоме лежат гены, которых нет в Y-хромосоме, а некоторые гены Y-хромосомы отсутствуют в X-хромосоме. У мужчин в половых хромосомах некоторые гены не имеют второго аллеля в гомологической хромосоме. В таком случае признак определяется не парой аллельных генов, как обычный менделирующий признак, а только одним аллелем. Подобное состояние гена называют **гемизиготным**.

Признаки, развитие которых обусловлено одиночным аллелем, расположенным в одной из альтернативных половых хромосом, получили название сцепленных с полом. Признаки преимущественно развиваются у одного из двух полов и по-разному наследуются у мужчин и женщин. Признаки, сцепленные с X-хромосомой, могут быть рецессивными и доминантными. К рецессивным относятся: атрофия зрительного нерва, гемофилия, дальтонизм (неспособность различать красный и зеленый цвета). К доминантным — рахит, не поддающийся лечению витамином D, и темная эмаль зубов.

Рассмотрим наследование, сцепленное с X-хромосомой, на примере рецессивного гена гемофилии. У мужчин ген гемофилии, локализованный в X-хромосоме, не имеет аллеля в Y-хромосоме, т. е. находится в гемизигот-

ном состоянии. Следовательно, несмотря на то что признак рецессивный, у мужчин он проявляется:

N — ген нормальной свертываемости крови;

h — ген гемофилии;

X^hY — мужчина с гемофилией;

X^NY — мужчина здоров.

У женщин признак определяется парой аллельных генов в половых хромосомах XX , следовательно гемофилия может проявиться только в гомозиготном состоянии:

X^NX^N — женщина здорова;

X^NX^h — гетерозиготная женщина, носительница гена гемофилии, но здорова;

X^hX^h — женщина с гемофилией.

Если назвать все основные характеристики X -сцепленного рецессивного наследования, то они будут такими:

- обычно заболевание поражает мужчин;
- фенотипически здоровые дочери являются гетерозиготными носительницами, поскольку от отца получили X -хромосому:

P	X^NX^N	×	X^hY
	здорова		болен
F₁	X^NX^h	X^NX^h	X^NY X^NY
	дочери здоровы, носительницы		сыновья здоровы

- среди сыновей гетерозиготных матерей (X^NX^h) соотношение больных и здоровых составляют $1 : 1$, так как гаметы X^N и X^h образуются с равной вероятностью:

P	X^NX^h	×	X^NY
	здорова носительница		здоров
F₁	X^NX^N	X^NX^h	X^NY X^hY
	дочь здорова	дочь здорова, носительница	сын здоров сын болен

Такое наследование получило название «крисс-кросс» (или крест-накрест): сыновья наследуют фенотипический признак матери, а дочери — признак отца.

Законы передачи признаков, сцепленных с X -хромосомами, были впервые изучены Т. Морганом (см. гл. 5).

Помимо X-сцепленных, у мужчин имеются Y-сцепленные признаки. Они называются **голандрическими** и локализованы в тех районах Y-хромосом, которые не имеют аналогов в X-хромосоме. Голандрические признаки также определяются одним аллелем, а поскольку их ген находится только в Y-хромосоме, то выявляются они только у мужчин и передаются от отца ко всем сыновьям. К голандрическим признакам относятся: волосатость ушей, перепонки между пальцами ног, ихтиоз (кожа имеет глубокую исчерченность и напоминает рыбу чешую).

Признаки, связанные с аллельными генами, находящимися в X- и Y-хромосоме, наследуются по классическим законам Г. Менделя.

Примеры решения задач

116. Черепаховая окраска, т. е. чередование черных и желтых пятен встречается только у кошек. Котов с черепаховой окраской не бывает. Объясните, почему. (Черная окраска — доминантный признак.)

Решение. Черная окраска кошек определяется геном В, рыжая — b . Возможно, эти гены расположены в X-хромосоме, в Y-хромосоме они отсутствуют.

Обозначим X-хромосому, несущую аллель В — X^B , и X-хромосому с аллелем b — X^b . Следовательно, возможны такие комбинации:

$X^B X^B$ — черная кошка, $X^b X^b$ — рыжая кошка, $X^B X^b$ — черепаховая кошка, $X^B Y$ — черный кот, $X^b Y$ — рыжий кот.

Так как мужская особь имеет только одну X-хромосому, то кот может быть или черным, или рыжим, но не может иметь черепаховую окраску, так как для ее развития необходимо одновременное присутствие генов В и b , а они могут быть только в X-хромосомах.

117. При скрещивании белых кур с полосатыми петушками получили полосатых курочек и петушков. В дальнейшем при скрещивании этого потомства между собой

получено 594 полосатых петушка и 607 полосатых и белых курочек. Объясните результаты.

Решение. Полосатая окраска кур доминирует над белой. Признак сцеплен с полом, так как имеются различия среди петушков и курочек. Расщепление среди курочек указывает на то, что у кур гетерогаметным полом является женский. Очевидно, в этом случае петушки (гомогаметный пол) теоретически и должны быть с доминантным признаком (полосатые), а среди курочек — $1/2$ полосатых и $1/2$ белых:

P	Z^aW белые	×	Z^AZ^A полосатые	
F₁	Z^AW		Z^AZ^a	
F₂	Z^AZ^A	Z^AZ^a	Z^AW	Z^aW
	$3/4$ полосатые		$1/4$ белые	
Распределение по полу:				
	Z^AZ^A	Z^AZ^a	Z^AW	Z^aW
	$1/2$ полосатые петушки		$1/2$ полосатые, белые курочки	

118. От одной пары кур за некоторый промежуток времени было получено 140 цыплят, из них 45 курочек, а остальные — петушки. Объясните, почему от этой пары в потомстве было неравное соотношение полов?

Решение. Курочек в потомстве получено в два раза меньше, чем петушков. Очевидно, это возможно, если гомогаметный пол в одной из Z-хромосом имеет рецессивный летальный ген (l), который проявится у половины особей гетерогаметного пола, что мы и наблюдаем на данном примере:

P	$\text{♀ } Z^LW$ курочки	×	$\text{♂ } Z^LZ^l$ петушки-носители	
F₁	$\text{♀ } Z^LW$ здоровые курочки	$\text{♀ } Z^lW$ курочки гибнут	$\text{♂ } Z^LZ^l$ здоровые петушки	$\text{♂ } Z^LZ^l$ петушки-носители

При этом половина курочек гибнет в эмбриональном периоде.

119. У азиатской щучки (*Aplocheilus*) коричневая окраска определяется геном В, а голубая — b. Ген В может находиться в X- и Y-хромосомах, а его аллель никогда не встречается в Y-хромосоме. Если скрещивается голубая самка с гомозиготным коричневым самцом, то какое потомство будет в F₁ и F₂? Самки у этой аквариумной рыбки являются гомогаметным полом.

Решение. Самцы могут быть только коричневыми, так как в Y-хромосоме встречается только доминантный ген коричневой окраски. Самки в первом гибридном поколении все будут коричневыми, так как получают от отца с X-хромосомой доминантный ген коричневой окраски В. Во втором поколении среди самок произойдет расщепление: 1/2 коричневых и 1/2 голубых. Таким образом, общее расщепление будет:

P	X^bX^b	×	X^BY^B		
	голубая		коричневый		
F₁	X^BX^b		X^bY^B		
	коричневая		коричневый		
F₂	X^BX^b	X^bX^b	X^BY^B	X^bY^B	
	коричневая	голубая	коричневый	коричневый	

120. Самца дрозофилы с желтым телом и короткими крыльями скрестили с серотелой длиннокрылой самкой. В F₁ все мухи с серым телом и длинными крыльями. В F₂ получено 58 самок серых длиннокрылых и 21 серая короткокрылая, 29 самцов серых длиннокрылых, 11 серых короткокрылых, 9 желтых короткокрылых и 32 желтых длиннокрылых. Объясните полученные результаты.

Решение. Серая окраска (А) доминирует над желтой (а), а длинные крылья (В) — над короткими (b). Расщепление по окраске тела произошло в отношении 3 : 1

(119 серых : 41 желтых), при этом желтыми оказались только половина самцов. Это расщепление характерно для наследования сцепленных с полом признаков, когда гомогаметный пол (у дрозофилы самки) имеет доминантный признак, а гетерогаметный — рецессивный. Длина крыльев определяется аутосомным геном, так как среди самок и самцов расщепление идет одинаково примерно в отношении 3 : 1. В общем среди самок идет расщепление только по длине крыльев, а среди самцов — по окраске тела 1 : 1, по длине крыльев — 3 : 1, поэтому общее расщепление 3 : 1 : 1 : 3.

P	♀ X ^A X ^A BB серая длиннокрылая	×	♂ X ^a Ybb желтый короткокрылый
F₁	♀ X ^A X ^a BB серая длиннокрылая		♂ X ^a YBb серый длиннокрылый
P₂ (F₁)	♀ X ^A X ^a Bb серая длиннокрылая	×	♂ X ^A YBb серый короткокрылый
F₂:	X ^A X ^A Bb-, X ^A X ^a Bb- 3/4 серые длиннокрылые	:	X ^A X ^a bb, X ^A X ^a Bb 1/4 серые короткокрылые
	X ^A YBb- и X ^A Ybb (1/2 × 3/4) (1/2 × 1/4) 3/8 серые 1/8 серые		X ^a Ybb и X ^a YBb- (1/2 × 1/4) (1/2 × 3/4) 1/8 желтые 3/8 желтые
	длинно-крылые		коротко-крылые
	коротко-крылые		длинно-крылые

121. Рецессивный ген дальтонизма находится в X-хромосоме. Отец девушки страдает дальтонизмом, тогда как мать и все ее предки различают цвета нормально. Девушка выходит замуж за здорового юношу. Что можно сказать о их будущих сыновьях и дочерях (при условии, что сыновья и дочери не будут вступать в брак с носителями гена гемофилии)?

Решение. Девушка, о которой идет речь в задаче, различает цвета нормально, но является гетерозиготной носительницей гена дальтонизма. Все дочери от брака со здоровым юношей будут различать цвета нормально, а половина сыновей окажутся дальтониками:

P	♀ $X^H X^h$ носительница	×	♂ $X^H Y$ здоров	
F₁	$X^H X^H$ девочка здорова	$X^h X^H$ девочка носитель	$X^H Y$ мальчик здоровый	$X^h Y$ мальчик дальтоник

Контрольные задачи

122. У кошек рыжая окраска шерсти определяется доминантным геном В, а черная — b. Ген В сцеплен с полом. При скрещивании черной кошки с рыжим котом в потомстве все коты черные, а кошки с черепаховой окраской (трехцветные). Какие котята будут при скрещивании рыжей кошки с черным котом?

123. Женское растение дремы, имеющее узкие листья, опыляют пыльцой мужского растения с нормальными листьями. В F₁ женские растения имеют нормальные листья, а мужские — узкие. Какое получится потомство, если цветки женских растений F₁ опылят пыльцой мужского растения, аналогичного отцовскому?

124. У кур полосатая окраска оперения определяется доминантным геном В, а черная — b. От неизвестных курицы и петуха получены цыплята: 1/6 черных курочек с нормальными ногами, 1/6 полосатых петушков с нормальными ногами, 1/3 черных коротконогих курочек и 1/3 полосатых коротконогих петушков. Определите фенотипы и генотипы родителей.

125. Мужчина-дальтоник (цветовая слепота, признак сцеплен с полом) женился на женщине с нормальным зрением, но имевшей отца-дальтоника. Может ли у них родиться дочь-дальтоник? Какова вероятность рождения первых двух сыновей-дальтоников?

126. Отец и сын — дальтоники, а мать различает цвета нормально. Правильно ли будет сказать, что в этой семье сын унаследовал свой недостаток зрения от отца?

127. Мужчина с нормальной свертываемостью крови взволнован известием о том, что сестра его жены родила мальчика-гемофилика (мужчина думает о здоровье своих будущих детей). В какой мере могло бы его успокоить сообщение, что среди родственников его жены по материнской линии гемофилия никогда не наблюдалась?

128. Какие дети могли бы родиться от брака мужчины-гемофилика с женщиной, страдающей дальтонизмом (а в остальном — имеющей вполне благополучный генотип)?

129. Дочь дальтоника выходит замуж за сына другого дальтоника, причем жених и невеста различают цвета нормально. Каким будет зрение у их детей?

130. У молодых цыплят нет внешне заметных половых признаков, а между тем экономически целесообразно устанавливать для будущих петушков и курочек различные режимы кормления. Нельзя ли для выявления пола воспользоваться тем обстоятельством, что ген, определяющий черную или рябую окраску, находится в X-хромосоме, причем рябая окраска доминирует. Различия между обеими окрасками становятся заметными сразу же после вылупления цыплят. Примите во внимание, что у птиц гетерогаметный пол — женский.

131. Альбинизм определяется рецессивным аутосомным геном, а гемофилия — рецессивным геном, сцепленным с полом. Женщина-альбинос, отец которой был гемофиликом, выходит замуж за нормального мужчину, отец которого был альбиносом. Какова вероятность рождения в этой семье первых двух сыновей нормальными?

132. Отец и сын в семье кареглазые гемофилики, а мать имеет нормальную свертываемость крови и голубоглазая. Можно ли сказать, что сын унаследовал свои признаки от отца?

133. От пары мух дрозофилы получено 210 потомков, из них только 71 самец. Как это можно объяснить?

134. У человека в Y-хромосоме находится ген, определяющий развитие перепонки между вторым и третьим пальцами ног. Определите, какие будут дети и внуки у мужчины с перепонками между пальцами и какова их вероятность?

135. У человека есть наследственное аллергическое заболевание — геморрагический диатез, вызываемый рецессивным геном. Аллели этого гена находятся в X- и Y-хромосомах. Определите, какие будут дети и внуки, если родители: а) мать и все ее предки здоровы, отец болен; б) отец и все его предки здоровы, а мать больна?

136. При скрещивании красноглазых мух дрозофилы между собой в потомстве было получено 81 красноглазая самка и 79 красноглазых и белоглазых самцов. Какого потомства следует ожидать от скрещивания самок исходных мух с белоглазым самцом?

137. При скрещивании кошки, имеющей черепаховую окраску шерсти (трехцветные) с рыжим котом в нескольких пометах получено 18 черепаховых и 14 рыжих кошек, 16 рыжих и 17 черных котов. Скрещивание черепаховой кошки с черным котом дало 10 черепаховых и 13 рыжих кошек, 11 черных и 8 черных котов. Объясните результаты.

138. Гипоплазмия эмали наследуется как доминантный, сцепленный с полом признак. В семье, где оба родителя страдали этой аномалией, родился сын с нормальными зубами. Определите вероятность того, что следующие два ребенка будут с нормальными зубами.

139. Гипертрихоз определяется геном, лежащим в Y-хромосоме. Какова вероятность рождения ребенка с волосатыми ушами в семье, где отец — гемофилик с гипертрихозом? Рецессивный ген гемофилии находится в X-хромосоме.

140. Кареглазая женщина с нормальным зрением выходит замуж за мужчину с таким же фенотипом. У них родились голубоглазый мальчик с цветовой слепотой и кареглазая девочка с нормальным зрением. Какова вероятность рождения голубоглазого мальчика с нормаль-

ным зрением, если дальтонизм — признак, сцепленный с полом?

141. Женщина с нормальным цветом зубов вышла замуж за мужчину с темными зубами. У них родилось 4 девочки с темными зубами и 3 мальчика с нормальным цветом зубов. Определите характер наследования цвета зубов и генотипы родителей.

142. Агаммаглобулинемия наследуется как рецессивный признак. Одна из ее форм определяется аутосомным геном, другая — лежащим в X-хромосоме. Определите вероятность рождения больных детей в семье, где известно, что мать гетерозиготная по обоим генам, а отец здоров и имеет лишь доминантные гены.

143. У человека дальтонизм — рецессивный, сцепленный с полом, признак, а один из видов анемии (талассемия) наследуется как аутосомный доминантный признак. Гомозиготы по талассемии (большая талассемия) обычно погибают. Женщина с нормальным зрением, страдающая малой талассемией, в браке со здоровым мужчиной, но дальтоником, имеет сына-дальтоника с легкой формой талассемии. Какова вероятность рождения следующего сына без аномалий?

144. Гипертрихоз передается с Y-хромосомой, а полидактилия (многопалость) — аутосомный доминантный признак. В семье, где отец имел гипертрихоз, а мать — полидактилию, родилась нормальная дочь. Какова вероятность того, что следующий ребенок будет с обеими аномалиями?

145. У одной нормальной супружеской пары родился сын-альбинос, страдающий гемофилией, а в дальнейшем три дочери: одна альбинос и две без аномалий. Каковы генотипы родителей?

146. Гипертрихоз определяется геном, лежащим в Y-хромосоме, а одна из форм ихтиоза является рецессивным, сцепленным с полом признаком. В семье, где женщина нормальна, а мужчина с гипертрихозом, родился мальчик с признаками ихтиоза. Определите вероятность рождения в этой семье детей без аномалий.

147. У наездника мормониеллы самцы развиваются партеногенетически из яиц. Скрещивание черноглазой самки с красноглазым самцом в первом поколении дало черноглазых наездников. Какие самцы появятся в F_2 ?

148. Женщина-дальтоник вышла замуж за мужчину с волосатыми ушами. Какие дети могут родиться у них, если рецессивный ген дальтонизма локализован в X-хромосоме, а ген волосатых ушей в Y-хромосоме?

149. Черный темнокожий петух с розовидным гребнем скрещен с полосатой темнокожей курицей, имеющей листовидный гребень. Среди цыплят 12 полосатых темнокожих петушков, 4 полосатых белокожих петушка, 10 черных темнокожих курочек и 4 черные белокожие курочки. Все цыплята с розовидным гребнем. Каковы генотипы родителей?

Вопросы для самоконтроля

1. Какие типы определения пола вы сможете назвать?
2. Какие хромосомы называют половыми?
3. Какой пол называют гомогаметным, и какой — гетерогаметным? Приведите примеры.
4. Почему рождается примерно одинаковое количество особей мужского и женского пола?
5. Как генетически определяется пол у человека?
6. Назовите генетические и физиологические факторы, определяющие пол у человека.
7. Что такое сцепление генов с полом?
8. Какие особенности наследования признаков, сцепленных с полом, вы можете назвать?
9. Что такое голландрические признаки? Приведите пример.
10. О каких признаках говорят, что они ограничены полом?
11. Объясните, почему близкородственные браки часто приводят к понижению жизнеспособности потомства и его вырождению.
12. Каким образом происходит определение пола будущего организма?

13. Какое практическое значение может иметь искусственное изменение соотношения полов?

14. Объясните с позиции генетики, почему облысевших мужчин намного больше, чем женщин?

15. Какое практическое значение для человека может иметь изучение признаков, сцепленных с полом?

16. Вспомните, какие гены, не имеющие отношения к полу, расположены в половых хромосомах?

17. Почему проявляются в виде признака рецессивные гены, локализованные в X-хромосоме человека?

СЦЕПЛЕНИЕ ГЕНОВ И КРОССИНГОВЕР. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ КАРТЫ

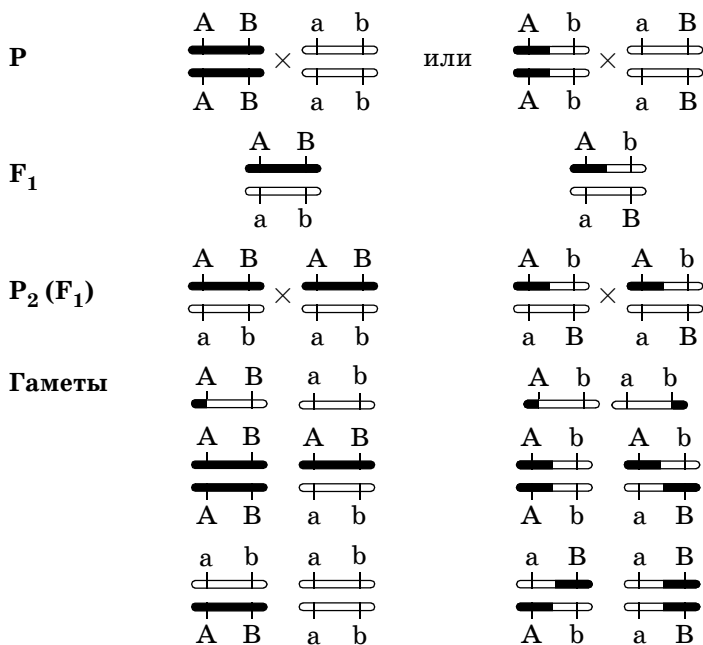
Наследование по законам Г. Менделя наблюдается, если отдельные гены находятся в разных гомологических хромосомах. В этом случае действует закон независимого комбинирования признаков и различные сорта гамет образуются в равных пропорциях. Например, в случае двух пар альтернативных признаков, определяемых двумя генами А и В, случайное расположение этих пар хромосом в метафазе редукционного деления мейоза по отношению к полюсам деления клетки определит, в каком сочетании попадут аллели этих генов в гаметы:

$$\begin{array}{cc} \text{A} & \text{B} \\ \text{=} & \text{=} \\ \text{a} & \text{b} \end{array} \quad \text{или} \quad \begin{array}{cc} \text{A} & \text{b} \\ \text{=} & \text{=} \\ \text{a} & \text{B} \end{array}$$

В сущности это закон независимого комбинирования хромосом, но он имеет ограничение, так как число пар хромосом у диплоидных организмов ограничено. Например, у человека 23 пары хромосом, поэтому независимо комбинироваться будут не более 23 пар признаков. Так как число генов во много раз превышает число пар хромосом, следовательно в одной паре хромосом может находиться значительное количество генов.

В самом деле, у любого организма признаков очень много, а число хромосом невелико. Как же наследуются гены, расположенные в одной паре гомологичных хромосом?

При гибридологическом анализе берется, например, две пары альтернативных признаков, определяемых двумя парами аллелей, лежащих в одной паре хромосом, и независимого комбинирования этих признаков не будет. Гены окажутся связанными в тех сочетаниях, в каких они были у исходных родителей (см. схему на с. 120).



Это явление было обнаружено у душистого горошка в 1906 г. У. Бэтсоном и Г. Пеннетом и названо «притяжением», а Т. Морган объяснил явление и определил его как сцепление.

Большую работу по изучению наследования неаллельных генов, расположенных в одной паре гомологичных хромосом, и созданию хромосомной теории наследственности осуществили американский ученый Т. Морган и его ученики А. Стертевант, К. Бриджес, и Г. Мёллер. Большинство доказательств в пользу хромосомной теории наследственности было получено на основании опытов с плодовой мушкой дрозофилой.

Выбор дрозофилы был продиктован следующими условиями:

1) мушки обладают четко выраженными внешними признаками (окраска тела, длина крыльев и др.), доступными для наблюдения (рис. 17);

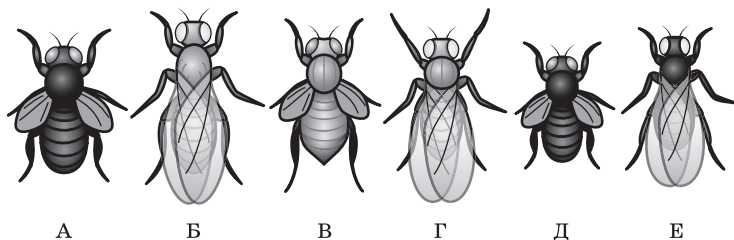


Рис. 17. Разные наследственные формы мухи дрозофилы:

А — самец; Б — самка (дикий тип); В — серое тело, рудиментарные (зачаточные) крылья; Г — серое тело, нормальные крылья; Д — темное тело, рудиментарные крылья; Е — темное тело, нормальные крылья

2) небольшое число крупных хромосом — 4 пары;

3) быстрая смена поколений (каждые 10 суток) и высокая плодовитость, что важно для статистического анализа и получения достоверных выводов;

4) четкое различие между женскими и мужскими особями, обеспечивающее возможность контроля при спаривании;

5) легко разводятся в лабораторных условиях на питательных средах из растительного сырья.

У дрозофилы гены, контролирующие окраску тела (серое — черное) и длину крыльев (длинные — зачаточные), расположены в одной хромосоме.

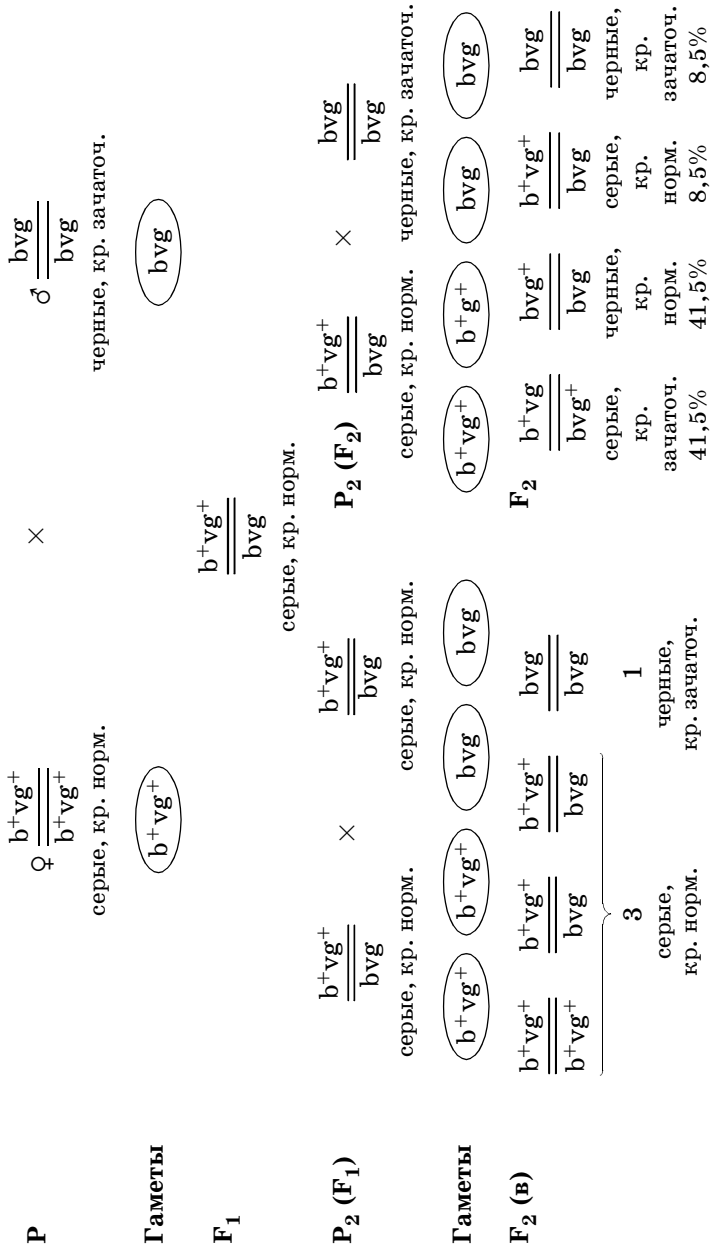
Т. Морган скрестил две особи, отличающиеся друг от друга по окраске тела и длине крыльев (он проводил рецеспротные скрещивания, т. е. скрещивания в обоих направлениях, когда в одном скрещивании в качестве матери берется одна форма, а отца — другая, а в обратном скрещивании ($F_{\text{в}}$) — наоборот). Самка имела серое тело и нормальные крылья, а самец — черное тело и зачаточные крылья. Обозначение генов — начальные буквы английских названий признаков (см. схему на с. 122):

b — черное тело (black),

b^+ — серое тело,

vg — зачаточные крылья (vestigial),

vg^+ — нормальные крылья (знаком + показаны доминантные признаки).



Из схемы видно, что при скрещивании мушки, обладающей серым телом и нормальными крыльями с мушкой, имеющей темную окраску тела и зачаточные крылья, в первом поколении гибридов все мушки будут серыми, с нормальными крыльями $\left(\frac{b^+vg^+}{bvg}\right)$. Это гетерозигота по двум парам аллелей (серое тело — темное тело и нормальные крылья — зачаточные крылья). Дигетерозиготных самок скрещивают с аналогичными самцами (левая часть схемы) и вопреки ожидаемому соотношению в F_2 9 : 3 : 3 : 1 получено 3 : 1. Это объясняется локализацией генов в одной хромосоме, т. е. гены сцеплены между собой и наследуются вместе.

При скрещивании дигетерозиготных самок $\left(\frac{b^+vg^+}{bvg}\right)$ с дигомозиготными $\left(\frac{bvg}{bvg}\right)$ самцами в возвратном скрещивании F (в) (правая часть схемы) самки продуцируют четыре вида гамет: два родительских и два новых так называемых **кроссоверных гамет**, образующихся благодаря кроссинговеру (перекресту хромосом).

Таким образом, в анализирующем скрещивании в потомстве появляются четыре фенотипических класса мух: два из них похожи на исходных родителей (некроссоверных), два других — с новыми сочетаниями признаков — кроссоверных.

Численность мух пары кроссоверных классов составила 17% от общего количества потомков, полученных от анализирующего скрещивания. Это и является **процентом кроссинговера** между генами v и bg , или **относительным расстоянием** между ними.

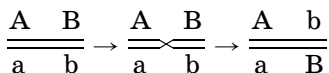
Результаты данного и других примеров указывают на то, что гены, расположенные в одной хромосоме, действительно сцеплены и лишь с определенной частотой разъединяются вследствие кроссинговера. Частота (процент) перекреста между двумя сцепленными генами зависит от расстояния между генами в хромосоме и пропорциональна этому расстоянию: чем ближе расположены

гены в хромосоме, тем теснее сцепление между ними и тем реже они разделяются при перекресте. И наоборот, чем дальше гены друг от друга, тем слабее сцепление между ними, и тем чаще перекрест. В данном примере процент некроссоверных мух (83%) указывает на силу сцепления.

Частота кроссинговера определяется по формуле $\frac{n_1}{n} \cdot 100\%$, где n — общее число потомков, а n_1 — число кроссоверов.

Т. Морган обнаружил явление сцепления генов не только у животных, но и у растений (горох, душистый горошек и др.). Материальной основой сцепления является локализация двух или более числа генов в одной хромосоме. Все гены, локализованные в одной хромосоме, образуют **группу сцепления**. Сцепление может быть полным или частичным. При полном сцеплении во втором поколении гибридов расщепление идет на два фенотипических класса независимо от того, сколько пар признаков анализировалось. Полное сцепление наблюдается у немногих организмов.

В процессе эволюции выработался механизм обмена аллелями между гомологичными хромосомами, полученными от матери и от отца, в результате которого появляется новая комбинация генов. Этот процесс называется **кроссинговером** и происходит, как уже упоминалось, в профазе редукционного деления мейоза. В процессе конъюгации при перекресте хромосом происходит обмен гомологичными участками, а следовательно, и аллелями генов между материнскими и отцовскими хромосомами. В результате единичного кроссинговера появится пара хромосом, в каждой из которых будет новое сочетание генов:



В результате кроссинговера появится два новых сорта гамет, а следовательно, два фенотипических класса с новыми сочетаниями признаков, отличных от исходных родительских. Такие гаметы и классы называют

кроссоверными, а гаметы и классы с сочетаниями генов и признаков как у исходных родителей — **некроссоверными**.

В случае полного сцепления генов образуется только два сорта гамет у гибридов F_1 и два фенотипических класса при расщеплении в F_2 :

$$\frac{\overline{A \quad B}}{a \quad b} \rightarrow AB \text{ и } ab$$

При частичном сцеплении генов появится 4 сорта гамет и 4 фенотипических класса:

$$\frac{\overline{A \quad B}}{a \quad b} \rightarrow AB \text{ и } ab \text{ — некроссоверные гаметы}$$

и

$$\frac{\overline{A \quad B}}{a \quad b} \rightarrow Ab \text{ и } aB \text{ — кроссоверные гаметы.}$$

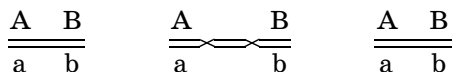
Следовательно, при частичном сцеплении образуется столько же сортов гамет и фенотипических классов, как и в случае наследования по Г. Менделю. Однако их соотношение будет здесь иное: кроссоверных гамет, сколько бы их сортов не было, всегда образуется меньше 50%. Это значит, что кроссоверные классы менее многочисленны, чем одна пара некроссоверных гамет. В парах кроссоверных классов численность одинаковая. Процент кроссоверных гамет — определенный для каждого отдельного сочетания генов, и, как установил и доказал Т. Морган, будет зависеть от расстояния между анализируемыми генами.

Соотношение сортов гамет, как уже упоминалось, можно установить с помощью анализирующего скрещивания. Морган предложил определять относительное расстояние между генами по проценту происшедшего кроссинговера, т. е. по проценту появившихся кроссоверных особей при анализирующем скрещивании.

В дальнейшем на многих видах организмов было показано, что действительно процент кроссоверных особей является отображением расстояния между генами. Достаточно точно относительное расстояние между генами в дигибридных скрещиваниях можно определить, когда оно невелико (не более 5—10%). Если расстояние между

генами велико, то на этом участке возможен кроссинговер в двух точках.

При двойном кроссинговере гомологичные хромосомы обмениваются средним участком, расположенным между генами, и этот обмен не будет заметен:



В результате двойного кроссинговера между генами кроссоверных особей появится в потомстве меньше, а вычисленное относительное расстояние окажется заниженным. Поэтому, если окажется, что относительное расстояние между генами велико, то следует ввести в скрещивание еще один ген, который расположен между анализируемыми, тогда средний участок окажется маркированным и двойной кроссинговер станет заметным. Другими словами, нужно провести тригибридное скрещивание. При тригибридном скрещивании появится 8 сортов гамет, если, конечно, у данного организма идет кроссинговер. Среди них появится:

- два сорта некроссоверных гамет,
- две пары одинарных кроссоверных гамет,
- два сорта двойных кроссоверных гамет (см. схему).

$\frac{A \ B \ C}{a \ b \ c}$			
—	<p>Кроссинговер между генами А и В</p> $\frac{A \ B \ C}{a \ bc} \rightarrow$ $\rightarrow \frac{a \ B \ C}{A \ B \ C}$	<p>Кроссинговер между генами В и С</p> $\frac{A \ B \ C}{ab \ c} \rightarrow$ $\rightarrow \frac{A \ B \ C}{a \ b \ c}$	<p>Двойной кроссинговер</p> $\frac{A \ B \ C}{a \ b \ c} \rightarrow$ $\rightarrow \frac{a \ B \ c}{A \ b \ C}$
ABC, abc — некроссоверные гаметы	Одинарные кроссоверные гаметы: AbC, Abc	Одинарные кроссоверные гаметы: ABC, abc	Двойные некроссоверные гаметы: aBc, AbC

При анализирующем скрещивании указанные обменны аллелями проявляются в виде обменов альтернативными признаками. Нужно обратить внимание, что при двойном кроссинговере гомологичные хромосомы обмениваются аллелями гена, находящегося между двумя другими.

Следовательно, по результатам тригибридного скрещивания можно определить не только относительное расстояние между соседними генами, но и порядок расположения генов. Порядок расположения трех генов можно выявить и по результатам трех дигибридных скрещиваний между формами, содержащими по одному из трех рецессивных признаков. Детально и более подробно определение расстояния между тремя генами рассмотрим при решении задач.

Следует отметить, что трактовка кроссинговера в данном материале несколько упрощена. Фактически же при конъюгации гомологичных хромосом, каждая из которых состоит из двух хроматид, в одной точке кроссинговер идет только между двумя хроматидами, а две другие остаются без обмена. Поэтому в результате двух делений мейоза появляются две клетки (гаметы) кроссоверные и две — некроссоверные. Двойной кроссинговер не обязательно идет между двумя хроматидами, часто бывают обмены между тремя хроматидами, также в обмен могут быть вовлечены все 4 хроматиды (табл. 9 на с. 128).

Таким образом, **закон Моргана**, или **закон сцепленного наследования генов** звучит так: гены, расположенные в одной хромосоме, наследуются преимущественно вместе (сцеплено), образуя группу сцепления.

Число групп сцепления равно числу пар хромосом, т. е. гаплоидному числу хромосом. У человека 23 пары хромосом и 23 группы сцепления, у гороха 7 пар хромосом и 7 групп сцепления и т. д.

Изучения сцепленного наследования генов и кроссинговера позволяют сформулировать **основные положения хромосомной теории наследственности**, разработанные Т. Морганом, К. Бриджесом и А. Стертевантом в 1910 г.:

1. Гены находятся в хромосоме. Каждая пара хромосом представляет собой группу сцепления генов. Число групп сцепления у каждого вида организмов равно числу пар гомологичных хромосом.

Таблица 9

ВОЗМОЖНЫЕ ВАРИАНТЫ ОБМЕНА МЕЖДУ ХРОМАТИДАМИ ПАРЫ КОНЪЮГИРУЮЩИХ ГОМОЛОГИЧНЫХ ХРОМОСОМ (для удобства операции показаны акроцентрические хромосомы)

	Пара конъюгирующих хромосом	Кроссинговер	Гомологичные хромосомы после кроссинговера	Хроматиды в 4 гаметах
I. Одиночный кроссинговер				
II. Двойной кроссинговер				
III. Обмены между тремя хроматидами				
IV. Обмены между всеми хроматидами				

2. Каждый ген в хромосоме занимает определенное место, называемое локусом. Гены в хромосоме расположены линейно.

3. Между гомологичными хромосомами может происходить перекрест (кроссинговер), приводящий к обмену аллельными генами и появлению новых рекомбинативных сочетаний признаков.

4. Частота кроссинговера прямо пропорциональна расстоянию между генами в хромосоме. Чем дальше друг от друга находятся гены, тем чаще между ними происходит кроссинговер.

5. Изучая частоту кроссинговера между аллельными генами, можно выяснить порядок расположения генов в хромосоме и расстояние между ними, т. е. составить генетическую карту хромосомы.

Генетическая карта хромосомы — это схема относительного расположения генов, входящих в состав одной хромосомы и принадлежащих к одной группе сцепления. Расстояние между локусами генов с частотой кроссинговера в 1% выражается условной единицей — **морганидой**.

Генетические карты составлены для хорошо изученных в генетическом отношении организмов (дрозофила, кукуруза, томаты, нейроспора и др.). На генетической карте указывается номер группы сцепления (хромосомы), схематическое изображение хромосомы в виде отрезка линии, на которой указывается местоположения центромеры, генов и их название (полное или краткое), а также расстояние генов от одного из концов хромосомы, принятого за нулевую точку (рис. 18). Нумерация групп сцепления производится по мере их открытия.

Определение групп сцепления и составление генетических карт осуществляется гибридологическим методом, т. е. путем изучения результатов скрещиваний, а исследование хромосом и составление цитологических карт — цитологическим методом, т. е. путем анализа препаратов под микроскопом. Сравнение генетических карт, полученных при изучении кроссинговера между генами, и

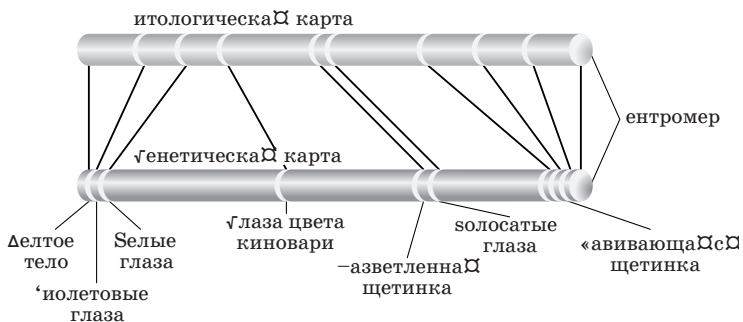


Рис. 18. Схема изображения X-хромосомы дрозофилы

цитологических карт, представляющих хромосому как физическое тело, показывает достаточно удовлетворительное соотношение (см. рис. 18). Порядок генов идентичен. Гены, удаленные друг от друга на генетической карте, действительно располагаются в хромосоме на значительном расстоянии. Близко расположенные на генетической карте гены соседствуют и на цитологической. В то же время заметно отсутствие полной пропорциональности: вблизи центромеры на генетической карте гены расположены существенно плотнее. Это связано с пониженной частотой кроссинговера в районе центромеры. Таким образом, генетические карты точно указывают на реальный порядок генов и дают приближенное отображение физических расстояний между генами в хромосоме.

Построение детальных генетических карт демонстрирует высокую степень биологической изученности объекта и представляет большой интерес для фундаментальной науки. Возможно применение генетических карт на практике: в медицине — для диагностики ряда тяжелых наследственных заболеваний, в селекции — растений и животных — для получения устойчивых к заболеваниям, высокоурожайных, продуктивных и т. п. сортов растений и пород животных, в микробиологии — для создания штаммов микроорганизмов, способных синтезировать

необходимые для фармакологии и сельского хозяйства белки, гормоны и другие сложные органические вещества. В будущем построение генетических карт существенно увеличится.

Примеры решения задач

150. При скрещивании пятнистых нормальношерстных кроликов со сплошь окрашенными ангорскими крольчихами гибриды были пятнистые нормальношерстные. В потомстве от анализирующего скрещивания получено:

52 — пятнистых ангорских;

288 — сплошь окрашенных ангорских;

46 — сплошь окрашенных нормальношерстных;

314 — пятнистых нормальношерстных.

Объясните результаты.

Решение. Очевидно, что шерсть нормальной длины доминирует над ангорской, а пятнистая окраска — над сплошной. Гены окраски и длины шерсти сцеплены, так как при расщеплении в анализирующем скрещивании наблюдается неравномерное соотношение фенотипических классов (в отличие от менделевского 9 : 3 : 3 : 1 для F₂ в дигибридном скрещивании).

Кроссоверные классы легко определить по меньшей численности или сравнивая классы с исходными родителями. Ясно, что здесь кроссоверные кролики 52 пятнистых ангорских и 46 сплошь окрашенных нормальношерстных. Для определения относительного расстояния между генами окраски и длины шерсти нужно вычислить процент кроссоверных кроликов от всего потомства:

$$C = \frac{52 + 46}{52 + 288 + 46 + 314} \cdot 100\% = 14\%$$

(C — от англ. *crossingover*).

151. Между рецессивными генами гемофилии и дальтонизма расстояние равно 9,8 морганиды. Оба гена лежат в X-хромосоме. Девушка, отец которой страдает гемофи-

лией и дальтонизмом, а мать здорова и происходит из благополучной по этим аномалиям семьи, выходит замуж за здорового мужчину. Определите вероятности фенотипов детей в той семье.

Решение. Девушка является носителем (гетерозиготой) двух рецессивных аномальных генов. При этом в X-хромосоме, полученной от отца, будут находиться оба этих гена, а в другой X-хромосоме доминантные аллели, определяющие нормальную свертываемость крови и зрение. У здорового мужчины в X-хромосоме доминантные гены, а в Y-хромосоме их нет. У девушки образуется 2 сорта некроссоверных яйцеклеток с вероятностями $(100 - 9,8)/2 = 45,1$ — по 45,1%, а также два сорта кроссоверных яйцеклеток с вероятностями $9,8/2 = 4,9$ — по 4,9%.

Поскольку у мужчины в X-хромосоме оба доминантных гена, а ее получают дочери, все дочери будут здоровы. Сыновья же будут получать от отца Y-хромосому, в которой нет аллелей аномальных генов. Поэтому для сыновей этот брак будет анализирующим скрещиванием и вероятность фенотипов сыновей будет такая же, что и вероятность сортов яйцеклеток, образующихся у матери — 45,1% здоровых : 45,1% гемофиликов-дальтоников : 4,9% гемофиликов : 4,9% дальтоников.

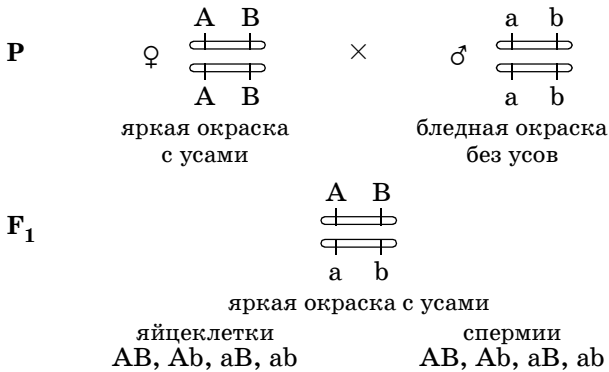
В задаче требуется найти вероятность фенотипов детей без различия пола, поэтому нужно продолжать вычисления. Вероятность рождения девочки будет примерно $1/2$, или 50%, все они будут здоровы. Вероятность рождения мальчика тоже $1/2$, или 50%.

Вычислим вероятность появления мальчиков с различными генотипами. Для этого вычисленное выше соотношение среди мальчиков нужно умножить на $1/2$, получаем 22,5% здоровых : 22,55% гемофиликов-дальтоников : 2,45% гемофиликов : 2,45% дальтоников. Если к числу здоровых мальчиков прибавить число здоровых девочек, то окончательная вероятность фенотипов детей в этой семье будет такой:

72,5% — здоровых, 22,5% — гемофиликов-дальтоников, 2,45% — гемофиликов, 2,45% — дальтоников.

152. При скрещивании душистого горошка с усами и яркой окраской цветков с растениями, имеющими бледную окраску цветков и без усов, в F_1 все растения были с яркими цветками и усами. В F_2 от этого скрещивания было получено 424 растения с яркими цветками и усами, 102 — с яркими цветками и без усов, 99 — с бледными цветками и усами и 89 — с бледными цветками и без усов. При скрещивании яркоцветковых растений без усов с растениями, имеющими бледные цветки и усы, гибриды первого поколения были такими же, как и в первом скрещивании, а в F_2 было получено 797 растений с яркими цветками и усами, 298 — бледноцветковых с усами, 300 — яркоцветковых без усов и 37 — бледноцветковых без усов. Как наследуются эти признаки? Докажите.

Решение. В этой задаче приведен пример дигибридного скрещивания, однако расщепление в F_2 явно не соответствует соотношению 9 : 3 : 3 : 1. Кроме того, соотношения в обоих скрещиваниях получены разные, что не может быть в случае наследования по Г. Менделю. Это указывает на сцепление генов между собой. Обозначим ген яркой окраски цветков буквой А, бледной — а, наличия усов — В, отсутствия усов — в. Составим схему первого скрещивания:



Если посмотреть на половые клетки и сравнить их с фенотипическими классами растений, полученными в F_2

при расщеплении, то нетрудно убедиться, что класс растений с двумя рецессивными признаками (бледные безусые) мог произойти только от сочетания яйцеклеток аб со спермиями аб. Если кроссинговер идет с одинаковой частотой при образовании яйцеклеток и спермиев, то их образуется примерно поровну, т. е. одинаковое количество кроссоверных яйцеклеток и спермиев, также поровну некроссоверных яйцеклеток и спермиев. Здесь гаметы аб — некроссоверные. Если обозначим частоту яйцеклеток аб буквой n , то частота спермиев аб — тоже n . Отсюда, $nab \times nab = n^2 abab$. Это значит, что частота класса «бледноцветковых безусов» будет равна n^2 . Следовательно, частота гамет аб равна $n = \sqrt{n^2}$. Найдем частоту (q) класса «89 бледноцветковых без усов» в первом скрещивании:

$$q^2 = \frac{89}{424 + 102 + 99 + 89} = \frac{89}{714} = 0,1246.$$

Следовательно, частота гамет аб равна $q = \sqrt{0,1246} = 0,353$, или $35,3\%$, второго сорта некроссоверных гамет тоже — $35,3\%$. Всего некроссоверных гамет у гибридов F_1 образуется, таким образом, $70,6\%$, а кроссоверных $100\% - 70,6\% = 29,4\%$. Приблизительное расстояние между генами А и В равно $C = 29,4\%$. Во втором скрещивании проводятся аналогичные расчеты, учитывая, что класс «37 бледноцветковых безусых» — кроссоверный. Его доля в потомстве гибридов F_2 составляет

$$\frac{37}{797 + 298 + 300 + 37} = 0,0258.$$

Следовательно, кроссоверных гамет аб у гибридов образуется $q = \sqrt{0,0258} = 0,160$, или $16,0\%$. Столько же образуется гамет АВ. Расстояние между генами А и В, вычисленное по второму скрещиванию, соответствует $C = 16,0\% \cdot 2 = 32,0\%$. Частоты кроссинговера в первом ($29,4\%$) и во втором ($32,0\%$) скрещивании близки, но не совпадают, так как в F_2 получено не очень многочислен-

ное потомство, и поэтому случайные колебания численности отдельных фенотипических классов приводят к колебаниям вычисленного процента кроссинговера. Оценку достоверности соответствия практически полученного расщепления теоретически ожидаемому можно провести аналогично тому, как это приведено для первого скрещивания.

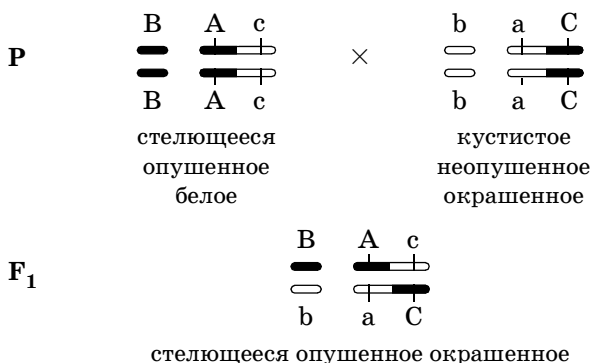
153. У гороха при скрещивании стелющегося опушенного растения, имеющего белые цветки, с кустистым неопушенным растением, обладающим окрашенными цветками, гибриды оказываются стелющимися опушенными с окрашенными цветками. В анализирующем скрещивании получено 61 стелющееся опушенное окрашенное, 190 стелющихся опушенных белых, 56 стелющихся неопушенных окрашенных, 188 стелющихся неопушенных белых, 59 кустистых опушенных белых, 195 кустистых опушенных окрашенных, 62 кустистых неопушенных белых, 193 кустистых неопушенных окрашенных растений. Объясните результаты.

Решение. Соотношение необычное — две четверки классов, в каждой из которых отношение примерно $1 : 1 : 1 : 1$. В таком случае нужно посмотреть, как идет расщепление по сочетанию двух пар признаков. Например, по первым двум — 251 стелющееся опушенное : 244 стелющихся неопушенных : 254 кустистых опушенных : 255 кустистых неопушенных; по первой и третьей паре признаков — 117 стелющихся окрашенных : 378 стелющихся белых : 121 кустистых белых : 388 кустистых окрашенных; по второй и третьей паре признаков — 256 опушенных окрашенных : 249 опушенных белых : 249 неопушенных окрашенных : 250 неопушенных белых. В первом и третьем случаях расщепление произошло в соотношении $1 : 1 : 1 : 1$, т. е. по Г. Менделю, а во втором соотношение неравное. Характер стебля и окраска цветка показывают сцепление, а опушенность наследуется независимо от двух других признаков. Это значит, что ген опушенности находится в одной паре хромосом, а гены характера стебля и окраски цветка —

в другой паре. Расстояние между генами характера стебля и окраски цветка легко определить на основании полученных результатов:

$$C = \frac{117}{117 + 378 + 121 + 388} \cdot 100\% = 23,7\% .$$

Следовательно, если обозначить признаки по порядку буквами А, В, С, то схема скрещивания будет выглядеть следующим образом:



154. Скрещиваются две белоглазые линии дрозофилы неизвестного происхождения в обоих направлениях: одна из них обозначена как белоглазая 1, а вторая — белоглазая 2. Дайте возможно более полное объяснение результатам реципрокных скрещиваний:

P	♀ белоглазая 1 × × ♂ белоглазая 2	P	♀ белоглазая 2 × × ♂ белоглазая 1
F₁	♀ красноглазые : : ♂ белоглазые	F₁	♀ и ♂ красноглазые
F₂	709 красноглазые : : 121 коричневоглазые	F₂	686 красноглазые : : 116 коричневоглазые
	116 ярко-красноглазые : : 1235 белоглазая		99 ярко-красноглазые : : 529 белоглазые

Решение. Задача усложнена тем, что анализ нужно провести по результатам расщепления в F_2 и без учета по каждому полу отдельно. Однако информации в этих скрещиваниях достаточно, чтобы довольно подробно объяснить результаты. Результаты реципрокных скрещиваний позволяют сделать несколько выводов:

1. Белая окраска глаз у обеих линий дрозофилы носит рецессивный характер, так как во втором скрещивании у гибридов F_1 не было белоглазых мух.

2. Природа белоглазости у этих линий дрозофилы различна, так как в реципрокных скрещиваниях получены разные результаты.

3. У белоглазой 1 признак, по-видимому, определяется рецессивным, сцепленным с полом геном, так как наследование идет по типу «крест-накрест». Правда, наследование от отцов к дочерям прослеживается не явно, так как вторая линия тоже белоглазая. Но природа белоглазости у второй линии иная, и можно допустить, что у белоглазой 2 имеется нормальный (доминантный) аллель гена белоглазой 1. Следовательно, сцепленный с полом рецессивный признак именно у белоглазой 1, так как наследование «крест-накрест» наблюдается в том случае, когда гомогаметный пол (здесь женский) имеет в X-хромосомах рецессивный ген.

4. У белоглазой 2 признак, по-видимому, определяется взаимодействием рецессивных генов, так как в потомстве появились новые окраски глаз (красная, особенно коричневая и ярко-красная). У белоглазой 2 признак не сцеплен с полом, так как наследования «крест-накрест» не наблюдается, когда берутся в скрещивание самки белоглазой 2. Следовательно, взаимодействующие гены — аутосомные. Возможно, этих генов было два, так как расщепление идет на четыре фенотипических класса, что характерно для дигибридного скрещивания.

На основании таких допущений можно предположить, что это скрещивание — тригибридное: один ген расположен в X-хромосоме (сцеплен с полом), а два других — аутосомные. Если их обозначить произвольно, соответственно А, В, С, то генотипы исходных линий пред-

варительно можно записать так: самки белоглазой 1 — $X^a X^a BVCC$, самцы — $X^a YBVCC$, самки белоглазой 2 — $X^A X^A bbcc$, самцы — $X^A Ybbcc$. Теперь необходимо обосновать выдвинутые гипотезы. Начнем анализ с первого скрещивания, так как при наследовании «крест-на-крест» легче разобраться в его закономерностях. Напишем предварительную схему скрещивания:

P	$X^a X^a BVCC$ белоглазая 1	×	$X^a Ybbcc$ белоглазая 2
Гаметы	$X^a BC$		$X^A bc, Ybc$
F₁	$X^A X^a BbCc$ красноглазые	:	$X^a YBbCc$ белоглазые

Поскольку мы не знаем, сцеплены или нет гены В и С между собой, то запишем сорта яйцеклеток и сперматозоидов у гибридов F₁ в общей форме, вычленив пока что ген А, находящийся в X-хромосомах:

яйцеклетки	сперматозоиды
$1/2 X^A (BC, Bc, bC, bc),$	$1/2 X^a (BC, Bc, bC, bc),$
$1/2 X^a (BC, Bc, bC, bc).$	$1/2 Y (BC, Bc, bC, bc).$

Проанализируем возможные сочетания гамет по гену a_x , записав в скобках более коротко гены В и С, имея в виду, что они присутствуют:

$$1/4 X^A X^a (B, C), 1/4 X^A Y (B, C), 1/4 X^a X^a (B, C), 1/4 X^a Y (B, C).$$

Теперь отметим, что возможные сочетания генотипов $1/4 X^a X^a (B, C)$ и $1/4 X^a Y (B, C)$ содержат ген X^a в гомозиготном или гемизиготном состояниях и, следовательно, он должен проявиться. Это значит, что сорт яйцеклеток $1/2 X^a (BC)$ со всеми сперматозоидами дает белоглазых мух.

Следовательно, теоретически половина мух гибридов F₂ должны быть белоглазыми в результате оплодотворения этого сорта яйцеклеток.

Вычислим, сколько примерно мух должно быть в результате этих сочетаний:

$$\frac{709 + 121 + 116 + 1235}{2} = 1090.$$

Удалим этих белоглазых мух от всех белоглазых: $1235 - 1090 = 145$. Посмотрим, как будет выглядеть остаток от расщепления в F_2 в первом скрещивании:

709 красноглазые : 121 коричневые :
: 116 ярко-красноглазые : 145 белоглазые.

Отметим, что два первых сочетания гамет $1/4 X^A X^a (BC)$ и $1/4 X^A Y (BC)$ содержат доминантный ген X^A — нормальной окраски глаз. Поэтому этот остаток от расщепления в F_2 — результат расщепления только по двум другим генам В и С. Если бы наследование шло по Г. Менделю, расщепление должно быть в отношении 9 : 3 : 3 : 1. Здесь этого не происходит. Поэтому следует предположить, что отклонение от менделевского расщепления наблюдается в силу того, что гены сцеплены. Если это так, то мы можем расписать гаметы гибридов F_1 от первого скрещивания в окончательном виде, учитывая, что у самцов дрозофилы кроссинговер не идет:

яйцеклетки	сперматозоиды
$1/2 (X^A BC, X^A bc, X^A Bc, X^A bC),$	$1/4 X^A BC, 1/4 X^a bc,$
$1/2 (X^a BC, X^a bc, X^a Bc, X^a bC).$	$1/4 Y BC, 1/4 Y bc.$

Вторую половину яйцеклеток мы рассмотрели, теперь будем анализировать первую половину, где ген X^A уже не будет влиять на результаты расщепления по генам В и С. Заметим, что у двух сортов сперматозоидов $1/4 X^a BC$ и $1/4 Y BC$ имеются оба доминантных гена В и С. Следовательно, эта половина сперматозоидов с первой половиной яйцеклеток даст красноглазых мух. Поэтому среди красноглазых имеются мухи, появившиеся в результате оплодотворения $1/2$ яйцеклеток ($X^A BC, X^A bc,$

$X^A b c$, $X^A b C$) с половиной сперматозоидов ($X^a BC$, Ybc), т. е. они должны составлять $1/2 \cdot 1/2 = 1/4$ часть всего потомства мух гибридов F_2 : $2181 \cdot 1/4 = 545$. Удалим этих 545 теоретически красноглазых мух от всех красноглазых, полученных в F_2 : $709 - 545 = 164$. Теперь запишем окончательный остаток от расщепления в F_2 первого скрещивания:

164 красноглазые : 121 коричневые :
: 116 ярко-красноглазые : 145 белоглазые.

Получившийся остаток расщепления характерен для наследования частично сцепленных генов, а соотношение — для анализирующего скрещивания, когда фенотипические классы попарно (кроссоверные и некроссоверные) теоретически должны появляться примерно с одинаковыми численностями. Действительно, сперматозоиды $X^a bc$ и Ybc содержат оба рецессивных гена b и c . Следовательно, теперь можно найти расстояние между генами b и c :

$$C_{bc} = \frac{121 + 116}{164 + 121 + 145 + 116} \cdot 100\% = \frac{237}{546} \cdot 100\% = 43,4\%.$$

Итак, у белоглазой 1 признак определяется предположительно находящимся в X-хромосомах рецессивным геном, способным самостоятельно в гомо- или гемизиготном состоянии блокировать синтез всех пигментов глаза. У второй линии белоглазие определяется взаимодействием двух сцепленных аутосомных рецессивных генов ($bcsc$). В то же время каждый из этих аутосомных рецессивных генов в гомозиготном состоянии частично блокирует синтез пигментов (например, $bCbC$ — коричневые глаза, $BcBc$ — ярко-красные глаза). При взаимодействии доминантных аллелей BC синтезируются все пигменты глаза (красные глаза). Окончательные генотипы исходных линий дрозофилы с учетом сцепления генов BC :

белоглазая 1 — самки $X^a X^a BCBC$, самцы $X^a YBCBC$;

белоглазая 2 — самки $X^A X^A bcbc$, самцы $X^A Ybcbc$.

С учетом полученных результатов анализа первого скрещивания схема второго скрещивания будет выглядеть так:

P	$X^A X^A bc bc$	×	$X^a Y BC BC$
	белоглазая 2		белоглазая 1
Гаметы	$X^A bc$		$X^a BC \quad Y BC$
F₁	$X^a X^a BC bc$:	$X^A Y BC bc$
	красноглазые	:	красноглазые
яйцеклетки			сперматозоиды
$1/2 X^A (0,283 BC, 0,283 bc, 0,217 Bc, 0,217 bC),$			$1/4 X^A BC,$
$1/2 X^a (0,283 BC, 0,283 bc, 0,217 Bc, 0,217 bC).$			$1/4 X^a bc,$
			$1/4 Y BC,$
			$1/4 Y bc.$

Гаметы расписаны с учетом вычисленного расстояния между генами В и С (для яйцеклеток в обобщенной форме выделен ген X^A), а также с учетом отсутствия кроссинговера у самцов дрозофилы. Проценты кроссоверных и некрссоверных гамет переведены в доли единицы для удобства расчетов. Определить возможные сочетания 8 сортов яйцеклеток с 4 сортами сперматозоидов можно с использованием решетки Пеннета, однако это трудоемко. Поэтому расчет можно произвести тем же путем, как при анализе первого скрещивания. Сочетания половины яйцеклеток, содержащих ген X^a , с половиной сперматозоидов $Y BC$ и $Y bc$ дадут $1/2 \cdot 1/2 = 1/4$ белоглазых самцов, независимо от сочетания двух других генов $X^a Y(-)$.

Яйцеклетки с геном X^A при сочетании со сперматозоидами, содержащими оба гена В и С, должны дать $1/2 \cdot 1/2 = 1/4$ красноглазых мух.

Яйцеклетки с геном X^a , со сперматозоидами $X^A BC$ теоретически должны дать $1/2 \cdot 1/4 = 1/8$ красноглазых самок.

Наконец, сорт сперматозоидов $\frac{1}{4} X^A bc$ со всеми сортами яйцеклеток и сорт сперматозоидов Ybc с яйцеклетками, имеющими ген X^A , должны теоретически дать результаты по генам $b-c$ как при анализирующих скрещиваниях. Эти две группы сочетаний составят $\frac{3}{8}$ от всех возможных $[\frac{1}{4} X^A bc \times 1 + \frac{1}{4} Ybc \times \frac{1}{2} X^A (-)] = \frac{3}{8} X^A -$, т. е. $\frac{3}{8}$ сочетаний должны дать зиготы, содержащие хотя бы один ген X^A . В этом случае результат будет зависеть только от расщепления по двум другим генам B и C :

$$\frac{3}{8} (0,283BC : 0,283bc; 0,217Bc; 0,217bC) \times bc,$$

если отвлечься от гена X^A .

Вычислим теоретическое соотношение фенотипических классов из этих $\frac{3}{8}$ возможных сочетаний гамет:

$$\begin{aligned} &0,106X^A-B-C : 0,106X^A-bbcc : \\ &: 0,081X^A-B-cc : 0,081X^A-bbC-, \end{aligned}$$

т. е.

$$\begin{aligned} &0,106 \text{ красноглазых} : 0,106 \text{ белоглазых} : \\ &: 0,081 \text{ с коричневыми глазами} : \\ &: 0,081 \text{ с ярко-красными глазами.} \end{aligned}$$

Теперь нужно суммировать по классам все вычисленные вероятности: красноглазых — $(\frac{3}{8} + 0,106) = 0,481$, с коричневыми глазами — $0,081$, с ярко-красными — $0,081$, белоглазых — $(\frac{1}{4} + 0,106) = 0,356$. Переведем эти вероятности в теоретические численности фенотипических классов, исходя из полученного в F_2 количества мух 1430: красноглазых — $(1430 \cdot 0,481) = 689$, коричневоглазых — $(1430 \cdot 0,081) = 116$, ярко-красноглазых — $(1430 \cdot 0,081) = 116$, белоглазых — $(1430 \cdot 0,336) = 509$.

155. У кукурузы есть следующие признаки: золотистая окраска всходов (v), зеленая окраска всходов (v^+); наличие лигул (lg), отсутствие лигул (lg^+); нормальная окраска листьев (b), усиленная окраска (b^+). По приведенному расщеплению в анализирующем скрещивании со-

ставьте карту хромосомы, определите генотипы исходных родителей:

$$b^+vlg - 305, b^+vlg^+ - 112, b^+v^+lg - 74, bv^+lg - 128, \\ bv^+lg^+ - 275, b^+v^+lg^+ - 22, bvlg - 18, bvlg^+ - 66.$$

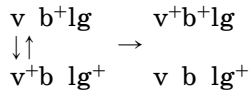
Решение. В этой задаче (как и всегда) строчные буквы указывают на рецессивный характер признаков, следовательно, значком (+) обозначены доминантные признаки. Чтобы составить карту хромосомы, нужно определить порядок расположения генов и расстояние между генами, а затем расположить их на отрезке прямой, выбрав необходимый масштаб для расстояний между генами. Порядок расположения генов можно определить, сравнивая пару двойных кроссоверных классов (наименьшая численность) с некроссоверными классами (пара классов с наибольшей численностью). Практически это осуществляется поочередными перестановками аллелей генов между некроссоверными классами, пока после очередной перестановки они не станут похожими на двойные кроссоверные классы. Поменяем местами аллели гена b:

$$\begin{array}{cccccc} \text{некроссо-} & b^+v & lg & & b & v & lg & & \text{двойные} & & b & v & lg \\ \text{верные} & \downarrow \uparrow & & \rightarrow & & & & & \text{кроссоверные} & & & & \\ \text{классы} & b & v^+lg^+ & & b^+v^+lg^+ & & & & \text{классы} & & b^+v^+lg^+ & & \end{array}$$

После перестановки аллелей гена b между некроссоверными классами образовалось два класса, похожих на двойные кроссоверы. Это значит, что при двойном кроссинговере гомологичные хромосомы обменялись аллелями гена b и, следовательно, он находится между генами v и lg. Таким образом, порядок расположения генов vblg. Генотипы исходных родителей, очевидно, будут такими же, как и сочетание признаков у некроссоверных классов (исходные родители были гомозиготны):

$$P \quad \frac{vb^+lg}{vb^+lg} \times \frac{v^+blg^+}{v^+blg^+}$$

Чтобы определить расстояние между генами v и b , необходимо найти ту пару одинарных кроссоверных классов, которые появились в результате кроссинговера между этими генами. Для этого нужно сравнить пары одинарных кроссоверных классов, имеющих примерно одинаковую численность, с некроссоверными. Практически, зная порядок расположения генов, при кроссинговере между v и b гомологичные хромосомы должны обменяться аллелями гена v :



Это одинарные кроссоверы, появившиеся в результате кроссинговера между генами b и v .

При определении расстояния между данными генами необходимо к численностям таких классов прибавить численности двойных кроссоверных классов, так как при двойном кроссинговере он будет происходить и между генами v и b :

$$C_{vg} = \frac{74 + 66 + 22 + 18}{305 + 112 + 74 + 128 + 275 + 22 + 18 + 66} \cdot 100\% = 18\%.$$

Аналогично можно определить расстояние между генами b и lg :

$$C_{blg} = \frac{112 + 128 + 22 + 18}{1000} \cdot 100\% = 28\%.$$

Карта хромосомы будет выглядеть в виде отрезка прямой с нанесенными на него точками расположения генов:



156. Ген сливовой окраски глаз дрозофилы (pn) был отнесен к первой группе сцепления. Для локализации этого гена взята линия $bisn$: bi — изрезанное крыло (локус 7,0), sn — опаленные щетинки (локус 21,0). Определите локус гена на основании расщепления среди самцов в F_2 :

Признаки			Количество самцов
Глаза	Крылья	Щетинки	
Сливовые	Нормальные	Прямые	401
Сливовые	Нормальные	Опаленные	71
Сливовые	Изрезанные	Опаленные	28
Сливовые	Изрезанные	Прямые	4
Красные	Изрезанные	Прямые	59
Красные	Изрезанные	Опаленные	422
Красные	Нормальные	Опаленные	6
Красные	Нормальные	Прямые	24

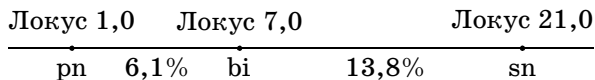
Решение. Первая группа сцепления — это X-хромосома, так как в Y-хромосоме почти нет генов. По сцепленным с полом признакам в F_2 среди самцов дрозофилы идет расщепление как при анализирующем скрещивании. Определим порядок расположения этих трех генов, сравнивая двойных кроссоверных особей (наименьшая численность) с некроссоверными (наибольшая численность). У двойных кроссоверных особей произошел обмен участков гена, отвечающего за форму крыльев, следовательно, ген bi лежит посередине между pn и sn . Найдём расстояние между генами pn и bi :

$$C_{pnbi} = \frac{28 + 24 + 4 + 6}{401 + 71 + 28 + 4 + 59 + 422 + 6 + 24} \cdot 100\% = 6,1\%.$$

Теперь находим расстояние между генами bi и sn :

$$C_{bisn} = \frac{71 + 59 + 4 + 6}{1015} \cdot 100\% = 13,8\%.$$

Очевидно, по порядку расположения генов можно определить, что ген pn находится ближе к нулевому концу хромосомы по отношению к гену bi на расстоянии 6,1%, т. е. в локусе 1,0:



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

Окраска		Растение 1	Растение 2
цветка	растения		
Окрашенный	Зеленая	88	23
	Желтая	12	170
Неокрашенный	Зеленая	8	190
	Желтая	92	17

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

Решение. В двух анализирующих скрещиваниях получены разные результаты, что указывает на различные сочетания доминантных и рецессивных аллелей двух генов в каждой хромосоме данной пары гомологов.

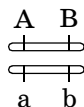

Введем обозначение этих двух генов: А — окрашенный цветок, а — неокрашенный, В — зеленая окраска растения, в — желтая.

У гетерозиготных растений сочетание генов в каждой хромосоме из этой пары гомологичных будет таким же, как сочетание признаков в каждом из пары некроссоверных классов: окрашенный цветок (А), зеленая окраска растения (В) и неокрашенный цветок (а), желтая окраска растения (в). Следовательно, его генотип $\frac{AB}{ab}$.

От растения 2 в анализирующем скрещивании, наоборот, упомянутые классы будут кроссоверными, а некроссоверными — окрашенный желтая и неокрашенный зеленая и, следовательно, его генотип $\frac{AB}{ab}$.

От растения 2 в анализирующем скрещивании, наоборот, упомянутые классы будут кроссоверными, а некроссоверными — окрашенный желтая и неокрашенный зеленая и, следовательно, его генотип $\frac{AB}{ab}$.

В генетике положение доминантных генов в одной, а их рецессивных аллелей в гомологичной хромосоме

называют **фазой притяжения** , а расположение генов — **фазой отталкивания**. 

Поскольку у обоих растений анализируется наследование одних и тех же генов, величина кроссинговера в этих скрещиваниях одинакова:

$$C_{AB} = \frac{12 + 8}{88 + 12 + 8 + 92} \cdot 100\% = 10\%;$$

$$C_{ab} = \frac{23 + 17}{23 + 170 + 190 + 17} \cdot 100\% = 10\%.$$

Для определения соотношения фенотипических классов в потомстве от самоопыления каждого из этих растений и при скрещивании их друг с другом необходимо расписать пропорции сортов гамет, образующихся у каждого гетерозиготного растения, на основе определенного процента кроссинговера (проценты переведены в доли единицы):

растение 1 — 0,45AB; 0,05Ab; 0,05aB; 0,45ab (яйцеклетки и спермии);

растение 2 — 0,05AB; 0,45Ab; 0,45aB; 0,05ab (яйцеклетки и спермии).

На основе пропорции сортов гамет легко найти соотношение фенотипических классов, используя решетку Пеннета или две теоремы теории вероятностей (сложения и умножения). При самоопылении растений пропорции сортов яйцеклеток и спермиев будут одинаковы, у **растения 1** в F_2 появится (на первом месте записаны яйцеклетки):

- Зеленые растения с окрашенным цветком (A-B-) — 70,25% :

$$0,45AB \times (0,45AB + 0,05Ab + 0,05aB + 0,45ab) = 0,45;$$

$$(0,05Ab + 0,05aB + 0,45ab) \times 0,45AB = 0,2475;$$

$$0,05Ab \times 0,05aB = 0,0025;$$

$$0,05aB \times 0,05Ab = 0,0025;$$

$$\text{всего: } 0,7025.$$

- Желтые растения с неокрашенными цветками (aabb) — 20,25%:

$$0,45ab \times 0,45ab = 0,2025.$$

- Зеленые растения с неокрашенным цветком (A-bb) — 4,75%:

$$0,05Ab \times 0,05Ab = 0,0025;$$

$$0,05Ab \times 0,45ab = 0,0225;$$

$$0,45ab \times 0,05Ab = 0,0225;$$

$$\text{всего: } 0,0475.$$

- Желтые растения с окрашенным цветком (aaB-) — 4,75%:

$$0,05aB \times 0,05aB = 0,0025;$$

$$0,05aB \times 0,45ab = 0,0225;$$

$$0,45ab \times 0,05aB = 0,0225;$$

$$\text{всего: } 0,0475.$$

Аналогично рассчитывается потомство от самоопыления **растения 2**:

- Зеленые растения с окрашенным цветком (A-B-) — 50,25%:

$$0,05AB \times (0,05AB + 0,45Ab + 0,45aB + 0,05ab) = 0,05;$$

$$(0,45Ab + 0,45aB + 0,05ab) \times 0,05AB = 0,0475;$$

$$0,45Ab \times 0,45aB = 0,2025;$$

$$0,45aB \times 0,45Ab = 0,2025;$$

$$\text{всего: } 0,5025.$$

- Желтые растения с окрашенным цветком (aaB-) — 24,75%:

$$0,45aB \times 0,45aB = 0,2025;$$

$$0,45aB \times 0,05ab = 0,0225;$$

$$0,05ab \times 0,45aB = 0,0225;$$

$$\text{всего: } 0,2475.$$

- Зеленые растения с неокрашенным цветком (A-bb) — 24,75%:

$$0,45Ab \times 0,45Ab = 0,2025;$$

$$0,45Ab \times 0,05ab = 0,0225;$$

$$0,05ab \times 0,45Ab = 0,0225;$$

всего: 0,2475.

- Желтые растения с неокрашенным цветком (aabb) — 0,25%:

$$0,05ab \times 0,05ab = 0,0025.$$

Аналогично можно найти вероятности фенотипов потомства от скрещивания этих двух гетерозиготных растений между собой (0,45AB; 0,05Ab; 0,05aB; 0,45ab) \times (0,05AB; 0,45Ab; 0,45aB; 0,05ab), применив две теоремы теории вероятностей:

- Зеленые растения с окрашенным цветком (A-B-) — 52,25%:

$$0,45AB \times (0,05AB + 0,45Ab + 0,45aB + 0,05ab) = 0,45;$$

$$(0,05Ab + 0,05aB + 0,45ab) \times 0,05AB = 0,0275;$$

$$0,05Ab \times 0,45aB = 0,0225;$$

$$0,05aB \times 0,45Ab = 0,0225;$$

всего: 0,5225.

- Желтые растения с неокрашенным цветком (aabb) — 2,25%:

$$0,45ab \times 0,05ab = 0,0225.$$

- Зеленые растения с неокрашенным цветком (A-bb) — 22,75%:

$$0,05Ab \times 0,45Ab = 0,0225;$$

$$0,05Ab \times 0,05ab = 0,0025;$$

$$0,45ab \times 0,45Ab = 0,2025;$$

всего: 0,2275.

- Желтые растения с окрашенным цветком (aaB-) — 22,75%:

$$0,05aB \times 0,45aB = 0,0225;$$

$$0,05aB \times 0,05ab = 0,0025;$$

$$0,45ab \times 0,45aB = 0,2025;$$

всего: 0,2275.

Контрольные задачи

158. Скрещены две линии мышей: в одной из них животные имеют извитую шерсть нормальной длины, в другой — длинную прямую. Гибриды F_1 с нормальной

прямой шерстью. В анализирующем скрещивании получено: 54 мышат с нормальной прямой шерстью, 198 — с нормальной извитой, 196 — с длинной прямой и 48 — с длинной извитой. Определите расстояние между генами, отвечающими за эти признаки.

159. У томатов высокий стебель доминирует над карликовым, а шаровидная форма плода над грушевидной. Расстояние между генами, определяющими эти признаки, равно 20%. Скрещено высокое растение с грушевидными плодами с карликовым растением, имеющим шаровидные плоды. Какого потомства и в каком отношении следует ожидать от скрещивания гибридов F_1 с карликовыми грушевидными растениями?

160. При скрещивании кукурузы с гладкими окрашенными семенами с растениями, имеющими морщинистые неокрашенные семена, потомство оказалось с гладкими окрашенными семенами. А от анализирующего скрещивания получено 8304 растения с гладкими окрашенными семенами, 298 — с морщинистыми окрашенными, 304 — с гладкими неокрашенными, 8326 — с морщинистыми неокрашенными. Дайте объяснение полученным результатам. Определите расстояние между генами.

161. Женщина, мать которой дальтоник, а отец — гемофилик, вступает в брак с мужчиной, страдающим обоими заболеваниями. Определите вероятность рождения детей в этой семье одновременно с обеими аномалиями. Расстояние между генами гемофилии и дальтонизма равно 9,8%. Помните о том, что оба признака рецессивные, сцепленные с полом.

162. Гены цветовой и ночной слепоты сцеплены с полом и находятся на расстоянии 48% друг от друга. Определите вероятность рождения детей одновременно с обеими аномалиями в семье, где жена имеет нормальное зрение, но ее мать страдала ночной слепотой, а отец — цветовой слепотой, муж же нормален в отношении обоих признаков.

163. У дрозофилы рецессивный ген *cut* (*ct*), обуславливающий вырезки на крыльях, и рецессивный ген *tan* (*t*), обуславливающий темную окраску тела, сцеплены с полом. Можно ли установить расстояние между этими генами, скрещивая гетерозиготную самку с самцом, доминантным по обоим признакам? Объясните.

164. Скрещивают две линии дрозофилы: *bpr* (черное тело, пурпурные глаза) и b^+pr^+ (серое тело, красные глаза — доминантные признаки). Оба гена из 2-й группы сцепления, кроссинговер между ними составляет 6%. Определите, какое расщепление будет в F_1 от скрещивания линий b^+pr и bpr^+ .

165. У дрозофилы кроссинговер между генами *b* и *vg* составляет 17%. Определите, какое будет F_2 от скрещивания линий $bvg \times b^+vg$ и $bvg^+ \times b^+vg$ (*vg* — зачаточные крылья, vg^+ — нормальные крылья, *b* — черное тело, b^+ — серое тело).

166. Если у женщины родилось 8 сыновей: один гемофилик, страдающий цветовой слепотой, двое — гемофилики, четверо — с цветовой слепотой и один нормальный по обоим признакам, то какой генотип вероятен для нее?

167. Во второй хромосоме у дрозофилы в локусе 54,5 расположен ген зазубренного края крыла, в локусе 48,5 находится ген черного тела, а в локусе 5,5 — ген, определяющий увеличенные размеры фасеток глаз. Все эти гены рецессивные. Определите вероятность фенотипов потомства от скрещивания гибридной самки с самцом со всеми рецессивными признаками, если гибридная самка получена от скрещивания самки дикого типа с самцом со всеми указанными рецессивными признаками.

168. Скрещиваются две породы кроликов: у одной из них животные имеют черную шерсть нормальной длины и белый жир, у другой — коричневую короткую шерсть и желтый жир. У гибридов шерсть черная нормальной длины и желтый жир. В анализирую-

щем скрещивании получилось следующее расщепление:

Длина шерсти	Окраска жира	Окраска шерсти	Количество потомков
Нормальная	Белая	Черная	44
Короткая	Желтая	Черная	19
Нормальная	Желтая	Черная	20
Короткая	Белая	Черная	45
Нормальная	Желтая	Коричневая	44
Нормальная	Белая	Коричневая	18
Короткая	Желтая	Коричневая	43
Короткая	Белая	Коричневая	17

Определите, как наследуются признаки?

169. Определите генотип гетерозиготного родителя, порядок расположения генов, расстояние между генами исходя из следующего расщепления в анализирующем скрещивании:

AbC — 104, abc — 180, aBC — 109, Abc — 221,
 Abc — 5, Abc — 5, abC — 191, ABC — 169.

170. Скрещивали две линии дрозофилы: в одной линии мухи имели редуцированные крылья, красные глаза, нормальные щетинки, а в другой — нормальные крылья, коричневые глаза, без щетинок. В F_1 все мухи с нормальными крыльями, красными глазами и со щетинкам, а в F_2 получилось расщепление:

Признаки			Количество мух
Крылья	Глаза	Щетинки	
Нормальные	Красные	Есть	126
Нормальные	Красные	Нет	42
Нормальные	Коричневые	Нет	20
Нормальные	Коричневые	Есть	61
Редуцированные	Красные	Есть	59
Редуцированные	Красные	Нет	21

Объясните результаты. Не забудьте, что у самцов дрозофилы кроссинговер не идет.

171. У томата ген высокого роста доминирует над геном низкого, а ген гладкого эпидермиса над геном шероховатого. Скрещивание двух растений дает 209 высоких гладких, 10 высоких шероховатых, 6 низких гладких и 197 низких шероховатых. Каковы генотипы родителей и расстояние между генами?

172. Скрещивание коротконогих мышей с короткими ушами и мышей, имеющих лишние пальцы на задних конечностях (полидактилия), дало гибридов дикого типа. В анализирующем скрещивании получены следующие результаты:

Длина		Количество пальцев	Число особей
ног	ушей		
Короткая	Короткая	Нормальное	158
Короткая	Нормальная	Полидактилия	149
Короткая	Нормальная	Нормальное	28
Короткая	Короткая	Полидактилия	21
Нормальная	Короткая	Нормальное	160
Нормальная	Нормальная	Нормальное	26
Нормальная	Нормальная	Полидактилия	156
Нормальная	Короткая	Полидактилия	24

Дайте полное объяснение полученным результатам.

173. Самка дрозофилы с желтым цветом тела, киноварным цветом глаз и обрезанным краем крыльев скрещивается с самцом дикого типа. В F_1 все самки дикого типа, а самцы желтые с киноварным цветом глаз и обрезанным краем крыльев. В F_2 получено: 1780 мух дикого типа, 442 желтых, 296 с киноварными глазами, 53 с обрезанным краем крыльев, 1712 желтых киноварных обрезанных, 471 киноварных обрезанных, 266 желтых обрезанных, 49 желтых киноварных. Постройте генетическую карту.

174. В семье, где оба родителя не имеют аномалий, родилось 8 мальчиков и 3 девочки, из них 3 девочки и 1 мальчик нормальные. Из остальных 7 мальчиков 3 страдают мышечной дистрофией, 3 — цветовой слепотой (дальтонизм) и 1 — обоими заболеваниями. Дайте генетическое обоснование таким данным.

175. На основании результатов анализирующего скрещивания гибридов F_1 кукурузы, имеющих нормальное содержание хлорофилла, матовые листья и нормальную фертильность (способность организмов производить потомство), с рецессивной родительской формой постройте карту хромосомы и определите генотип гибридов:

Фенотипы			Число растений
Проростки	Листья	Фертильность	
Нормальные	Матовые	Нормальная	237
Нормальные	Блестящие	Пониженная	63
Нормальные	Матовые	Пониженная	40
Бесхлорофильные	Матовые	Пониженная	4
Бесхлорофильные	Блестящие	Пониженная	270
Нормальные	Блестящие	Нормальная	7
Бесхлорофильные	Блестящие	Нормальная	49
Бесхлорофильные	Матовые	Нормальная	71

176. У дрозофилы признак крупные и грубые фасетки глаз (ec) рецессивен по отношению к признаку нормальные фасетки (ec^+), отсутствие поперечной жилки (cv) по отношению к ее присутствию (cv^+), вырезки на крыльях (ct) по отношению к нормальным крыльям (ct^+). Определите порядок расположения генов, расстояние между ними и генотип гетерозиготного родителя по результатам анализирующего скрещивания:

$$\begin{aligned}
 &ecvc^+ct - 2125, \quad ecvcct - 3, \quad ec^+cvct - 223, \\
 &ecv^+ct^+ - 217, \quad ec^+cv^+ct - 265, \quad ec^+cv^+ct^+ - 2, \\
 &ec^+cvct^+ - 2207, \quad ecvcct^+ - 273.
 \end{aligned}$$

Вопросы для самоконтроля

1. Какое соответствие наблюдается между числом групп сцепления и числом пар хромосом?
2. Что собой представляет группа сцепления?
3. Как называются гены, находящиеся в одной хромосоме?
4. Какие хромосомы включают в одну группу сцепления?
5. Как вы можете обосновать явление совместной передачи генов из одной группы сцепления?
6. Сколько групп сцепления у мужчин и женщин?
7. Как вы считаете, опровергают ли результаты опытов Т. Моргана третий закон Г. Менделя?
8. Что такое кроссинговер? Какую роль он играет в явлении сцепления генов?
9. Какое отношение имеет частота кроссинговера к расстоянию между генами?
10. Какие процессы могут нарушить сцепление генов?
11. Для чего используется такая единица измерения — морганида?
12. Как следует строить работу при составлении генетической карты?
13. Покажите сходство и отличия генетической и цитологической карт.
14. Какие положения хромосомной теории наследственности помогли обнаружить и подтвердить генетические и цитологические карты?
15. Что дают для практической деятельности человека изучение и составление генетических и цитологических карт?

АНАЛИЗ РОДОСЛОВНЫХ

В тех случаях, когда невозможно применить гибридологический анализ, например при малочисленном потомстве, используются другие методы генетического анализа, в том числе генеалогический, т. е. анализ нескольких поколений родственников. Этот метод применяется обычно у человека и домашних животных, но иногда и у растений. С помощью генеалогического анализа можно решать такие вопросы: какова природа признака (наследственная или ненаследственная), характер наследования признака (доминантный или рецессивный, аутосомный, сцепленный с полом, зависимый от пола и т. д.).

Генеалогический метод включает в себя два этапа:

- составление родословной и ее графическое изображение;
- генетический анализ полученных данных.

Сбор сведений о семье начинается с **пробанда** — индивида, который является предметом интереса врача (исследователя) к данной конкретной родословной. Чаще всего это больной или носитель изучаемого признака. Родословная включает известных родственников как по нисходящей линии (дети, внуки, правнуки и т. д.), так и по восходящей (родители, деды, прадеды и т. д.). Дети одной родительской пары (братья и сестры) называются **сибсами**. Обычно родословная собирается по одному или нескольким признакам. Чем больше поколений прослежено в родословной, тем она полнее и выше шансы на получение достоверных сведений. Сбор генетической информации производится путем опроса, анкетирования,

личного обследования семьи. При составлении родословной ведется краткая запись данных о каждом члене рода с указанием его родства по отношению к пробанду, а также указываются фамилия, имя, отчество, дата рождения и смерти, возраст, национальность, место жительства семьи, профессия, наличие хронических заболеваний в семье, причина смерти умерших и др.

После сбора сведений составляют графическое изображение родословной, используя систему условных обозначений:

○ — женщина;

□ — мужчина;

●, ■ — обладатели признаков (или больные);

○—□ или ○ □ — брак;

○ ↗ или □ ↗ — пробанд;

○₁ ○₂ □₃ □₄ — дети, рожденные от одного брака

(цифры указывают порядок рождения детей);

○ ○ — однояйцевые близнецы, ○ □ — двуяйцевые близнецы;

●, ■ или ⊙, ⊠ — гетерозиготные носители;

▬, ● — мертворожденные;

⊙, ⊠, ⊚, ⊛, ⊜, ⊝, ⊞ — обладатели разных аномалий и их совместное присутствие;

○=□ — близкородственный брак;

⊗ ⊗ — умерли после рождения;

○—□—○ — брак мужчины с двумя женщинами;

○—□ — внебрачная дочь;

◇₅ — общее количество детей (пять) без указания пола или пол неизвестен.

Составляя графическое изображение родословной, соблюдают следующие правила:

- начинают родословную с пробанда (особи, на которую составляется родословная). Братья и сестры располагаются в порядке рождения слева направо, начиная со старшего;

- представители каждого поколения в родословной располагаются строго в один ряд;

- римскими цифрами обозначаются поколения: слева от родословной сверху вниз;

- арабскими цифрами нумеруется потомство одного поколения (весь ряд) слева направо последовательно (под каждым представителем — родственником).

Таким образом, каждый член родословной имеет свой шифр, например II-3, III-6.

Чтобы получить правильные и точные генетические выводы, надо стремиться к получению наиболее полного и объективного первичного материала, который является основой статистического и генетического анализа.

Генеалогический метод относится к наиболее универсальным в медицинской генетике. Этот метод часто называют клинико-генеалогическим, поскольку речь идет об изучении патологических признаков (болезней) в семье с привлечением приемов клинического обследования. Он широко применяется при решении теоретических и практических задач:

- установление наследственного характера заболевания;

- определение типа наследования признака;

- оценка пенетрантности гена;

- расшифровка механизмов взаимодействия генов.

Особое место генеалогический метод занимает в медико-генетическом консультировании, являясь подчас единственным: при уточнении природы заболевания; при постановке диагноза наследственного заболевания; при оценке прогноза заболевания; при расчете риска для потомства и др.

Целью генеалогического анализа является установление генетических закономерностей.

Первая задача при анализе родословной — установление наследственного характера признака. Если в родословной встречается один и тот же признак (или болезнь) несколько раз, можно думать о его наследственной природе.

После того как установлен наследственный характер признака или заболевания, необходимо установить *тип наследования*. Для этого используют принципы генетического анализа и различные статистические методы обработки данных, полученных из родословной.

Менделевским закономерностям наследования подчиняются только моногенные наследственные заболевания, т. е. заболевания, этиологическим фактором которых является мутация одного гена. В зависимости от локализации и свойств гена различают: *аутосомно-доминантный* и *аутосомно-рецессивный* типы наследования, когда ген расположен в одной из 22 пар аутосом (неполовых хромосом), *X-сцепленные доминантный* и *рецессивный* типы наследования, когда ген расположен в X-хромосоме, *Y-сцепленное (голандрическое)* наследование, когда ген расположен в Y-хромосоме.

Точность анализа при этом будет зависеть от числа проанализированных поколений и количества персон в каждом поколении при безусловно хороших знаниях закономерностей, рассмотренных в предыдущих главах. Кратко рассмотрим основные закономерности наследования различных типов, отклоняющихся от нормы признаков.

Наследование аутосомно-доминантного признака.

Если заболевание обусловлено редким аутосомно-доминантным геном, то абсолютное большинство больных в популяции рождаются в браках между пораженным и здоровым супругом. В этом случае один из родителей гетерозиготен по аутосомно-доминантному гену (Aa), а другой гомозиготен по нормальному аллелю (aa). В таком браке возможны следующие варианты генотипов у потомства: Aa, Aa, aa, aa. Таким образом, каждый будущий ребенок независимо от его пола в 50% случаев имеет вероятность получить от больного родителя как ал-

лель А (и, следовательно, быть пораженным), так и нормальный аллель а, и быть здоровым. Отношение числа здоровых детей в потомстве к числу пораженных равно 1 : 1 и не зависит от пола ребенка.

Основными критериями, позволяющими предполагать **аутосомно-доминантный** тип наследования, являются:

- заболевание проявляется в каждом поколении без пропусков («вертикальный» тип);
- каждый ребенок от родителя, больного аутосомно-доминантным заболеванием, имеет 50% -ный риск унаследовать это заболевание;
- непораженные дети больных родителей свободны от мутантного гена и имеют здоровых детей;
- заболевание наследуется лицами мужского и женского пола одинаково часто и со сходной клинической картиной.

На сегодняшний день описано около 3000 аутосомно-доминантных признаков человека. По этому типу у человека наследуются брахидактилия, или короткопалость (укороченные и частично редуцированные фаланги пальцев рук и ног), полидактилия, или многопалость (на руке или ноге от 6 до 9 пальцев), арахнодактилия (сильно удлиненные «паучьи» пальцы), некоторые формы близорукости и другие признаки.

Для **аутосомно-рецессивного наследования** характерны следующие признаки:

- родители больного ребенка, как правило, здоровы и являются гетерозиготными носителями патологического аллеля;
- мальчики и девочки заболевают одинаково часто;
- повторный риск рождения ребенка с аутосомно-рецессивным заболеванием составляет 25%;
- «горизонтальное» распределение больных, т. е. пациенты чаще встречаются в пределах потомства одной родительской пары;
- увеличение частоты больных детей в родственных браках, причем, чем реже аутосомно-рецессивные заболевания, тем чаще больные происходят из кровнородственных браков;
- в браке двух пораженных родителей все дети больны.

По **аутосомно-рецессивному** типу наследуются мягкие прямые волосы, курносый нос, светлые глаза, тонкая кожа и резус-отрицательная первая группа крови. Наиболее частыми и значимыми в клиническом отношении болезнями с аутосомно-рецессивным типом наследования являются: муковисцидоз, фенилкетонурия, многие формы нарушения зрения и слуха и другие.

Рецессивный X-сцепленный тип наследования. X-сцепленное рецессивное заболевание (или признак) всегда проявляется у мужчин, имеющих соответствующий ген, а у женщин — только в случаях гомозиготного состояния (что наблюдается крайне редко).

Основные признаки X-сцепленного рецессивного наследования следующие:

- заболевание встречается в основном у лиц мужского пола;
- признак (заболевание) передается от больного отца через его фенотипически здоровых дочерей половине внуков;
- заболевание никогда не передается от отца к сыну;
- у женщин-носителей иногда выявляются субклинические признаки патологии;
- в браке женщины-носительницы с больным мужчиной 50% дочерей будут больны, 50% дочерей будут носителями, 50% сыновей также будут больны, а 50% сыновей — здоровые (при заболеваниях, не снижающих репродуктивную способность больных мужчин). По такому типу наследуется гемофилия А, дальтонизм и другие.

Доминантный X-сцепленный тип наследования. Заболевания с X-сцепленным доминантным типом наследования встречается в 2 раза чаще у женщин, чем у мужчин. Главная характеристика X-сцепленного доминантного наследования заключается в том, что больные мужчины передают аномальный ген (или заболевание) всем своим дочерям и не передают его сыновьям. Больная женщина передает X-сцепленный доминантный ген половине своих детей независимо от пола.

Основные признаки X-сцепленного доминантного типа наследования следующие:

- болезнь встречается у мужчин и женщин, но у женщин примерно в два раза чаще;
- больной мужчина передает мутантный аллель всем дочерям и не передает сыновьям, поскольку последние получают от отца Y-хромосому;
- больные женщины передают мутантный аллель 50% своих детей независимо от пола;
- женщины в случае болезни страдают менее (они гетерозиготны), чем мужчины.

Y-сцепленное, или голандрическое, наследование. Длительное время полагали, что Y-хромосома содержит только генетически неактивные участки. В настоящее время в Y-хромосоме выявлена локализация около 20 генов, в том числе генов, определяющих развитие семенников, отвечающих за сперматогенез, контролирующих интенсивность роста, определяющих оволосение ушной раковины, средних фаланг кистей и некоторых других. Признак, гены которого локализованы в Y-хромосоме, передается от отца только всем мальчикам.

Наследование частично сцепленного с полом рецессивного признака (аллели гена имеются в X- и Y-хромосомах) отличается от аутосомно-рецессивного тем, что признак, как правило, в родословной проявляется у потомков одного пола, а именно того, который нес этот признак.

Примеры решения задач

177. Проведите анализ родословных человека, приведенных на рис. 19—25.

Решение.

а) В этой родословной (рис. 19), очевидно, аутосомно-доминантное наследование признака, так как с ним наиболее часто появляются потомки разного пола только в семьях, где один из родителей (I-4) имел признак. В семьях, где не было родителей с признаком, дети тоже не появлялись с этим признаком.

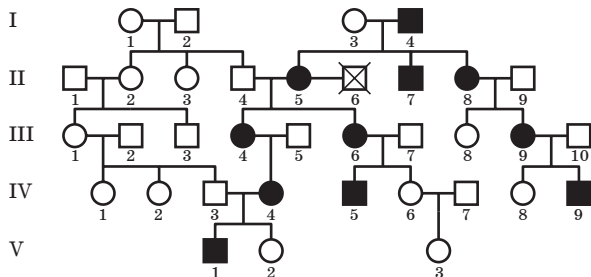


Рис. 19. Родословная к задаче 177, а

б) В этой родословной (рис. 20) рецессивный признак сцеплен с полом, так как в исходной семье, не имеющей признака родителей, появляются с признаком только потомки мужского пола (II–2, II–5, II–7, III–3, IV–1). Следовательно, в одной из X-хромосом матери (I–1) имеется рецессивный ген, определяющий этот признак. Обладательница признака (III–7) появилась только в одной семье, где у отца (II–7) был признак, а мать, по-видимому, в одной X-хромосоме имела рецессивный ген.

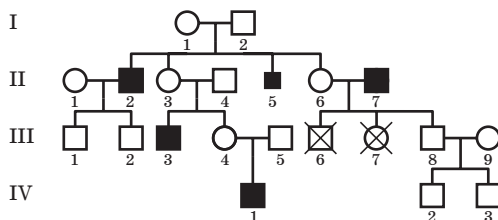


Рис. 20. Родословная к задаче 177, б

в) В этой родословной (рис. 21 на с. 164) с признаком появляются в потомстве только мужчины, так что можно было предположить, что признак — голандрический. Однако в одной семье с признаком появилась женщина (III–6). В этой семье отец (II–8) имел признак, а мать (II–7), по-видимому, была гетерозиготна, тогда в потомстве возможно появление гомозиготной дочери. Признак у женщин проявляется только в гомозиготном, а у мужчин в гомо- и гетерозиготном состояниях, что характерно

для зависимого от пола признака, т. е. у мужчин он доминирует, у женщин — рецессивен.

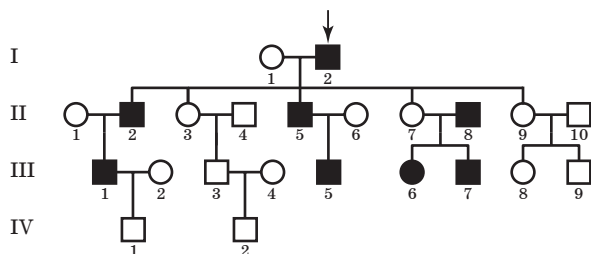


Рис. 21. Родословная к задаче 177, в

г) Здесь (рис. 22) наблюдается наследование, характерное для частично сцепленного с полом рецессивного признака. В этом случае потомки с признаком появляются того же пола, который в начале нес признак в результате того, что правнучка (IV-2) и ее муж (IV-3) (правнук) в X-хромосоме имели этот рецессивный ген. В одной семье, где отец (IV-9) имел признак, появились все потомки с признаком, очевидно, в результате того, что отец в X- и Y-хромосомах имел рецессивный ген, а правнучка (IV-8) в одной из X-хромосом тоже имела ген. Поэтому чисто случайно появились в этой семье все дети с признаком.

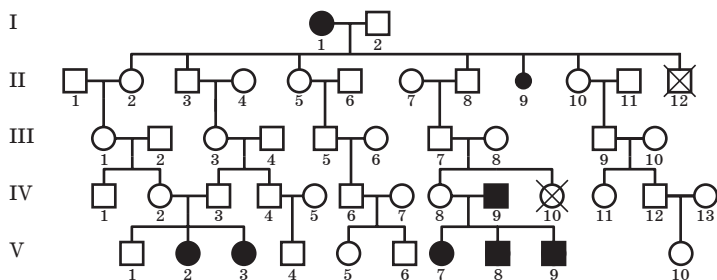


Рис. 22. Родословная к задаче 177, г

д) В родословной (рис. 23) оба пола имеют признак. Частота его выше в тех семьях, где один из родителей имеет признак, а второй, вероятно, гетерозиготен. Одна-

ко не во всех ветвях родословной он проявляется, например в том случае, где один из родителей имеет признак (I-2). Все это указывает на то, что признак наследуется по аутосомно-рецессивному типу, так как такой признак может появиться в потомстве в том случае, если оба родителя гетерозиготны или же один из родителей гетерозиготен (II-9), а второй (II-10) имеет этот рецессивный признак.

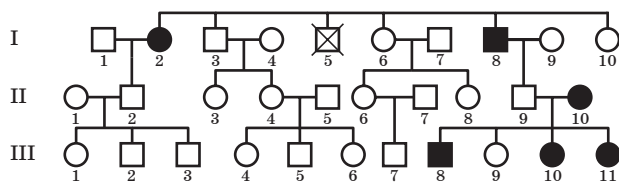


Рис. 23. Родословная к задаче 177, д

е) В этой родословной (рис. 24) мы имеем дело с голландрическим признаком, так как все сыновья (II-2, II-6, II-8) имеют признак, если их отец (I-2) его имеет, т. е. отец с Y-хромосомой передает сыновьям этот ген.

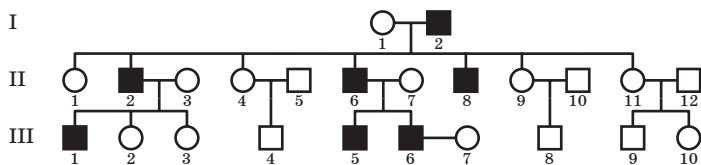


Рис. 24. Родословная к задаче 177, е

ж) В этой родословной (рис. 25 на с. 166) наследование признака явно характерно для сцепленного с полом доминантного гена, так как если отец (I-2) имеет в X-хромосоме данный ген, то все дочери (II-1, II-5, II-8, II-10) в семье появляются с признаком. Если мать (II-1) имеет хотя бы в одной X-хромосоме доминантный ген, то могут появиться с признаком как дочери (III-2), так и сыновья (III-1), потому что от матери оба пола получают X-хромосому.

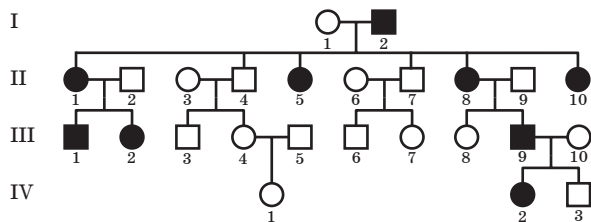


Рис. 25. Родословная к задаче 177, ж

Контрольные задачи

178. Пробанд страдает ночной слепотой. Два его брата также больны. По линии отца пробанда страдающих ночной слепотой не было. Мать пробанда больна. Две сестры и два брата матери пробанда и их дети здоровы. По материнской линии известно: бабушка больна, дедушка здоров; сестра бабушки больна, а брат здоров; прадедущка и его сестра и брат больны; прапрадедущка, его брат, дочь и два сына брата больны. Жена пробанда, его родители и родственники здоровы. Определите вероятность рождения больных детей в семье пробанда. Постройте родословную.

179. Пробанд — здоровая женщина имеет двух здоровых братьев и двух братьев, больных алькаптонурией (выделение с мочой гомогенизиновой кислоты). Мать пробанда здорова и имеет двух здоровых братьев. Отец пробанда болен алькаптонурией и приходится двоюродным дядей своей жены. У него есть здоровые брат и сестра. Бабушка по линии отца была больной и состояла в браке со своим здоровым двоюродным братом. Бабушка и дедушка пробанда по линии матери здоровы, отец и мать деда также здоровы, при этом мать дедушки приходится родной сестрой дедушки пробанда со стороны отца. Определите вероятность рождения больных алькаптонурией детей в семье пробанда при условии, если она выйдет замуж за здорового мужчину, мать которого страдала алькаптонурией. Постройте родословную.

180. Пробанд — нормальная женщина имеет пять сестер, две из которых однояйцевые близнецы, две —

разнойцевые. Все сестры имели по шесть пальцев на руках. Мать пробанда нормальна, отец — шестипалый (полидактилия). Со стороны матери все предки нормальны. У отца два брата и четыре сестры — все пятипалые. Бабушка по линии отца шестипалая. У нее были две шестипалые сестры и одна пятипалая. Определите вероятность рождения в семье пробанда шестипалых детей при условии, если она выйдет замуж за нормального мужчину. Постройте родословную.

181. Пробанд страдает легкой формой серповидноклеточной анемии. Его супруга здорова. Она имеет дочь также с легкой формой анемии. Мать и бабушка пробанда страдали этой же формой анемии, остальные — сибсы (братья и сестры) матери и ее отец здоровы. У жены пробанда есть сестра, больная легкой формой анемии, вторая сестра умерла от анемии. Мать и отец жены пробанда страдали анемией. Кроме того, известно, что у отца было два брата и сестра с легкой формой анемии, и что в семье сестры отца двое детей умерли от анемии. Определите вероятность детей с тяжелой формой анемии в семье дочери пробанда, если она выйдет замуж за такого же мужчину, как его отец. Постройте родословную.

182. Пробанд здоров, отец пробанда болен эпидермолизом буллезным (образование пузырей при травмах). Мать и его родственники здоровы. Две сестры пробанда здоровы, один брат болен. Три дяди со стороны отца и их дети здоровы, а три дяди и одна тетя — больны. У одного больного дяди от первого брака есть больной сын и здоровая дочь, а от второго брака больные дочь и сын. У второго больного дяди есть две здоровые дочери и больной сын. У третьего больного дяди — два больных сына и две больные дочери. Бабушка по отцу больна, а дедушка здоров, здоровы были две сестры и два брата бабушки. Определите вероятность рождения больных детей в семье пробанда при условии, что он вступит в брак со здоровой женщиной. Постройте родословную.

183. Пробанд — больная мозжечковой атаксией (расстройство согласованности в сокращении мышц при

произвольных движениях) женщина. Ее супруг здоров. У них 6 сыновей и 3 дочери. Один сын и одна дочь больны, остальные — здоровы. Пробанд имеет здоровую сестру и трех больных братьев. Здоровая сестра замужем за здоровым мужчиной и имеет здоровую дочь. Три больных брата пробанда женаты на здоровых женщинах. В семье первого брата три здоровых сына и одна здоровая дочь, в семье второго брата сын и больная дочь, в семье третьего — два сына и три дочери здоровы. Отец пробанда болен, а мать здорова. Какова вероятность появления больных детей у больной дочери пробанда, если она замужем за здоровым мужчиной? Постройте родословную.

184. Пробанд страдает дефектом ногтей и коленной чашечки, а его брат здоров. Этот синдром был у отца пробанда, а мать была здорова. Дедушка пробанда по линии отца с синдромом, а бабушка здорова. Отец пробанда имеет трех братьев и четырех сестер, из них два брата и две сестры с синдромом. Больной дядя по линии отца женат на здоровой женщине и имеет двух дочерей и сына. Все они здоровы. Определите вероятность появления детей с синдромом в семье пробанда, если его супруга не будет страдать дефектом ногтей и коленной чашечки. Постройте родословную.

185. Определите характер наследования альбуминемии (сильно сниженная концентрация альбуминов — белков — протеинов) по родословной (рис. 26).

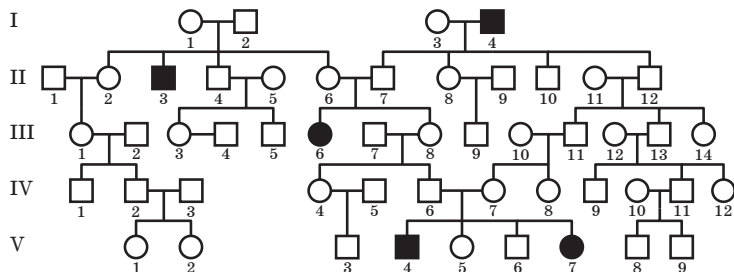


Рис. 26. Родословная к задаче 185

186. Проанализируйте характер наследования семейной эпилепсии в родословной (рис. 27).

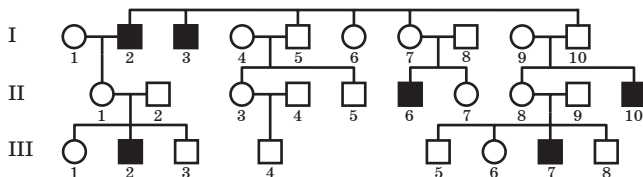


Рис. 27. Родословная к задаче 186

187. Проанализируйте характер наследования семейной эпилепсии в родословной (рис. 28).

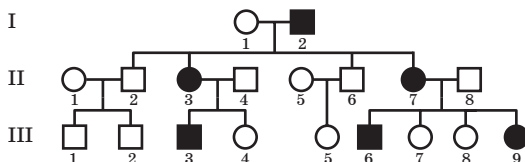


Рис. 28. Родословная к задаче 187

188. Определите характер наследования извитой шерсти у айрошских коров («каракульских») по родословной (рис. 29), если характер волосяного покрова у родоначальников неизвестен.

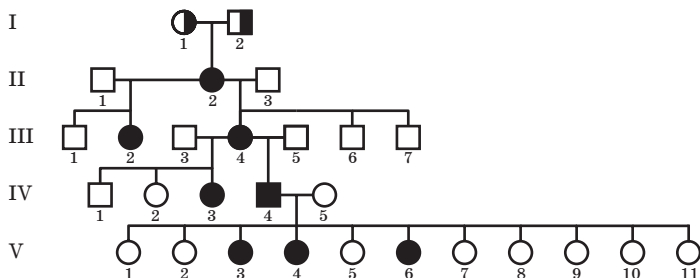


Рис. 29. Родословная к задаче 188

189. Определите характер наследования безволосости тела у гернсейских коров, приведенных в родословной (рис. 30).

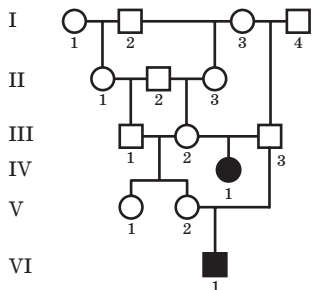


Рис. 30. Родословная к задаче 189

190. Проанализируйте родословную двух страдающих мозжечковой атаксией щенят (рис. 31), родившихся в одном помете от нормальных родителей.

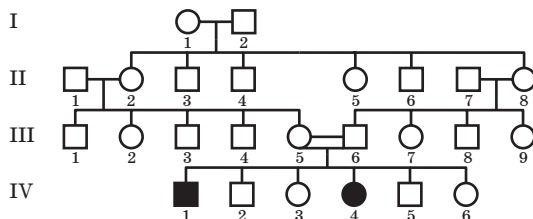


Рис. 31. Родословная к задаче 190

191. Проанализируйте, как наследуется признак «Изогнутый мизинец» у человека с родословной, приведенной на рис. 32.

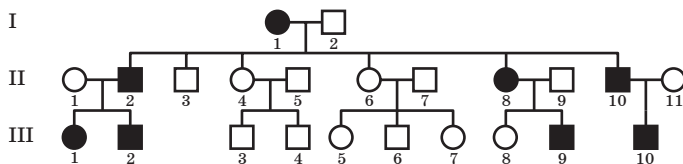


Рис. 32. Родословная к задаче 191

192. Как наследуется у человека признак «ямочка на щеке», представленный в родословной (рис. 33)? Каковы были родоначальники?

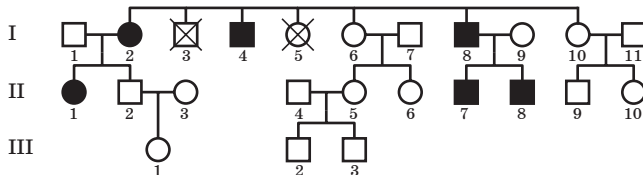


Рис. 33. Родословная к задаче 192

193. Определите характер наследования признака «маленькие глаза» у родословной человека (рис. 34).

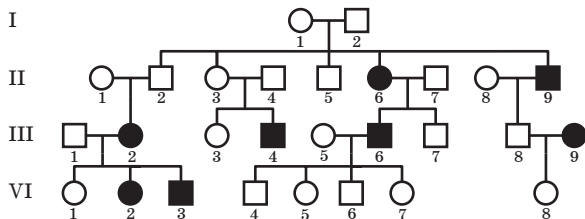


Рис. 34. Родословная к задаче 193

194. Проведите анализ родословной человека, приведенной на рис. 35.

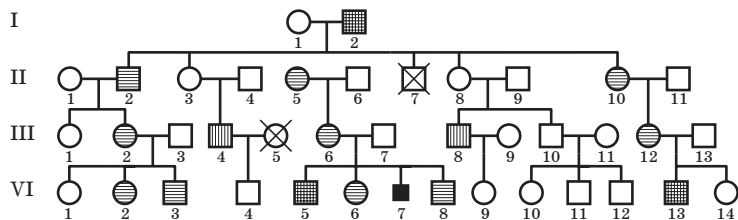


Рис. 35. Родословная к задаче 194

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое генеалогический анализ?
2. Какие вопросы можно решить с помощью генеалогического анализа?

3. Что означают термины «пробанд», «сибсы», «родственный брак»?

4. Применимы ли законы наследственности к человеку? Приведите примеры и обоснуйте ваш ответ.

5. Перечислите критерии аутосомно-доминантного типа наследования и приведите примеры заболеваний.

6. Перечислите критерии аутосомно-рецессивного типа наследования и назовите заболевания, наследуемые по этому типу.

7. В чем основные отличия аутосомно-доминантного и аутосомно-рецессивного типа наследования у человека?

8. Как наследуются рецессивные признаки, сцепленные с X-хромосомой?

9. Охарактеризуйте различия между X-сцепленным доминантным и X-сцепленным рецессивным типами наследования.

10. Что такое голандрические признаки?

11. Каковы критерии голандрического типа наследования?

12. В чем заключается опасность близкородственных браков?

13. В каких популяциях людей близкородственные браки бывают относительно часто?

14. Возможно ли лечение наследственных аномалий у человека? Возможно ли полное излечение?

15. Ваши предложения о механизмах лечения наследственных заболеваний.

16. Можно ли предотвратить наследственные аномалии человека?

17. Каково назначение медико-генетических консультаций? В каких случаях необходимо обращаться за консультацией?

ИЗМЕНЧИВОСТЬ. МУТАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

7.1. Основные типы изменчивости

Объектом генетических исследований являются не только закономерности наследования признаков, но и различные проявления изменчивости у организмов.

Под **изменчивостью** понимают свойство живой системы приобретать в онтогенезе новые морфофункциональные признаки и особенности индивидуального развития, отличающиеся от родительских. Сформировавшиеся новые признаки при условии их наследования могут служить основой для эволюции вида.

С эволюционной точки зрения различают два вида биологической изменчивости (см. схему на с. 174): **ненаследственную** (групповую) изменчивость, под которой понимают различия между популяциями, этносами или расами, и **наследственную** (индивидуальную) изменчивость, т. е. различия между особями одной популяции. Примерами групповой изменчивости могут служить различия в окраске кожных покровов у африканцев и европейцев, характер оволосения и структуры волос, разрез глаз и многие другие признаки, различающиеся у представителей различных рас человека. Индивидуальная изменчивость гораздо шире групповой. Она включает все различия между конкретными индивидами по характеру, темпераменту, цвету глаз, наличию определенной группы крови, особенностям внешнего облика, росту, телосложению и т. д.

Наличие общих «видовых» признаков позволяет объединить всех людей на Земле в единый вид *Ното*



sapiens. Тем не менее мы без труда одним взглядом выделяем лицо знакомого нам человека в толпе незнакомых людей. Разнообразие людей как внутригрупповое, так и межгрупповое обусловлено их генетическим отличием. В настоящее время считается, что вся внутривидовая изменчивость обусловлена различными генотипами.

Одна часть изменчивости организмов проявляется только в виде вариации признаков, другая затрагивает генетический аппарат. В связи с этим и появились определения фенотипическая, или ненаследственная, и генетическая, или наследственная изменчивости.

В зависимости от того, где происходят изменения в генетическом материале: в ДНК ядра клетки, или в органоидах цитоплазмы клетки, содержащие ДНК или РНК, выделяют генотипическую и цитоплазматическую изменчивости.

В зависимости от того, каким образом происходят изменения ДНК ядра клетки, выделяют мутационную, комбинативную и соотносительную изменчивости.

Кратко охарактеризуем перечисленные типы изменчивости.

Ненаследственная (модификационная, фенотипическая, определенная, групповая). Наряду с генами, полученными от родителей, на формирование признаков у организмов оказывают влияние условия внешней среды, в которых эта генетическая информация реализуется.

Дискретные, или качественные, признаки (окраска шерсти у животных и венчиков у цветков, группы крови у человека, жирность молока у коров и т. д.) полностью контролируются генотипом, и внешняя среда на них не оказывает никакого влияния.

Непрерывные, или количественные, признаки (рост, масса, высота организмов, удойность коров и др.) в большей степени находятся под влиянием внешней среды. В этом случае наследуется не готовый признак, определяемый генами генотипа, а определенный тип реакции генотипа (**норма реакции**) на воздействие внешней среды.

Норма реакции — возможный размах фенотипических признаков организма, определяемых данным генотипом под влиянием условий окружающей среды.

Таким образом, **модификационная изменчивость, или модификации**, — ненаследственное изменение признаков организма, возникающее в пределах нормы реакции, определяемых генотипом, под влиянием условий окружающей среды.

Причиной модификаций является различная скорость ферментативных реакций, участвующих в формировании признака, зависящая от условий среды (колебаний температуры, освещенности, влажности, количества и качества пищи и др.) Примерами модификаций

могут служить разные формы листьев у водного растения стрелолиста: в воздушной среде — в виде наконечников стрел, на поверхности воды — уплощенные округлые, а в воде — тонкие длинные. Точно так же под действием ультрафиолетовых лучей у всех людей, если они не альбиносы, возникает загар — накопление в коже гранул пигмента меланина.

Свойства модификаций.

1. Не передаются по наследству, так как являются специфической реакцией организма на влияние окружающей среды.

2. Носят массовый характер, т. е. наблюдаются у большого числа особей вида в одинаковых условиях.

3. Адекватны условиям среды и носят приспособительный характер, т. е. повышают жизнестойкость и способствуют выживанию особей.

4. Поддаются статистической обработке, позволяют отобразить изменение признака в виде вариационного ряда и вариационной кривой.

Статистика модификаций. *Вариационный ряд* — совокупность всех особей, обладающих изменением данного признака, расположенная в один ряд по убывающим или возрастающим значениям (рис. 36).

Кассовые интервалы — участки одинаковых размеров, на которые разбит вариационный ряд.

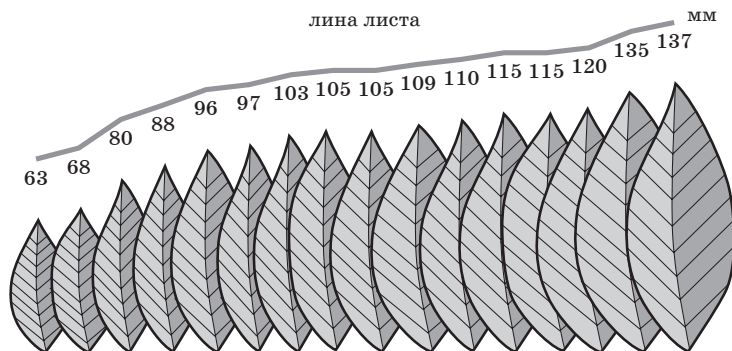


Рис. 36. Вариационный ряд листьев лавровишни

Варианта (f) — среднее значение признака в кассовом интервале. Подсчитывается частота встречаемости каждой вариаты по формуле $f = \frac{n}{N}$, где n — число особей в кассовом интервале, N — общее число особей.

Вариационная кривая — графическое отображение изменчивости признака, отображающее размах вариаций и частоту встречаемости отдельных вариантов. Среднее значение признака встречается чаще, подсчитывается по формуле:

$$M = \frac{\sum(v \cdot p)}{n},$$

где v — значение варианты, p — частота встречаемости варианты, n — общее число вариант вариационного ряда (рис. 37).

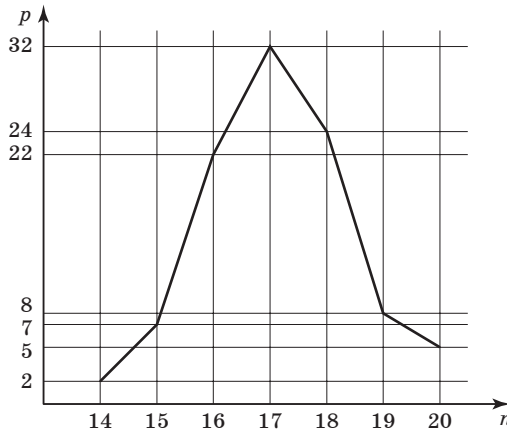


Рис. 37. Вариационная кривая числа зерен в колосе пшеницы

Таким образом можно определить размеры сердца или головного мозга у человека и животных, у насекомоопыляемых растений — форму и размеры цветка, длину листьев и семян, количество семян в плоде.

При фенотипической изменчивости наследственный материал в изменения не включается. Они касаются толь-

ко признаков индивида и происходят под действием факторов внешней среды. Подобные изменения не наследуются, они имеют приспособительное значение и являются своеобразной реакцией организма на изменение факторов среды. Однако для эволюции требуется не просто изменчивость, а **наследуемая изменчивость** для того, чтобы имелась возможность распространить (или удалить) в популяции полезные (или вредные) для вида возникшие изменения.

Наследственная изменчивость (генотипическая, неопределенная, индивидуальная) — наследственные изменения признаков организма, определяемые генотипом и сохраняемые в ряду поколений.

Свойства генотипической изменчивости.

1. Передаются по наследству.
2. Носят индивидуальный характер, т. е. наблюдаются у отдельных особей.
3. Неадекватны условиям среды, т. е. могут быть нейтральными, вредными или полезными.
4. Возникают скачкообразно, т. е. случайно, и могут привести к образованию новых особей, популяций, видов или гибели отдельных особей.

Комбинативная изменчивость — важнейший источник бесконечно большого наследственного разнообразия, которое наблюдается у живых организмов. В основе комбинативной изменчивости лежит половое размножение живых организмов, вследствие которого возникает огромное разнообразие генотипов. Генотип потомков, как известно, представляет собой сочетание генов, полученных от родителей. Число генов у каждого организма исчисляется тысячами, поэтому комбинирование генов при половом размножении приводит к формированию нового уникального генотипа и фенотипа. У любого ребенка можно обнаружить признаки, типичные для его матери и отца. Тем не менее даже среди близких родственников не найти двух абсолютно одинаковых людей. Исключение составляют однояйцевые близнецы, степень идентичности которых очень велика.

Причина такого разнообразия — комбинативная изменчивость. Основные ее источники:

- независимое расхождение хромосом в мейозе при созревании половых клеток;
- рекомбинация генов при кроссинговере в первом делении мейоза, т. е. образование кроссоверных хромосом;
- случайное сочетание генов материнской и отцовской гамет при оплодотворении.

Мутационная изменчивость (мутации) — внезапные, стойкие, естественные или вызванные изменения генотипа и его частей.

Мутант — организм, наследственно измененный в результате мутации.

В 1901 г. Хуго Де Фриз ввел в науку термин «мутация» и создал мутационную теорию, а Т. Морган с 1910 г. начал изучать мутации у дрозофилы.

Причины мутации.

1. Спонтанные ошибки при репликации ДНК и транскрипции РНК в клетках (см. гл. 9), нарушение расхождения хромосом при клеточном делении.

2. Действие физических факторов: ионизирующая радиация, гамма-, рентгеновские и ультрафиолетовые лучи.

3. Действие химических соединений, используемых в сельском хозяйстве (гербициды и пестициды), в медицине в качестве лекарств и антисептиков (антибиотики, формалин и др.), в производстве (консерванты продуктов, тяжелые металлы: Pb, Hg, Cu и др.).

4. Проникновение в организм биологических объектов (вирусов, бактерий, простейших), способных вызывать нарушение структуры ДНК.

Факторы среды, вызывающие мутации, называются *мутагенами*.

Свойства мутаций (основные положения мутационной теории).

1. Возникают внезапно, скачкообразно, без всяких переходов, не образуют непрерывных рядов (не группируются вокруг среднего значения признака).

2. Передаются по наследству.

3. Ненаправлены, т. е. мутировать может любая часть генотипа, что приводит к изменению признаков в разных направлениях.

4. Редкие события (частота мутаций зависит от числа генов: чем больше генов, тем выше частота мутаций) — 1 на 100 000—1 000 000.

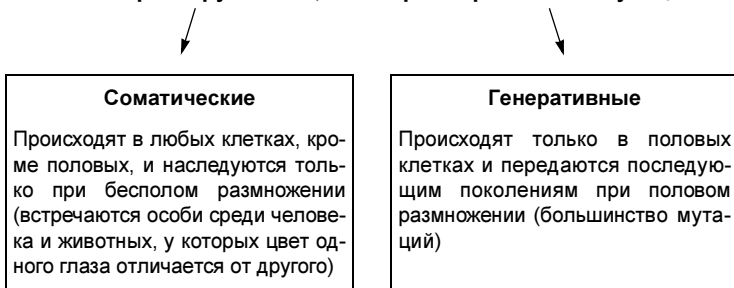
5. Затрагивают в основном рецессивные гены (у гетерозигот находятся в скрытом состоянии, образуя резерв наследственной изменчивости).

6. Одни и те же мутации могут возникать повторно.

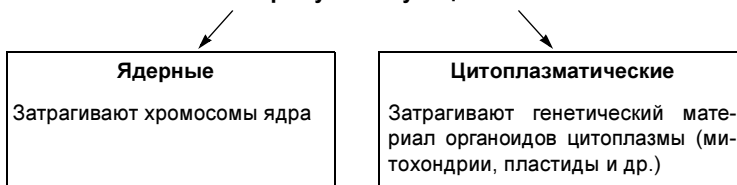
Мутации можно объединять в группы — классифицировать по каким-либо признакам. Принципиальной разницы между мутациями, отнесенными к той или иной группе, нет, так как их объединяют исходя из соображений удобства.



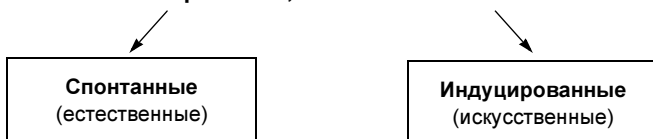
4. По характеру клеток, в которых произошли мутации



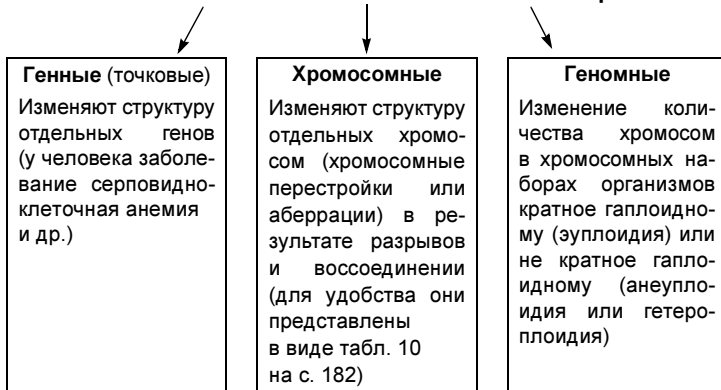
5. По месту нахождения генетического материала, затронутого мутациями



6. По причинам, вызвавшим изменения



7. По степени изменения генетического материала



ХРОМОСОМНЫЕ МУТАЦИИ

Условное обозначение	Изменение структуры хромосомы	Название
АБВГДЕ	Нормальный порядок генов	—
АБДЕ	Нехватка, выпадение внутреннего участка	Делеция
ВГДЕ, АБВГ	Утрата концевой участка	Дефишенси
АБВВГДЕ	Удвоение участка	Дупликация
АБДГВЕ	Поворот участка на 180°	Инверсия
АБВГМN	Перемещение участка на негомологичную хромосому	Транслокация

7.2. Генные мутации

Генные мутации — наиболее часто встречающийся класс мутационных изменений. Генные мутации связаны с изменением последовательности нуклеотидов в ДНК (см. гл. 9). Они приводят к тому, что мутантный ген перестает работать, и тогда либо не образуются соответствующие РНК и белок, либо синтезируется белок с измененными свойствами, что проявляется в изменении каких-либо признаков организма. Вследствие генных мутаций образуются новые аллели. Это имеет важное эволюционное значение: так образуются новые группы организмов.

До сих пор рассматривались только гены, имеющие по два аллеля. Но так как ген имеет значительную протяженность, химические изменения могут происходить в разных точках гена, в результате чего может появиться несколько состояний гена (несколько аллелей). Такое явление называют **множественным аллелизмом**, или **множественным действием, гена**. Характер взаимодействия в серии множественных аллелей может быть различным: полное или неполное доминирование одного аллеля

ля над другими, или отсутствие доминирования (кодминирование).

Одна диплоидная особь может иметь только два аллеля из серии. Гетерозигота по множественным аллелям называется компаундом. **Компаунд** — организм, гетерозиготный по двум мутантным аллелям одного и того же локуса. Наследование по одной паре из серии множественных аллелей не будет отличаться от наследования по Г. Менделю.

Однако в популяциях гены, содержащие много аллелей, дают намного больше генотипов, чем двухаллельные гены. Рассмотрим закономерности возникновения генотипов в серии множественных аллелей. Двухаллельный локус гена (А и а) дает 2 гомозиготы (АА и аа) и 1 гетерозиготу (Аа).

Локус, содержащий 3 аллеля (А, а₁, а₂), даст 3 гомозиготы: АА, а₁а₁, а₂а₂; аллель А с двумя другими аллелями даст 2 сочетания: Аа₁, Аа₂; аллель а₁ с аллелем а₂ даст 1 компаунд а₁а₂.

Таким образом, в серии трех аллелей появится 6 генотипов. Если взять локус, содержащий 4 аллеля: С, С₁, С₂, С₃, то получим 4 гомозиготы: СС, С₁С₁, С₂С₂, С₃С₃. Аллель С с остальными даст 3 сочетания: Сс₁, Сс₂, Сс₃; аллель С₁ с двумя даст 2 сочетания: с₁с₂, с₁с₃; аллель С₂ с аллелем с₃ даст 1 сочетание с₂с₃ — всего 10 генотипов. Нетрудно заметить, что двухаллельный локус образует 1 + 2 = 3 генотипа, трехаллельный — 1 + 2 + 3 = 6, четырехаллельный — 1 + 2 + 3 + 4 = 10 генотипов.

Следовательно, можно заключить, что число генотипов в серии множественных аллелей равно сумме чисел натурального ряда до числа аллелей включительно. При большом числе аллелей (nа) число генотипов определяется по формуле:

$$\frac{1}{2} na(na + 1).$$

Число фенотипов при полном доминировании по всем аллелям (С > С₁ > С₂ > С₃ и т. д.) равно числу аллелей.

Ярким примером множественного аллелизма является наследование групп крови у человека, которое контролируется геном I^i (изогемагглютино-ген), представленный тремя аллелями: А, В, 0.

I группа крови (0) — i^0i^0 ;

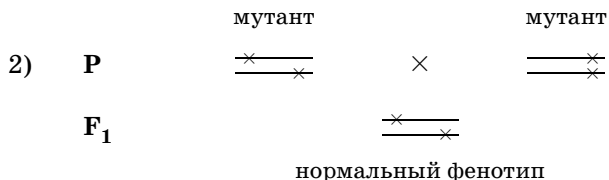
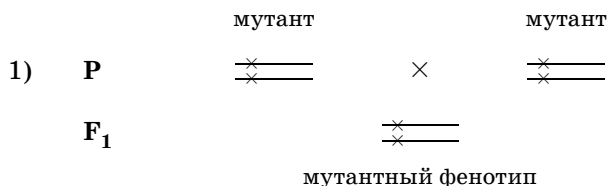
II группа крови (А) — $I^A I^A$ или $I^A i^0$;

III группа крови (В) — $I^B I^B$ или $I^B i^0$;

IV группа (АВ) — $I^A I^B$.

Можно сказать, что аллели А и В доминируют над аллелью 0, тогда как друг друга они не подавляют.

Показателем аллелизма возникающих мутаций являются функциональный критерий аллелизма, основывающийся на том, что ген является единицей функции. Это значит, что если при скрещивании двух мутантов появляется гибрид с мутантным фенотипом, то мутации аллельны, а если с нормальным фенотипом, то мутации неаллельны. Если изобразить хромосомы и гены отрезками прямой, а мутации звездочками, то это будет выглядеть так:



В первом случае у гетерозиготы (компаунда) в обеих гомологичных хромосомах поврежден один и тот же ген, во втором случае — поврежденный ген перекрывает нормальный в гомологичной хромосоме.

Примеры решения задач

195. Если мать имеет группу крови А, а отец — В, то какие группы крови могут иметь их дети? Помните, что гены I^A и I^B доминируют над геном i^0 , а между генами I^A и I^B доминирование отсутствует.

Решение. Мать с группой крови А может иметь генотип $I^A I^B$ или $I^A i^0$, а отец — $I^B I^B$ или $I^B i^0$. Если оба родителя гомозиготны, то дети имеют четвертую группу крови — $I^A I^B$:

Р	$I^A I^A$	×	$I^B I^B$
Гаметы	⊙ I^A ⊙		⊙ I^B ⊙
F₁			$I^A I^B$

Если оба родителя гетерозиготны, то дети могут иметь все четыре группы крови:

Р	$I^A i^0$	×	$I^B i^0$
Гаметы	⊙ I^A ⊙		⊙ I^B ⊙
F₁	⊙ $i^0 i^0$ ⊙	⊙ $I^A i^0$ ⊙	⊙ $I^B i^0$ ⊙
	I гр.	II гр.	III гр. IV гр.

196. У матери первая группа крови, а у отца четвертая. Могут ли дети унаследовать группу крови одного из своих родителей?

Решение. Генотип матери $i^0 i^0$, генотип отца $I^A I^B$. Ребенок обязательно получит от матери ген i^0 , а от отца — один (и только один) из его генов I^A или I^B . Поэтому ребенок может иметь генотип $I^A i^0$ или $I^B i^0$, т. е. будет обладать второй или третьей группой крови, но не первой и не четвертой. Как мы видим в этом случае ребенок не сможет унаследовать группу крови ни от своего отца, ни от своей матери:

Р	$i^0 i^0$	×	$I^A I^B$
Гаметы	⊙ i^0 ⊙		⊙ I^A ⊙
F₁	⊙ $I^A i^0$ ⊙	⊙ $I^B i^0$ ⊙	⊙ $I^B i^0$ ⊙
	II гр.	III гр.	II гр. III гр.

197. В родильном доме перепутали двух мальчиков. Родители одного из них имеют I и II группы крови, родители другого — II и IV. Исследование показало, что дети имеют I и II группы крови. Определите, кто чей сын.

Решение. У первой пары родителей могут быть дети только с I и II группами крови:

P	i^0i^0	×	$I^A I^A$	
F₁	$I^A i^0$	$I^A i^0$	$I^A i^0$	$I^A i^0$
	II гр.	II гр.	II гр.	II гр.

или

P	i^0i^0	×	$I^A i^0$	
F₁	$I^A i^0$	$i^0 i^0$	$I^A i^0$	$i^0 i^0$
	II гр.	I гр.	II гр.	I гр.

У другой пары родителей дети могут быть со II, III, IV группами крови:

P	$I^A I^A$	×	$I^A I^B$	
F₁	$I^A I^A$	$I^A I^B$	$I^A I^A$	$I^A I^B$
	II гр.	IV гр.	II гр.	IV гр.

или

P	$I^A i^0$	×	$I^A I^B$	
F₁	$I^A I^A$	$I^A I^B$	$I^A i^0$	$I^B i^0$
	II гр.	IV гр.	II гр.	III гр.

Следовательно, мальчик с I группой крови является сыном первой пары родителей (с I и II группами крови), а мальчик со II группой крови является сыном второй пары родителей (со II и IV группами крови).

198. Если у некоторых животных есть серия из четырех аллелей в 1-й хромосоме (D, d_1, d_2, d_3) и другая серия из двух аллелей (C и c) во 2-й хромосоме, то, как много различных генотипов в отношении этих двух серий аллелей теоретически возможно в популяции?

Решение. По серии аллелей в 1-й хромосоме возможно появление $1 + 2 + 3 + 4 = 10$ генотипов, по второй серии во 2-й хромосоме — $1 + 2 = 3$ генотипа. Очевидно, что по обеим сериям аллелей возможно появление $10 \cdot 3 = 30$ генотипов (теорема умножения вероятностей).

Контрольные задачи

199. У мальчика первая группа крови, а у его сестры четвертая. Что можно сказать о группах крови их родителей?

200. У матери первая группа крови, а у отца третья. Могут ли дети унаследовать группу крови своей матери?

201. У трех детей в семье группы крови А, В, 0. Какие группы крови могут быть у их родителей?

202. Ребенок имеет четвертую группу крови, на него претендуют две пары родителей. У одной пары отец имеет группу крови А, а мать — В, у другой мать — АВ, а отец — 0. Претензия какой пары может быть исключена?

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

204. В семье у кареглазых родителей имеется четверо детей. Два голубоглазых ребенка имеют группы крови 0 и АВ, два кареглазых — А и В. Определите вероятность рождения следующего кареглазого ребенка с группой крови 0.

205. Дальтонизм у человека — сцепленный с полом признак. В семье, где жена имеет группу крови 0, а муж — АВ, родился сын-дальтоник с группой крови В. Оба родителя различают цвета нормально. Определите вероятность рождения здорового ребенка с группой крови А.

206. У мышей длина хвоста определяется серией аллелей: А, а, a_1 , a_2 . Гомозиготы погибают. Гетерозиготы Аа имеют укороченный хвост, А a_1 — бесхвостые, aa_1 , aa_2 и a_1a_2 — нормальный хвост. Определите вероятность фенотипов потомков от скрещивания бесхвостых мышей с мышами, имеющими укороченный хвост.

207. При скрещивании между собой кроликов дикой окраски (агути) и гималайской окраски в потомстве появились агути, гималайской окраски и альбиносы. Какие генотипы могут быть у родителей и потомков?

208. Скрещивание между собой кроликов агути с гималайскими дало в потомстве 106 кроликов агути, 56 гималайских и 48 альбиносов. Определите генотипы родителей и потомков.

7.3. Хромосомные перестройки

Пути изменения структуры хромосом разнообразны. Наследование при наличии хромосомных перестроек приобретает специфический характер, так как наблюдаются особенности протекания мейоза, гибель зигот и гамет определенных сортов и т. д. Кроме того, хромосомные перестройки часто фенотипически проявляются в виде каких-то признаков. Так, часто по фенотипу невозможно определить, является ли измененный признак результатом генной мутации или перестройки. Поэтому наряду с гибридологическим анализом требуется проведение и цитологического изучения. Многие из хромосомных мутаций доступны изучению под микроскопом. При цитологическом анализе, однако, не всегда заметны микроперестройки, поэтому их часто учитывают вместе с генными мутациями и обобщенно называют «точковыми» мутациями.

Хромосомные мутации. *Дупликации* — тип хромосомной мутации, при которой происходит удвоение какого-либо участка хромосомы. Повторение участков хромосом является результатом потерь другими хромосомами участков при разрывах. Располагаться они могут как рядом друг с другом, так и в разных местах данной хромосомы или даже в других хромосомах. Предполагается, что дупликации довольно широко распространены. Часто дупликации проявляются в виде измененного признака. В качестве примера дупликации можно привести хорошо известную мутацию у дрозофилы, затрагивающую структуру глаза *Var* — плосковидные глаза (в норме ген *Var* дает нормальные выпуклые глаза).

Делеции — тип хромосомной мутации, при которой утрачивается участок хромосомы. Это перестройки, противоположные дупликациям, они связаны с потерей участков хромосом. Мелкие нехватки могут сохраняться в гомозиготном состоянии, давая иногда фенотипический эффект. Крупные нехватки сохраняются в гетерозиготном состоянии, внешне проявляясь обычно в виде доминантных генов.

О наличии делеции в изучаемой хромосоме часто судят по проявлению рецессивных генов, находящихся в соответствующей зоне гомологичной хромосомы. Нехватки обычно вызывают понижение жизнеспособности и плодовитости особи. У мышей, например, делеция фрагмента 17-й хромосомы может быть доказана благодаря проявлению в гемизиготном (т. е. представлена лишь одна копия гена) состоянии рецессивной мутации *qr* (квейкинг), вызывающей сильную дрожь и подергивание. Делеции укорачивают хромосому, дупликации — удлиняют.

Инверсии — тип хромосомной мутации, при которой последовательность генов в участке хромосом изменена на обратную, т. е. происходит поворот участка хромосомы на 180° . Они могут быть большими и маленькими, возникать в одном плече хромосомы (парацентрическая инверсия), так и в обоих (перичцентрическая). В общем клетки сохраняют нормальную жизнеспособность за исключением тех случаев, когда проявляется эффект положения гена, т. е. некоторые гены при изменении положения в хромосоме могут оказывать неблагоприятное действие на жизнеспособность. Однако как только клетки вступают в мейоз, в результате одинарного кроссинговера в инвертированном участке у гетерозигот по инверсиям, возникают необычные хромосомы и фрагменты. Это приводит к значительным нехваткам по одним участкам и дупликациям — под другим, что приводит к гибели клеток.

У гетерозигот по инверсиям в мейозе при конъюгации хромосомы изгибаются так, чтобы конъюгировали гомологичные участки хромосом, в результате чего образуются сложные петли в хромосомах. Одинарный кроссинговер в инвертированном участке у гетерозигот по

парацентрическим инверсиям после расхождения гомологичных хромосом способствует появлению ацентрических фрагментов, нехваток и дупликаций. Двойной кроссинговер внутри инверсии у гетерозигот не приводит к таким последствиям. У гетерозигот по перицентрическим инверсиям при одиночном и двойном кроссинговере дает нежизнеспособные клетки (гаметы, споры). Поэтому кроссоверные классы особей, за исключением малочисленных двойных кроссоверных классов при перицентрических инверсиях, в потомстве не появляются. По этой причине инверсии называют *запирателями кроссинговера*: перевернутый участок не образует пару с гомологичной хромосомой при мейозе и наследуется как целое — **суперген**. В гомозиготных инверсиях кроссинговер протекает нормально. У гетерозигот по инверсиям кроссинговер происходит нормально в участках хромосомы за пределами инверсии.

Транслокации приводят к изменению группы сцепления в результате переноса участка одной хромосомы на другую негомологичную первой. Так как хромосомы конъюгируют строго гомологичными участками, то в мейозе наблюдается необычная конъюгация хромосом группами. Если **реципрокный** (взаимный) обмен произошел между двумя негомологичными хромосомами, то при цитологическом анализе в профазе редукционного деления мейоза обнаруживается фигура в виде креста из четырех хромосом, а в метафазе при отхождении хромосом обнаруживается кольцо. Если обменялись участками три негомологичные хромосомы, то конъюгируют вместе шесть хромосом. В каждую клетку случайно могут попасть из каждой конъюгирующей группы разные сочетания хромосом с транслокациями и без них. Если в одну клетку попадут все хромосомы с транслокациями, а в другую нормальные, то образующиеся у них гаметы будут нормально функционировать, так как будут содержать все участки хромосом (сбалансированные гаметы). При расхождении в других сочетаниях гаметы будут иметь недостаток одних и избыток других участков хромосом и окажутся нежизнеспособными. Такие хромо-

сомные комплексы в норме встречаются у некоторых видов: кузнечики, скорпионы и др.

Итак, **хромосомные мутации** — результат отклонений в нормальном течении процессов клеточного деления. Основная причина возникновения различных хромосомных перестроек — разрывы хромосом и хроматид и воссоединение в новых сочетаниях. Образование хромосомных мутаций схематически показано на рис. 38.

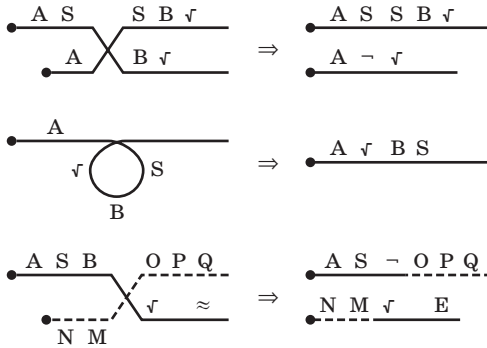


Рис. 38. Схема образования хромосомных перестроек

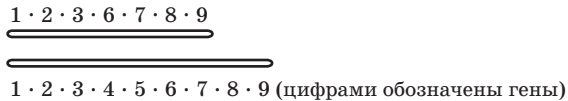
Примеры решения задач

209. Цитологическое исследование мейоза у некоторых растений кукурузы показало, что хромосомы IV и V образуют кольцо в центре клетки. Чем можно объяснить такую необычную конъюгацию хромосом?

Решение. Объяснить это можно реципрокной транслокацией между IV и V хромосомами, в результате чего две негомологичные хромосомы оказались с транслокациями, а два их гомолога — нормальные. Поэтому конъюгируют вместе две пары хромосом, которые в метафазе I мейоза образуют кольцо из четырех хромосом:

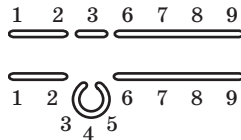


210. Изобразите конъюгацию следующих хромосом:



Решение. Гомологичного участка в хромосоме с делецией в области 4 и 5 генов нет, поэтому в этом месте нормальная хромосома образует петлю.

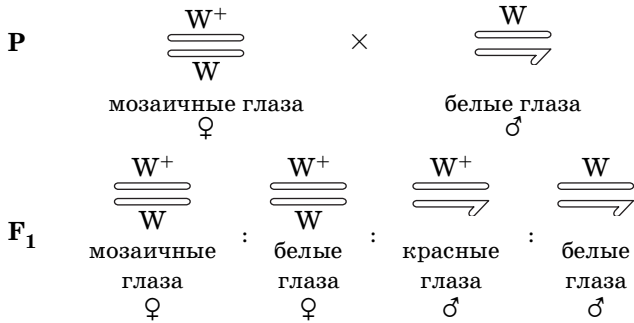
Хромосомы смогут обменяться только двумя участками: первый — с генами 1, 2, второй — с генами 6, 7, 8, 9:



211. При скрещивании самки дрозофилы с мозаичными глазами (светлые пятна) с белоглазым самцом в потомстве получены самки с мозаичными и белыми глазами, красноглазые и белоглазые самцы. Определите характер наследования окраски глаз и генотипы родителей.

Решение. Результаты скрещивания дрозофил получились разные среди самцов и самок в потомстве, что указывает на сцепление с полом. Очевидно, что красноглазие могли получить самцы в потомстве от матери (самки с мозаичными глазами), белоглазие — тоже с X-хромосомой матери. Ясно, что в одной X-хромосоме матери находится ген (W^+), определяющий красную окраску глаз (доминантный ген), а в другой — рецессивный ген (W), определяющий белую окраску. Однако у гетерозиготной самки мозаичность глаза могла определяться нестабильностью доминирования гена красноглазия, что обычно происходит при перемещении его к гетерохроматиновому району хромосомы (эффект положения гена).

В единственной X-хромосоме самца находится рецессивный ген белой окраски глаз (— — X-хромосома, — — Y-хромосома).



Контрольные задачи

212. Расу 1, гомозиготную по сцепленным генам А, В, С, D, Е скрещивают с расой 2, имеющей рецессивные аллели этих генов. При анализирующем скрещивании оказалось, что у гибридов F₁ образуются только четыре типа гамет: ABCDE, ABCDe, abcdE и abcde. Объясните этот случай наследования.

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

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

215. Если зигота человека имеет лишнюю хромосому № 21, то из нее развивается ребенок с синдромом Дауна; если в зиготе не хватает одной хромосомы № 21, то она гибнет (спонтанный аборт). Мать имеет 45 хромосом, так как одна из 21-й пары хромосом транслоцирована на хромосому из 15-й пары (это можно изобра-

зить как 15/21), а отец нормальный. Какие по генотипу могут образоваться зиготы и какова их дальнейшая судьба?

216. У кукурузы гены во второй хромосоме расположены в следующем порядке: ген, определяющий белую обертку, затем — определяющий блестящие листья, потом — опушенность, и, наконец, — перикап шоколадного цвета. В одной из линий было найдено, что порядок генов иной: белая обертка, опушенность, блестящие листья и шоколадного цвета перикап. Чем это можно объяснить? Как будет идти конъюгация хромосом у гибридов между такими линиями?

217. Изобразите конъюгацию следующих хромосом (цифрами обозначены гены):

$$\frac{1.2.10.9.8.7.6.5.4.3.11.12}{1.2.3.4.5.6.7.8.9.10.11.12}$$

218. Изобразите конъюгацию следующих хромосом (цифрами обозначены гены):

$$\frac{1.2.3.4.5.6.7.8.9.10.12}{1.2.3.4.5.6.7.7.7.7.8.9.10.11.12}$$

219. Изобразите конъюгацию следующих хромосом (цифрами обозначены гены):

$$\frac{1.2.3.4.5.6.7.8.9.10.11.12.13.14.15.16}{1.2.3.6.5.4.7.8.15.14.11.10.9.16}$$

220. Ниже изображена хромосома, маркированная 7 генами (от а до g), а также 5 хромосом, которые теоретически могли из нее возникнуть в результате различных хромосомных перестроек (делеции, дупликации, инверсии, транслокации). Эти хромосомы могли появиться лишь тогда, когда перестройки возникали в одном определенном порядке. Укажите порядок возникновения перестроек и назовите каждую из них:

Хромосома	Порядковый номер	Наименование перестройки
abcdefg
abxefyz
abfedccg
abxeyz
abfedcg
abfexyz

7.4. Геномные мутации

Геномными называются мутации, приводящие к изменению числа хромосом, которые связаны с нерасхождением отдельных хромосом или целых наборов хромосом. Это происходит в результате разрушения тянущих нитей или всего веретена деления. При разрушении веретена деления удвоенный набор хромосом остается в той же клетке, так как клетка не делится. Если разрушаются отдельные нити веретена деления, то одни клетки оказываются с избытком отдельных хромосом, а в других будут отсутствовать некоторые хромосомы. Все геномные мутации можно разделить на две группы.

Первая группа — **анеуплоидия** — заключается в утрате или добавлении к гаплоидному или диплоидному набору отдельных хромосом — $n + 1$, $2n + 1$, $2n - 1$. Примерами анеуплоидии является трисомия 2-й хромосомы, или синдром Дауна, у человека: в 21 паре хромосом вместо двух — три. Моносомия X0, или синдром Шерешевского—Тернера, при котором происходит утрата половой X-хромосомы. Трисомия XXУ, или синдром Клайнфельтера, когда появляется лишняя X-хромосома в половой паре.

Эти примеры — основные хромосомные аномалии человека, которые характеризуются умственной отсталостью и другими признаками.

Вторая группа геномных мутаций — **полиплоидия** — заключается в увеличении числа хромосом, кратного гаплоидному: $3n$ — триплоид, $4n$ — тетраплоид, $5n$ — пентоплоид. Возникновение полиплоидов связано с нарушением митоза или мейоза. В частности, нерасхождение гомологичных хромосом в мейозе приводит к формированию гамет с увеличенным числом хромосом. У диплоидного организма в результате такого процесса могут образоваться диплоидные ($2n$) гаметы, от слияния которых образуется тетраплоидный организм. Примером тетраплоида является капустно-редечный гибрид. Полиплоидные виды растений довольно часто обнаруживаются в природе; у животных полиплоидия редка. Некоторые полиплоидные растения характеризуются более мощным ростом, крупными размерами и другими свойствами, что делает их ценными для генетико-селекционных работ.

Среди полиплоидов различают формы, у которых несколько раз повторен один и тот же набор хромосом — **автополиплоиды**, а также полиплоиды, возникшие у межвидовой гибридизации и содержащие несколько разных наборов хромосом — **аллополиплоиды**.

Вопросы для самоконтроля

1. Дайте определение термину «изменчивость».
2. Предположим, что в природе существует только изменчивость, а наследственность отсутствует. Какими были бы последствия в этом случае?
3. Какие механизмы являются источниками комбинативной изменчивости?
4. В чем принципиальное различие между фенотипической и генотипической изменчивостью?
5. Почему ненаследственную изменчивость называют групповой, или определенной?
6. Как на проявлении качественных и количественных признаков отражается влияние факторов окружающей среды?

7. В чем может заключаться биологическое значение преобразования фенотипа под действием факторов среды без изменения генотипа?

8. По каким принципам можно провести классификацию мутаций?

9. Какие механизмы могут лежать в основе появления мутаций у организмов?

10. В чем заключаются различия в наследовании соматических и генеративных мутаций? Каково их значение для отдельного организма и целого вида?

11. Какие факторы среды могут активизировать процесс мутаций и почему?

12. Какие факторы среды могут оказать наибольшее мутагенное действие?

13. Почему деятельность человека увеличивает мутагенное действие среды?

14. Как используются мутагены в селекции микроорганизмов, растений и животных?

15. Какие мероприятия требуется проводить по защите людей и природы от действия мутагенов?

16. Какие мутации можно назвать летальными? Что отличает их от других мутаций?

17. Приведите примеры летальных мутаций.

18. Имеются ли вредные мутации у человека?

19. Почему нужно хорошо знать строение хромосом человека?

20. Какой набор хромосом встречается при синдроме Дауна?

21. Перечислите хромосомные нарушения, которые могут возникнуть при действии ионизирующих излучений?

22. Какие типы генных мутаций вам известны?

23. Чем отличаются генные мутации от геномных?

24. К какому типу мутаций относится полиплоидия?

ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ

Все виды живых организмов в природе реально представлены устойчивыми совокупностями особей — **популяциями**, т. е. каждый вид представляет собой систему взаимодействующих популяций. Популяции в пределах вида в большей или меньшей степени изолированы друг от друга, поэтому каждая популяция образует свою генетически устойчивую систему и формирует собственную экологическую нишу. В генетическом смысле популяция — это пространственно-временная группа скрещивающихся между собой особей одного вида, изолированная от таких же соседних совокупностей, где непрерывно протекает мутационный процесс, приводя к проявлению новых вариантов генов и соответственно признаков.

С эволюционной точки зрения представляют интерес вопросы изучения генетической структуры популяций и тех процессов, которые разыгрываются в сменяющихся друг друга поколениях особей. Именно **популяционная генетика** изучает генотипический состав популяций разных видов организмов и позволяет проследить изменения частот аллелей и генотипов в генофонде популяций. **Генофонд** — совокупность генов (аллелей) у группы особей популяции или вида.

Обычно говоря о популяции, мы имеем в виду, что ее члены не только в той или иной степени связаны родственными узами, но и в значительной степени доступны друг другу как брачные партнеры. В единой популяции всевозможные варианты скрещиваний должны быть примерно равновероятны. При полной случайности внутрипопуляционных скрещиваний говорят о **пан-**

миксии: о свободном скрещивании разнополых особей с разными генотипами в популяции перекрестнооплодотворяющихся организмов.

Часто популяция, являясь панмиктической по отношению к одной группе локусов (признаков), не является таковой по отношению к другой группе признаков. Например, для человеческих популяций характерна (правда не всегда) особенность скрещиваний в отношении цвета кожи (преимущественное вступление в брак людей одной расы). Вместе с тем, те же популяции можно считать панмиктическими по отношению ко многим другим локусам, например, определяющим группу крови брачных партнеров.

Предположение о случайности скрещиваний позволяет рассматривать генотипы всех особей, образующих популяцию, как единую совокупность генов, отвлекаясь при этом от их носителей. Говорят, что панмиктическая популяция имеет единый генофонд. Генофонд диплоидной популяции, насчитывающий N особей, состоит из $2N$ гаплоидных геномов, т. е. содержит $2N$ генов каждого локуса и N пар гомологичных хромосом (исключение составляют половые хромосомы и локализованные на них гены, которые представлены в одном экземпляре).

Популяции подразделяются на **перекрестнооплодотворяющиеся** (животные, многие растения) и **самооплодотворяющиеся** (часть растений). Естественно, наследование в разных типах популяций будет различным.

Рассмотрим, как происходит наследование в этих двух типах популяций.

У перекрестнооплодотворяющихся организмов поддержание популяции основано на свободном скрещивании особей с разными генотипами (панмиксия).

Частоты доминантного и рецессивного аллелей, встречающихся в генофонде популяции, связаны соотношением:

$$p + q = 1,$$

где p — относительная частота доминантного аллеля (A), q — частота рецессивного аллеля (a).

Если начальная популяция будет состоять из доминантных и рецессивных гомозигот (AA и aa) в равном количестве, то они образуют поровну гаметы с доминантными и рецессивными аллелями.

В 1908 г. математик Г. Харди в Англии и врач В. Вайнберг в Германии независимо друг от друга установили математическую зависимость между частотами аллелей и генотипов в популяциях организмов — **закон генетического равновесия**, или **закон Харди—Вайнберга**. Согласно этому закону частота гомозиготных и гетерозиготных организмов в идеальных популяциях при условии свободного скрещивания остается постоянной и выражается уравнением:

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2 \quad (p, q — частоты аллелей).$$

При этом $p + q = 1$, $p = 1 - q$, $q = 1 - p$.

В результате этого можно в любой популяции выявить частоту генов, генотипов, фенотипов.

Если допустить, что все особи мужского пола вносят одинаковый вклад в репродукцию (условно в некий общий фонд спермы) и особи женского пола — также одинаковый вклад (в общий фонд яйцеклеток), то частоты генотипов можно определить путем перемножения частоты разных типов гамет из фонда гамет отца ($p_{\text{сперм}} + q_{\text{сперм}}$) и фонда гамет матерей ($p_{\text{яйц}} + q_{\text{яйц}}$). Частоты зигот AA, Aa и aa будут соответственно равны p^2 , $2pq$, q^2 . Поскольку частоты генотипов потомков равны квадрату частот генов среды гамет родителей при условии ($p_{\text{сперм}} = p_{\text{яйц}}$) и ($q_{\text{сперм}} = q_{\text{яйц}}$), то $(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2 = 1$.

Полученная формула является математическим выражением закона Харди—Вайнберга, которая в приведенном виде отражает относительные частоты генотипов в популяции, распределенные следующим образом:

$$(AA)p^2 + (Aa)2pq + (aa)q^2 = 1.$$

Действительно, состав возникающих зигот, или, что то же самое, генетический состав следующего поколения, легко понять при рассмотрении таблицы:

ЧАСТОТА (ВЕРОЯТНОСТЬ) ГЕНОТИПОВ ПОТОМКОВ
ПРИ ПАНМИКСИИ

Гены	А	а
Вероятности	p	$1 - p$
А	АА	Аа
p	p^2	$p(1 - p)$
а	Аа	аа
$1 - p$	$p(1 - p)$	$(1 - p)^2$

Так как встречи половых клеток случайны или независимы, то согласно теории вероятности частота каждого сочетания (АА, Аа и аа) в среднем равна произведению соответствующих частот. Каждая клетка таблицы показывает генотипы и их вероятности в следующем поколении при условии свободного скрещивания, или панмиксии. Это означает, что если количество индивидов в популяции равно N , то индивидов с генотипом АА в среднем будет p^2N , индивидов с генотипом Аа будет $2p(1 - p)N$ и индивидов с генотипом аа соответственно — $(1 - p)^2N$. Эти численные отношения в популяции устанавливаются за одно поколение и в дальнейшем они и не изменяются. Эти утверждения и составляют сущность закона Харди—Вайнберга.

Равновесие в перекрестнооплодотворяющейся популяции сохраняется только при определенных условиях.

Условия существования в природе идеальной популяции:

- 1) популяция состоит из большого числа особей;
- 2) особи в популяции скрещиваются свободно (панмиксия), т. е. случайным образом;
- 3) отсутствуют мутации;
- 4) все генотипы одинаково плодовиты, т. е. отсутствует отбор;
- 5) поколение в популяции не прерывается;

б) отсутствует обмен между особями данной популяции и соседней с ней, т. е. популяция полностью изолирована от других популяций.

Конечно, вряд ли все условия выполняются в естественных популяциях. Тем не менее сформулированный закон в виде уравнения способствует пониманию отдельных процессов, происходящих в свободно скрещивающихся популяциях: расчет частоты мутантных генов в гомо- и гетерозиготном состояниях, слежение за накоплением в популяциях вредных и полезных мутаций, прогнозирование вероятности рождения особей с генетическими аномалиями и т. п.

В самооплодотворяющихся популяциях из поколения в поколение частота гомозигот будет неуклонно возрастать, а гетерозигот — уменьшаться, т. е. будет идти процесс гомозиготизации и разложение популяции на отдельные линии с различными генотипами.

Если взять вначале гетерозиготу Aa и коэффициент размножения 4 — именно таково минимальное число потомков от каждого, обеспечивающее расщепление $1AA : 2Aa : 1aa$, то можно проследить соотношение генотипов в ряду поколений (табл. 11).

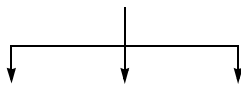
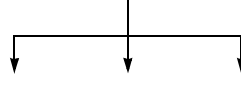
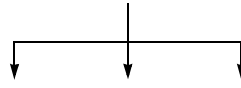
Схема динамики самооплодотворяющейся популяции показывает, что полной гомозиготизации популяция теоретически не может достигнуть. Этому же будут препятствовать обязательно возникающие рецессивные мутации у доминантных гетерозигот или доминантные у рецессивных гетерозигот. Соотношение фенотипов $3 : 1$, а в F_5 — $17 : 15$. Следовательно, в дикой природе популяции и в сельском хозяйстве сорта самоопыляющихся растений практически представлены преимущественно гомозиготными формами, т. е. с чистыми линиями. Это открытие было сделано в 1903 г. датским генетиком В. Йогансенем. Соотношение генотипов от исходной гетерозиготы можно рассчитать по формуле:

$$\frac{2^{n+1}-2}{2} AA : 2Aa : \frac{2^{n+1}-2}{2} aa,$$

где n — порядковый номер поколения.

Таблица 11

ДИНАМИКА САМООПЛОДОТВОРЯЮЩЕЙ ПОПУЛЯЦИИ

Поко- ление	P AA × aa	Частота генотипов, %	
		гомо- зигот	гетеро- зигот
F ₁	Aa	0	100
F ₂	1AA : 2Aa : 1aa 	50	50
F ₃	$\frac{4AA \ 2Aa}{6AA}$ 4Aa $\frac{2aa \ 4aa}{6aa}$ или 3AA : 2Aa : 3aa 	75	25
F ₄	$\frac{12AA \ 2Aa}{14AA}$ 4Aa $\frac{2aa \ 12aa}{14aa}$ или 7AA : 2Aa : 7aa 	87,5	12,5
F ₅	$\frac{28AA \ 2Aa}{30AA}$ 4Aa $\frac{2aa \ 28aa}{30aa}$ или 15AA : 2Aa : 15aa	93,75	6,25

Исходя из вышеизложенного можно определить долю гетерозигот в n -поколении гена:

$$\left(\frac{1}{2}\right)^n, \text{ или } \frac{1}{2^n}.$$

Необходимо отметить, что частота генотипов определяется в процентах или долях единицы особей определенного генотипа по отношению ко всем изученным особям.

Примеры решения задач

221. Взяты 5 длинностебельных гетерозиготных (Aa) растений гороха и 2 короткостебельных гомозиготных (AA). Горох — самоопылитель. Определите соотношение генотипов в F_5 .

Решение. Соотношение генотипов в F_5 от каждого гетерозиготного растения будет

$$\frac{2^6 - 2}{2} AA : 2Aa : \frac{2^6 - 2}{2} aa, \text{ т. е. } 31AA : 2Aa : 31aa$$

(согласно приведенной выше формуле). Всего же от 5 гетерозиготных растений с учетом коэффициента размножения будет получено $5 \cdot 4 \cdot 4 \cdot 4 \cdot 4 \cdot 4 = 5120$ растений. Следовательно, среди 5120 растений каждый генотип будет составлять: 2480AA : 160Aa : 2480aa.

Кроме того, 2 короткостебельных гомозиготных растения дадут потомство $2 \cdot 4 \cdot 4 \cdot 4 \cdot 4 \cdot 4 = 2048$. Таким образом, окончательное соотношение генотипов в популяции: 4528AA : 160Aa : 2480aa, после сокращения — 283AA : 10Aa : 155aa.

222. В одной панмиктической популяции частота аллеля равна 0,2, а в другой — 0,8. В какой популяции больше гетерозигот.

Решение. Если частота аллеля b будет q , а аллеля B — p , то в первой популяции $q = 0,2$, а $p = 0,8$, во второй $q = 0,8$, а $p = 0,2$. Частота гетерозигот Bb равна $2pq$, в первой популяции $2 \cdot 0,8 \cdot 0,2 = 0,32$, а во второй $2 \cdot 0,2 \cdot 0,8 = 0,32$, т. е. частоты гетерозигот будут равны.

223. Вычислите процент людей, являющихся носителями гена альбинизма, если известно, что частота встречаемости людей альбиносов составляет $\frac{1}{10\,000}$. Сравните частоты встречаемости рецессивного признака и носителей в популяции.

Решение. Так как аллель альбинизма — это рецессивный ген a , то aa — альбиносы. A — аллель нормы; AA , Aa — люди с нормальной пигментацией, причем Aa — носители альбинизма. Исходя из уравнения Харди—Вайнберга $p^2 + 2pq + q^2 = 1$ и частоты aa — q^2 имеем:

$$q^2 = 1/10\,000 = 0,0001,$$

откуда $q = 0,001$, или 1% альбиносов в популяции.

По уравнению $p + q = 1$ вычисляем p , т. е. частоту AA :

$$p = 1 - q, \quad p = 1 - 0,001 = 0,999, \quad \text{или } 99,9\%.$$

Вычисляем число гетерозигот (носителей гена альбинизма); $2pq = 2 \cdot 0,999 \cdot 0,001 = 0,002$, или 0,2%.

Таким образом, в популяциях людей 0,2% являются носителями гена альбинизма.

224. В один сосуд помещено 10 пар мух дрозофилы из линии с рецессивными коричневыми глазами и 40 пар из красноглазой линии. Какое соотношение фенотипов будет в F_5 при условии панмиксии?

Решение. В данной популяции начальное соотношение аллелей $1a : 4A$. Следовательно, частота рецессивного аллеля в начальной популяции равна $q = 0,2$, а доминантного $P = 0,8$. При условии панмиксии эти частоты будут поддерживаться в дальнейшем во всех поколениях. Согласно закону Харди—Вайнберга частота генотипов во всех поколениях равна $P^2AA : 2PqAa : q^2aa$. Подставим значения P и q в формулу, получим $0,64AA : 0,32Aa : 0,04aa$. Помним о том, что гетерозиготные особи несут доминантный признак, и получаем соотношение фенотипов в данной популяции в F_5 — $0,96$ красноглазых : $0,04$ коричневоглазых.

225. В популяции частота гена A — $0,6$ и a — $0,4$. Укажите возможные варианты строения популяции с данными частотами. Какая из предложенных популяций находится в состоянии равновесия.

Решение. При частотах 0,6А и 0,4а возможны следующие строения популяций (для удобства все варианты объединены в таблицу):

Номер популяции	AA	Aa	aa	<i>p</i>	<i>q</i>
№ 1	0,2	0,8	0	0,6	0,4
№ 2	0,36	0,48	0,16	0,6	0,4
№ 3	0,5	0,2	0,3	0,6	0,4
№ 4	0,6	0	0,4	0,6	0,4

Популяция № 2 будет находится в состоянии популяционного равновесия, так как подчиняется закону Харди—Вайнберга. Другие популяции, хотя и отличаются по частотам генотипов, но состояние популяционного равновесия наступит в них в первом же поколении от свободного скрещивания: 84% будут иметь доминантный фенотип (в случае полного доминирования), а 16% — рецессивный генотип.

226. Популяция состоит из 10 000 особей, гомозиготных по доминантному гену А, 20 000 гетерозиготных особей с генотипом Аа и 20 000 особей, гомозиготных по рецессивному гену а. Годовой приплод в этой популяции составляет 25 000 детенышей. Каков состав этого приплода по генотипу? Скрещивание неизбирательное, мутаций нет.

Решение. В этой популяции начальное соотношение генотипов — 1АА : 2Аа : 1аа, следовательно, соотношение аллелей 2А : 3а.

Частота рецессивного аллеля будет равна 0,6; а доминантного — 0,4.

Рассчитаем согласно закону Харди—Вайнберга соотношение генотипов в потомстве:

$$p^2AA = 0,16AA; \quad q^2aa = 0,36aa; \quad 2pqAa = 0,48.$$

Следовательно, соотношение генотипов у детенышей будет 16% АА : 48% Аа : 36аа. Проведя математические

вычисления, получаем, что из 25 000 детенышей — 4000 гомозигот с генотипом AA, 9000 гомозигот с генотипом aa и 12 000 гетерозигот с генотипом Aa.

Контрольные задачи

227. На пустынный островок случайно попало одно зерно пшеницы, гетерозиготной по некоторому гену В. Оно возшло и дало начало серии поколений, размножающихся путем самоопыления. Каким будет доля гетерозиготных растений среди представителей шестого поколения?

228. Рассматриваемая популяция состоит из 9000 особей. Из них:

3000 особей имеют генотип AA;

4500 особей — генотип Aa;

1500 особей — генотип aa.

Определите частоту встречаемости аллелей А и а в данной популяции.

229. В некоторой популяции 1000 особей имеют генотип СС, 2000 особей — генотип Сс и 7000 особей — генотип aa. Определите частоту аллелей С и с.

230. Исходное растение — гетерозигота Bb. Определите частоты генотипов в F₈ при самоопылении.

231. Высеяны в равных количествах семена краснозерной пшеницы (AA и Aa) и белозерной (aa). Пшеница размножается путем самоопыления. Какое соотношение краснозерных и белозерных растений будет через 5 лет?

232. Имеется группа животных, состоящая из 10% особей с генотипом AA и 90% — с генотипом aa. Установите частоты генотипов AA, Aa и aa в этой популяции в F₃ при условии панмиксии.

233. Исходное соотношение генотипов в некой панмиктической популяции 2AA : 1Aa : 3aa. Какой будет генотипическая структура этой популяции в F₃?

234. Две популяции имеют следующие структуры:

первая — 0,33AA : 0,14Aa : 0,53aa;

вторая — 0,24AA : 0,32Aa : 0,44aa.

Каково будет соотношение генотипов в следующем поколении в обеих популяциях при условии панмиксии?

235. Имеются три группы особей со следующей частотой генотипов:

60% EE и 40% ee ;

50% EE , 30% Ee и 20% ee ;

30% EE , 40% Ee и 30% ee .

Определите, какие частоты генотипов установятся во втором поколении в каждой из трех групп при условии панмиксии.

236. Соотношение в выборке следующее — $10aa : 1AA : 10Aa$. Определите генотипическую структуру F_3 при самоопылении и панмиксии.

237. В панмиктической популяции соотношение трех пар аллелей следующее — $1A : 1a, 99B : 1b, 1D : 99d$. Определите частоты разных генотипов по каждой паре аллелей.

238. В одной популяции имеется три генотипа в соотношении $9AA : 6Aa : 1aa$. Находится ли данная популяция в состоянии генетического равновесия? Рассчитайте генотипический состав популяции следующего поколения при панмиксии.

239. Доля особей AA в большой перекрестноскрещивающейся популяции равна 0,09. Какая часть популяции должна быть гетерозиготной по аллелю A ?

240. Из 14 345 лисиц, изученных Ромашовым и Ильиной, 12 лисиц черные, 678 — промежуточной окраски, а 13 655 лисиц — рыжие. Найдите частоты генов черной и рыжей окраски меха в популяции лисиц.

241. Укажите, какие из перечисленных ниже популяций равновесны, а какие — нет (даны частоты генотипов соответственно AA, Aa, aa):

1) 0,5; 0; 0,5; 2) 25; 10; 1; 3) 0,36; 0,15; 0,49;

4) 0,09; 0,10; 0,81; 5) 1; 1; $1/4$; 6) 0,45; 0,45; 0,10;

7) 0,22; 0,36; 0,42; 8) 0,5625; 0,3750; 0,0625.

242. Альбинизм у подсолнечника наследуется как рецессивный признак. На опытном участке у одного из сортов подсолнечника из обследованных 17 385 растений 39 оказались альбиносами. Определите частоту гена альбинизма и генотипическую структуру этого сорта.

243. Аниридия (отсутствие радужной оболочки глаза у человека) наследуется как аутосомный доминантный

признак и встречается с частотой 1 : 20 000. Определите частоту гена аниридии и генотипическую структуру изолированной популяции.

244. Фенилкетонурия (повышенное содержание фенилаланина в организме) у человека наследуется как рецессивный аутосомный признак и встречается с частотой 1 : 40 000. Определите частоту аллелей и генотипическую структуру популяции.

Вопросы для самоконтроля

1. Какую группу особей можно назвать популяцией? Назовите основные характеристики популяции.

2. Что такое генофонд популяции?

3. От чего зависит разнообразие генофонда популяции?

4. Почему так важно сохранить генофонды ныне живущих видов животных и растений? Какие практические меры можно для этого предпринять?

5. Как определяются частоты аллелей в популяции для одного аутосомного локуса?

6. Что такое идеальная популяция, и может ли она существовать?

7. Чем отличаются перекрестнооплодотворяющиеся и самооплодотворяющиеся популяции?

8. Что означает термин «панмиксия»?

9. Сформулируйте закон Харди—Вайнберга.

10. При каких условиях ожидается выполнение закона Харди—Вайнберга.

11. В чем биологический смысл закона Харди—Вайнберга?

12. Почему в реальных природных популяциях, несмотря на влияние различных факторов среды, частоты генотипов часто соответствуют уравнению Харди—Вайнберга?

13. Перечислите процессы, нарушающие закон Харди—Вайнберга.

14. Всегда ли частоты генотипов соответствуют частотам фенотипов? Приведите пример.

15. При изменяющихся или стабильных условиях среды популяция будет быстрее приближаться к равновесию?

МОЛЕКУЛЯРНАЯ БИОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

В 1869 г. швейцарский биохимик Иоганн Фридрих Мишер впервые обнаружил, выделил из ядер клеток и описал ДНК. Но только в 1944 г. О. Эйвери, С. Маклеодом и М. Макарти была доказана генетическая роль ДНК, т. е. было достоверно установлено, что передача наследственной информации связана с дезоксирибонуклеиновой кислотой. Это открытие явилось мощным фактором, стимулирующим изучение наследственности на молекулярном уровне. С тех пор началось бурное развитие молекулярной биологии и генетики.

Нуклеиновые кислоты (от лат. *nucleus* — ядро) — это природные высокомолекулярные органические соединения, обеспечивающие хранение и передачу наследственной (генетической) информации в живых организмах. В их состав входят: углерод (С), водород (Н), кислород (О), фосфор (Р). Нуклеиновые кислоты представляют собой нерегулярные **биополимеры**, состоящие из **мономеров** — **нуклеотидов**. В состав каждого нуклеотида входят:

- азотистое основание,
- простой углерод — 5-углеродный сахар пентоза (рибоза или дезоксирибоза),
- остаток фосфорной кислоты.

Существует два типа нуклеиновых кислот: дезоксирибонуклеиновая кислота — **ДНК**, содержащая дезоксирибозу, и рибонуклеиновая кислота — **РНК**, содержащая рибозу.

Рассмотрим каждый тип нуклеиновых кислот.

ДНК содержится почти исключительно в ядре клетки, иногда в органоидах: митохондриях, пластидах. **ДНК** —

это полимерное соединение с постоянным (стабильным) содержанием в клетке.

Строение ДНК. По своей структуре молекула ДНК представляет собой две полимерные цепи, соединенные между собой и закрученные в форме двойной спирали (рис. 39).

Создана модель структуры ДНК в 1953 г. Д. Уотсоном и Ф. Криком, за что оба были удостоены Нобелевской премии. Ширина двойной спирали всего около 0,002 мкм (20 ангстрем), зато длина ее исключительно велика — до нескольких десятков и даже сотен микрометров (для сравнения: длина самой крупной белковой молекулы в развернутом виде не превышает 0,1 мкм). Нуклеотиды расположены друг от друга на расстоянии 0,34 нм, а на один виток спирали приходится 10 нуклеотидов. Молекулярная масса ДНК велика: она составляет десятки, и даже сотни миллионов. Например, молекулярная масса (M_r) самой крупной хромосомы дрозофилы равна $7,9 \cdot 10^{10}$.

Основной структурной единицей одной цепи является нуклеотид, состоящий из азотистого основания, дезоксирибозы и фосфатной группы. ДНК содержит 4 вида азотистых оснований:

- пуриновые — аденин (А) и гуанин (Г),
- пиримидиновые — цитозин (Ц) и тимин (Т).

Суммарное количество пуриновых оснований равно сумме пиримидиновых.

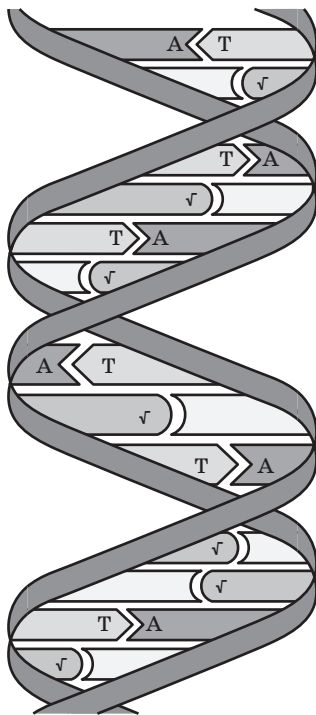


Рис. 39. Участок двуспиральной молекулы ДНК

Нуклеотиды ДНК тоже будут 4 видов соответственно: адениловый (А), гуаниловый (Г), цитидиловый (Ц) и тимидиловый (Т). Все нуклеотиды ДНК соединены в полинуклеотидную цепь за счет остатков фосфорных кислот, расположенных между дезоксирибозами. В полинуклеотидной цепи может быть до 300 000 и более нуклеотидов.

Таким образом, каждая цепь ДНК представляет полинуклеотид, в котором в строго определенном порядке расположены нуклеотиды. Азотистые основания подходят друг к другу настолько близко (рис. 40), что между ними возникают водородные связи. Четко проявляется в их расположении важная закономерность: аденин (А) одной цепи связан с тимином (Т) другой цепи двумя водородными связями, а гуанин (Г) одной цепи связан тремя водородными связями с цитозином (Ц) другой цепи, в результате чего формируются пары А-Т и Г-Ц. Такая способность

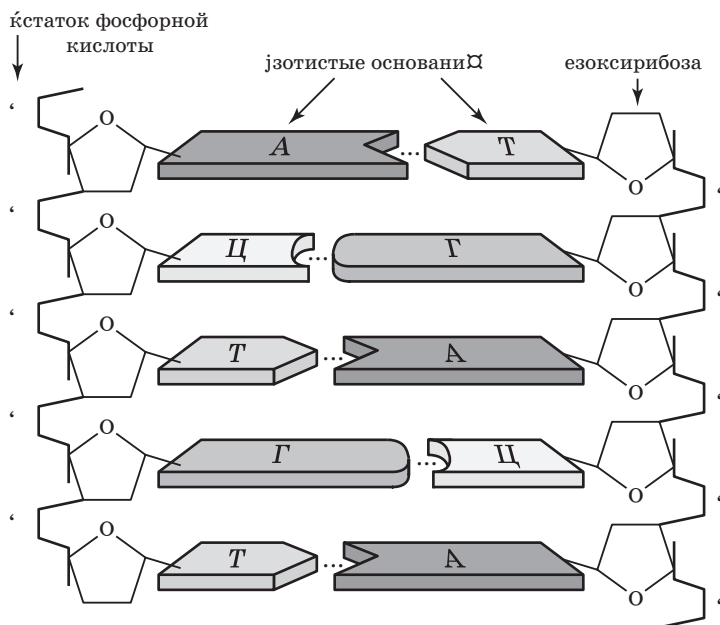


Рис. 40. Схематическое изображение молекулы ДНК

к избирательному соединению нуклеотидов называется **комплементарностью**, т. е. пространственное и химическое соответствие между парами нуклеотидов (см. рис. 40).

Последовательность соединения нуклеотидов одной цепи противоположна (комплементарна) таковой в другой, т. е. цепи, составляющие одну молекулу ДНК, разнонаправлены, или антипараллельны. Цепи закручиваются вокруг друг друга и образуют двойную спираль. Большое число водородных связей обеспечивает прочное соединение нитей ДНК и придает молекуле устойчивость, сохраняя в то же время ее подвижность — под влиянием ферментов она легко раскручивается (деспирализуется).

Репликация ДНК (редупликация ДНК) — процесс самовоспроизведения (самоудвоения) макромолекул нуклеиновых кислот, обеспечивающий точное копирование генетической информации и передачу ее от поколения к поколению.

Репликация ДНК происходит в период интерфазы перед клеточным делением. Материнская молекула ДНК (количество цепей ДНК в клетке равно $2c$) под действием ферментов раскручивается с одного конца, а затем из свободных нуклеотидов по принципу комплементарности на обеих цепях достраиваются дочерние полинуклеотидные цепи. В результате матричных реакций возникают две одинаковые по нуклеотидному составу дочерние молекулы ДНК, в которых одна из цепей старая материнская, а другая — новая, вновь синтезированная (количество ДНК в клетке становится равным $4c = 2 \times 2c$).

Функции ДНК.

1. Хранение наследственной информации о структуре белков или отдельных ее органоидов. Наименьшей единицей генетической информации после нуклеотида являются три последовательно расположенных нуклеотида — **триплет**. Последовательность триплетов в полинуклеотидной цепи определяет последовательность расположения аминокислот одной белковой молекулы (первичную структуру белка) и представляет собой ген. Вместе с белками ДНК входят в состав хроматина, вещества, из которого состоят хромосомы ядра клетки.

2. Передача наследственной информации в результате репликации при клеточном делении от материнской клетки — дочерним.

3. Реализация наследственной информации (хранящейся в виде генов) в результате матричных реакций биосинтеза через выработку специфических для клетки и организма белков. При этом на одной из ее цепей по принципу комплементарности из нуклеотидов окружающей молекулу среды синтезируются молекулы информационной РНК.

РНК — соединение с колеблющимся (лабильным) содержанием в клетке.

Строение РНК. По своей структуре молекулы РНК менее крупные, чем молекулы ДНК с молекулярной массой от 20—30 тыс. (т-РНК) до 1 млн (р-РНК), РНК-одноцепочечная молекула, построенная так же, как и одна из цепей ДНК. Мономеры РНК — нуклеотиды состоят из азотистого основания, рибозы (пентозы) и фосфатной группы. РНК содержит 4 азотистых основания:

пуриновые — аденин (А);

пиримидиновые — гуанин (Г), цитозин (Ц), урацил (У).

В РНК тимин заменен на близкий к нему по строению урацил (нуклеотид — уридиловый). Нуклеотиды соединены в полинуклеотидную цепь так же, как и в ДНК, за счет остатков фосфорных кислот, расположенных между рибозами.

По месту нахождения в клетке среди РНК выделяют: ядерные, цитоплазматические, митохондриальные, пластидные.

По выполняемым функциям среди РНК выделяют: транспортные, информационные и рибосомные.

Транспортные РНК (т-РНК) — одноцепочечные, но имеющие трехмерную структуру «клеверный лист», созданную внутримолекулярными водородными связями (рис. 41). Молекулы т-РНК — самые короткие. Состоят из 80—100 нуклеотидов. На их долю приходится около 10% от общего содержания РНК в клетке. Они переносят активированные аминокислоты (каждая т-РНК свою аминокислоту, всего известно 61 т-РНК) к рибосомам при биосинтезе белка в клетке.

Информационная (матричная) РНК (и-РНК, м-РНК) — одноцепочечная молекула, которая образуется в результате **транскрипции** на молекуле ДНК (копирует гены) в ядре и несет информацию о первичной структуре одной белковой молекулы к месту синтеза белка в рибосомах. Молекула и-РНК может состоять из 300—3000 нуклеотидов. На долю и-РНК приходится 0,5—1% от общего содержания РНК в клетке.

Рибосомные РНК (р-РНК) — самые крупные одноцепочечные молекулы, образующие вместе с белками сложные комплексы, поддерживающие структуру рибосом, на которых идет синтез белка.

На долю р-РНК приходится около 90% от общего содержания РНК в клетке.

Вся генетическая информация организма (структура его белков), заключена в его ДНК, состоящей из нуклеотидов, объединенных в гены. Напомним, что ген — единица наследственной информации (участок молекулы ДНК), содержащая информацию о структуре одного белка — фермента. Гены, обуславливающие свойства организмов, на-

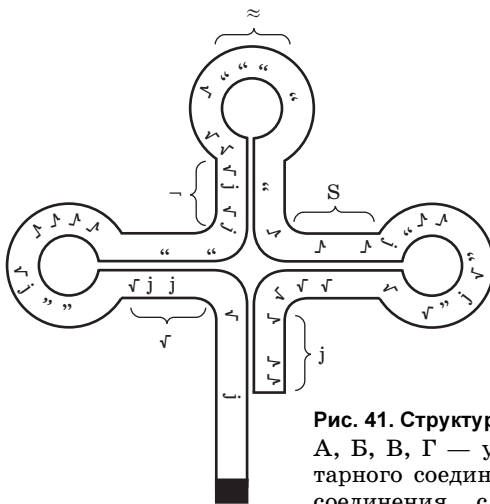
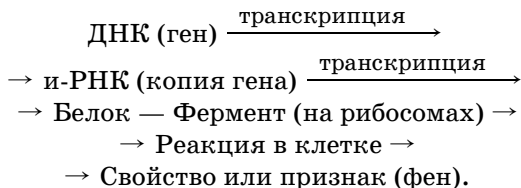


Рис. 41. Структура т-РНК:

А, Б, В, Г — участки комплементарного соединения; Д — участок соединения с аминокислотами; Е — антикодон (не соединенный триплет)

зывают *структурными*. А гены, которые регулируют проявление структурных генов, называют *регуляторными*. Проявление (экспрессия) гена (реализация наследственной информации) происходит следующим образом:



Для осуществления экспрессии гена существует **генетический код** — строго упорядоченная зависимость между основаниями нуклеотидов и аминокислотами (табл. 12).

Таблица 12

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОД

Первый нуклеотид	Второй нуклеотид				Третий нуклеотид
	У	Ц	А	Г	
У	ФЕН	СЕР	ТИР	ЦИС	У
	ФЕН	СЕР	ТИР	ЦИС	Ц
	ЛЕЙ	СЕР	СТОП	СТОП	А
	ЛЕЙ	СЕР	СТОП	ТРИ	Г
Ц	ЛЕЙ	ПРО	ГИС	АРГ	У
	ЛЕЙ	ПРО	ГИС	АРГ	Ц
	ЛЕЙ	ПРО	ГЛН	АРГ	А
	ЛЕЙ	ПРО	ГЛН	АРГ	Г
А	ИЛЕ	ТРЕ	АСН	СЕР	У
	ИЛЕ	ТРЕ	АСН	СЕР	Ц
	ИЛЕ	ТРЕ	ЛИЗ	АРГ	А
	МЕТ	ТРЕ	ЛИЗ	АРГ	Г
Г	ВАЛ	АЛА	АСП	ГЛИ	У
	ВАЛ	АЛА	АСП	ГЛИ	Ц
	ВАЛ	АЛА	ГЛУ	ГЛИ	А
	ВАЛ	АЛА	ГЛУ	ГЛИ	Г

Основные свойства генетического кода.

Триплетность — кодирование аминокислот осуществляется тройками (триплетами) оснований нуклеотидов. Количество кодирующих триплетов равно 64 (4 вида нуклеотидов: А, Т, Ц, Г, $4^3 = 64$).

Однозначность — каждый триплет кодирует только одну аминокислоту.

Вырожденность — число кодирующих триплетов превышает число аминокислот ($64 > 20$). Существуют аминокислоты, кодируемые более чем одним триплетом (в составе белков такие аминокислоты встречаются чаще). Есть три триплета, не кодирующие ни одну аминокислоту (УАА, УАГ, УГА). Они называются «нонсенс-кодонами» и играют роль «стоп-сигналов», означающих конец записи гена (общее количество кодирующих кодонов — 61).

Неперекрываемость (непрерывность) — считывание триплетов с ДНК при синтезе и-РНК идет строго по трем последовательным нуклеотидам, без перекрывания соседних кодонов. Внутри гена нет «знаков препинания».

Универсальность — одни и те же триплеты кодируют одни и те же аминокислоты у всех организмов, живущих на Земле.

Общепринятые сокращения названий аминокислот:

ФЕН — фенилаланин;	ГИС — гистидин;
ЛЕЙ — лейцин;	ГЛН — глутамин;
ИЛЕ — изолейцин;	ГЛУ — глутаминовая кислота;
МЕТ — метионин;	ЛИЗ — лизин;
ВАЛ — валин;	АСН — аспарагин;
СЕР — серин;	АСП — аспарагиновая кислота;
ПРО — пролин;	ЦИС — цистеин;
ТРЕ — треонин;	ТРИ — триптофан;
АЛА — аланин;	АРГ — аргинин;
ТИР — тирозин;	ГЛИ — глицин.

Таким образом, ДНК-носитель всей генетической информации в клетке — непосредственного участия в синтезе белка (т. е. реализации этой наследственной информации) не принимают. В клетках животных и растений молекулы ДНК отделены ядерной мембраной от цито-

плазмы, где происходит синтез белков. К рибосомам — местам сборки белков — высылаются из ядра посредник, который несет скопированную информацию и способен пройти через поры ядерной мембраны. Таким посредником является информационная РНК, которая участвует в матричных реакциях.

Матричные реакции — это реакции синтеза новых соединений на основе «старых» макромолекул, выполняющих роль матрицы, т. е. формы, образца для копирования новых молекул. Матричными реакциями реализации наследственной информации, в которых принимают участие ДНК и РНК являются:

1. Репликация ДНК — удвоение молекул ДНК, благодаря которым передача генетической информации осуществляется от поколения к поколению. Матрицей является материнская ДНК, а новыми, образованными по этой матрице — дочерние, вновь синтезированные 2 молекулы ДНК (рис. 42).

2. Транскрипция (лат. *transcription* — переписывание) — это синтез молекул РНК по принципу комплемен-

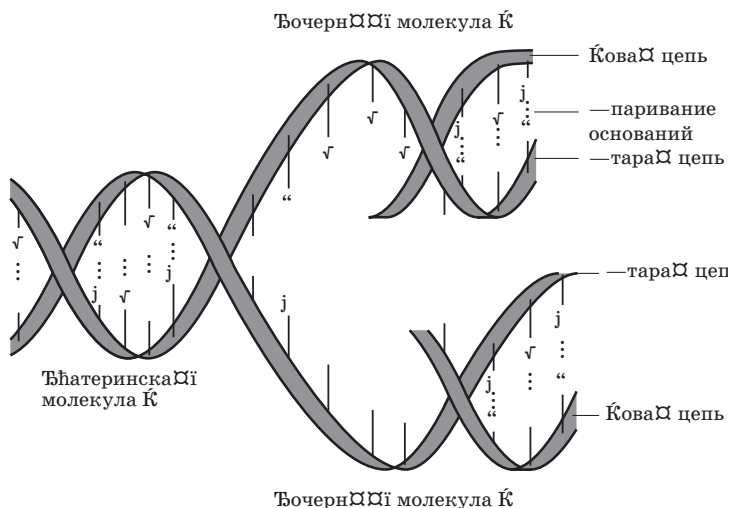


Рис. 42. Репликация ДНК

тарности на матрице одной из цепей ДНК. Происходит в ядре под действием фермента ДНК-зависимой — РНК-полимеразы. Информационная РНК — это одонителевая молекула, и копирование гена идет с одной нити двунитневой молекулы ДНК. Если в транскрибируемой нити ДНК стоит нуклеотид Г, то ДНК-полимераза включает Ц в состав и-РНК, если стоит Т, то включает А в состав и-РНК, если стоит Т, включает У (в состав РНК не входит тимин Т; рис. 43). Язык триплетов ДНК переводится на язык кодонов и-РНК (триплеты в и-РНК называются кодонами).

В результате транскрипции разных генов синтезируются все виды РНК. Затем и-РНК, т-РНК, р-РНК через поры в ядерной оболочке выходят в цитоплазму клетки для выполнения своих функций.

3. Трансляция (лат. *translatio* — передача, перевод) — это синтез полипептидных цепей белков на матрице зрелой и-РНК, осуществляемый рибосомами. В этом процессе выделяют несколько этапов:

Этап первый — *инициация* (начало синтеза — цепи). В цитоплазме на один из концов и-РНК (именно на тот, с которого начинался синтез молекулы в ядре) вступает рибосома и начинает синтез полипептида. Молекула т-РНК, транспортирующая аминокислоту метионин (т-РНК мет), соединяется с рибосомой и прикрепляется к началу цепи и-РНК (всегда кодом АУГ). Рядом с первой т-РНК (не имеющей никакого отношения к синтезирующему белку) присоединяется вторая т-РНК с аминокислотой. Если антикодон т-РНК, то между аминокислотами возникает пептидная связь, которую образует

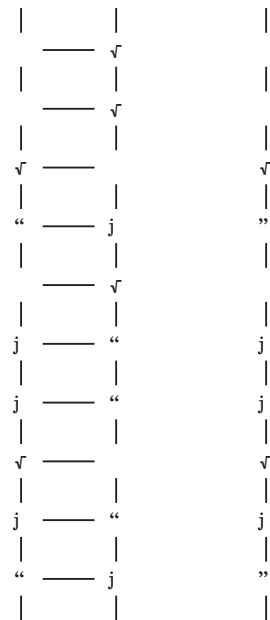


Рис. 43. Схема синтеза и-РНК по матрице ДНК

определенный фермент. После этого т-РНК покидает рибосому (уходит в цитоплазму за новой аминокислотой), а и-РНК перемещается на один кодон.

Второй этап — *элонгация* (удлинения цепи). Рибосома перемещается по молекуле и-РНК не плавно, а прерывисто, триплет за триплетом. Третья т-РНК с аминокислотой связывается своим антикодоном с кодоном и-РНК. При установлении комплиментарности связи рибосома делает еще шаг на один «кодон», а специфический фермент «сшивает» пептидной связью вторую и третью аминокислоту — образуется пептидная цепь. Аминокислоты в растущей полипептидной цепи соединяются в той последовательности, в которой расположены шифрующие их кодоны и-РНК (рис. 44).

Третий этап — *терминация* (окончание синтеза) цепи. Происходит при трансляции рибосомой одного из трех «нонсенс-кодонов» (УАА, УАГ, УГА). Рибосомы соскакивают с и-РНК, синтез белка завершен.

Таким образом, зная порядок расположения аминокислот в молекуле белка, можно определить порядок нуклеотидов (триплетов) в цепи и-РНК, а по ней — порядок пар нуклеотидов в участке ДНК и наоборот, учитывая принцип комплиментарности нуклеотидов.

Естественно, что в процессе матричных реакций вследствие каких-либо причин (естественных или искусственных) могут происходить изменения — мутации. Это генные мутации на молекулярном уровне — результат различных повреждений в молекулах ДНК. Генные мутации, происходящие на молекулярном уровне, затрагивают, как правило, один или несколько нуклеотидов. Все формы генных мутаций можно разделить на две большие группы.

Первая группа — сдвиг рамки считывания — представляет собой вставки или выпадения одной или нескольких пар нуклеотидов. В зависимости от места нарушения изменяется то или иное количество кодонов. Это наиболее тяжелые повреждения генов, так как в блок будут включены совершенно другие аминокислоты.

На такие делеции и вставки приходится 80% всех спонтанных генных мутаций.

Наибольшим повреждающим действием обладают так называемые **нонсенс-мутации**, которые связаны с появлением кодонов-терминаторов, вызывающих остано-

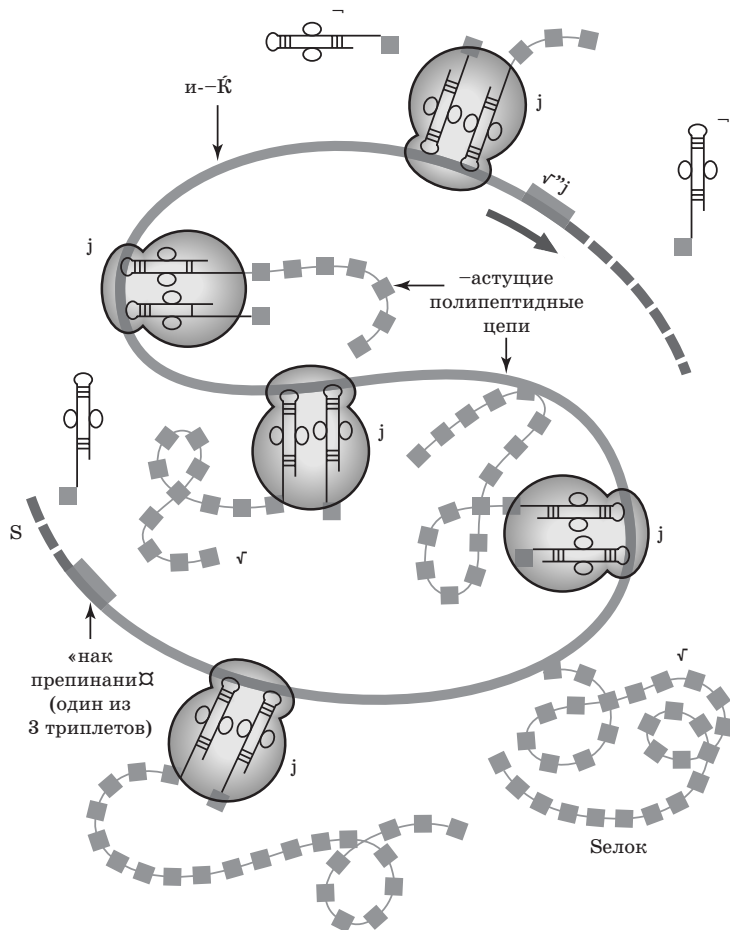


Рис. 44. Трансляция — синтез белка на рибосомах:

А — рибосомы; Б — и-РНК; В — т-РНК с аминокислотами;
Г — полипептидная нить из аминокислот, т. е. белок

ку синтеза белка. Это может привести к преждевременному окончанию синтеза белка, который быстро деградирует. Результат — гибель клетки или изменение характера индивидуального развития.

Мутации, связанные с заменой, выпадением или вставкой в кодирующей части гена фенотипически проявляются в виде замены аминокислот в белке. В зависимости от природы аминокислот и функциональной значимости нарушенного участка, наблюдается полная или частичная потеря функциональной активности белка. Как правило, это выражается в снижении жизнеспособности, изменении признаков организмов и т. д.

Вторая группа — это генные мутации с заменой пар оснований нуклеотидов. Существуют два типа замены оснований:

1. Транзиция — замена одного пуринового на пуриновое основание (А на Г или Г на А) или одного пиримидинового на пиримидиновое (Ц на Т или Т на Ц).

2. Трансверсия — замена одного пуринового основания на пиримидиновое или наоборот (А на Ц, или Г на Т, или А на У).

Ярким примером трансверсии является серповидноклеточная анемия, возникающая из-за наследственного нарушения структуры гемоглобина. У мутантного гена, кодирующего одну из цепей гемоглобина, нарушен всего один нуклеотид, и в и-РНК происходит замена аденина на урацил (ГАА на ГУА).

В результате происходит изменение биохимического фенотипа, в В-цепи гемоглобина глутаминовая кислота заменена на валин. Эта замена изменяет поверхность гемоглобиновой молекулы: вместо двояковогнутого диска клетки эритроцитов становятся похожи на серпы и либо закупоривают мелкие сосуды, либо быстро удаляются из кровообращения, что быстро приводит к *анемии*.

Таким образом, значимость генных мутаций для жизнедеятельности организма неодинакова:

- некоторые «молчащие мутации» не оказывают влияния на структуру и функцию белка (например, замена нуклеотида, не приводящая к замене аминокислот);

- некоторые мутации ведут к полной потере функции белка и гибели клеток (например, нонсенс-мутации);
- другие мутации — при качественном изменении и-РНК и аминокислот ведут к изменению признаков организма;
- и, наконец, некоторые мутации, изменяющие свойства белковых молекул, оказывают повреждающее действие на жизнедеятельность клеток — такие мутации обуславливают тяжелое течение болезней (например, трансверсии).

Примеры решения задач

245. Одна из цепочек ДНК имеет последовательность нуклеотидов:

АГТ АЦЦ ГАТ АЦТ ЦГА ТТТ АЦГ ...

Какую последовательность нуклеотидов имеет вторая цепочка той же молекулы?

Решение. По принципу комплементарности достраиваем вторую цепочку (А–Т, Г–Ц). Она будет выглядеть так:

ТЦА ТГГ ЦТА ТГА ГЦТ ААА ТГЦ ...

246. Большая из двух цепей белка инсулина (так называемая цепь В) начинается со следующих аминокислот: фенилаланин-валин-аспарагин-глутаминовая кислота-гистидин-лейцин. Напишите последовательность нуклеотидов в начале участка молекулы ДНК, хранящего информацию об этом белке.

Решение. Поскольку одну аминокислоту могут кодировать несколько триплетов, точную структуру и-РНК и участка ДНК определить невозможно, структура может варьировать. Используя принцип комплементарности нуклеотидов и таблицу генетического кода (табл. 12) получаем один из вариантов:

Цепь белка		Фен	Вал	Асн	Глу	Гис	Лей
и-РНК		УУУ	ГУУ	ААУ	ГАА	ЦАЦ	УУА
ДНК	1-я цепь	ААА	ЦАА	ТТА	ЦТТ	ГТГ	ААТ
	2-я цепь	ТТТ	ГТТ	ААТ	ГАА	ЦАЦ	ТТА

247. Участок гена имеет следующее строение, состоящее из последовательности нуклеотидов:

ЦГГ ЦГЦ ТЦА ААА ТЦГ ...

Укажите строение соответствующего участка белка, информация о котором содержится в данном гене. Как отразится на строении белка удаление из гена четвертого нуклеотида?

Решение. Используя принцип комплементарности соединения оснований водородными связями и таблицу генетического кода (см. табл. 12), делаем все как в предыдущей задаче:

Цепь ДНК	ЦГГ	ЦГЦ	ТЦА	ААА	ТЦГ
и-РНК	ГЦЦ	ГЦГ	АГУ	УУУ	АГЦ
Аминокислоты цепи белка	Ала — Ала — Сер — Фен — Сер				

При удалении из гена четвертого нуклеотида — Ц произойдут заметные изменения — уменьшится количество и состав аминокислот в белке:

Цепь ДНК	ЦГГ	ГЦТ	ЦАА	ААТ	ЦГ
и-РНК	ГЦЦ	ЦГА	ГУУ	УУА	ГЦ
Аминокислоты цепи белка	Ала — Арг — Вал — Лей —				

248. При синдроме Фанкони (нарушение образования костной ткани) у больного с мочой выделяются аминокислоты, которым соответствуют кодоны в и-РНК: АУА, ГУЦ, АУГ, УЦА, УУГ, ГУУ, АУУ. Определите, выделение каких аминокислот с мочой характерно для синдрома Фанкони, если у здорового человека в моче содержатся аминокислоты аланин, серин, глутаминовая кислота и глицин.

Решение. Используя таблицу генетического кода, определим аминокислоты, которые кодируются указанными триплетами. Это изолейцин, валин, метионин, серин, лейцин, тирозин, валин, изолейцин. Таким образом, в моче больного только одна аминокислота (серин) такая

же, как у здорового человека, остальные шесть — новые, а три, характерные для здорового человека, отсутствуют.

249. Исследования показали, что в и-РНК содержится 34% гуанина, 18% урацила, 28% цитозина, 20% аденина. Определите процентный состав азотистых оснований в участке ДНК, являющегося матрицей для данной и-РНК.

Решение. Очевидно, что 34% гуанина в и-РНК в смысловой (считываемой) цепи ДНК будут составлять 34% цитозина, соответственно, 18% урацила — 18% аденина, 28% цитозина — 28% гуанина, 20% аденина — 20% тимина (по принципу комплементарности оснований нуклеотидов). Суммарно А + Т и Г + Ц в смысловой цепи будет составлять:

$$A + T = 18\% + 20\% = 38\%, \quad G + C = 28\% + 34\% = 62\%.$$

В антисмысловой (некодируемой) цепи (ДНК — двухцепочечная молекула) суммарные показатели будут такими же, только процент отдельных оснований будет обратный:

$$A + T = 20\% + 18\% = 38\%, \quad G + C = 34\% + 28\% = 62\%.$$

В обеих же цепях в парах комплементарных оснований будет поровну, т. е. аденина и тимина — по 19%, гуанина и цитозина по 31%.

250. Цепь А инсулина быка в 8-м звене содержит аланин, а лошади — треонин, в 9-м звене соответственно серин и глицин. Что можно сказать о происхождении инсулинов?

Решение. Посмотрим, какими триплетами в и-РНК кодируются упомянутые в условии задачи аминокислоты, и для удобства сравнения составим небольшую таблицу:

	Бык	Лошадь
8-е звено белка	АЛА	ТРЕ
и-РНК	ГЦУ	АЦУ
9-е звено белка	СЕР	ГЛИ
и-РНК	АГУ	ГГУ

Поскольку аминокислоты кодируются разными триплетами, взяты триплеты, минимально отличающиеся друг от друга. В данном случае у лошади и быка в 8-м и 9-м звеньях изменены аминокислоты в результате замены первых нуклеотидов в триплетях и-РНК: гуанин заменен на аденин (или наоборот). В двухцепочечной ДНК это будет равноценно замене пары Ц–Г на Т–А (или наоборот).

Следовательно, отличия цепей А инсулина быка и лошади обусловлены транзициями в участке молекулы ДНК, кодирующей 8-е и 9-е звенья цепи А инсулинов быка и лошади.

Контрольные задачи

251. В одной исследовательской лаборатории изучен участок одной из цепочек молекулы дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК). Оказалось, что он состоит из 24 мономеров-нуклеотидов:

ГТГ ТАА ЦГА ЦЦГ АТА ЦТГ ТАЦ АЦЦ ...

Каково строение соответствующего участка второй цепочки той же молекулы ДНК?

252. Молекула ДНК распалась на две цепочки. Одна из них имеет строение:

ТАГ АЦТ ГГТ АЦА ЦГТ ГГТ ГАТ ТЦА ...

Какое строение будет иметь вторая молекула ДНК, когда указанная цепочка достроится до полной двухцепочечной молекулы?

253. Полипептидная цепь одного белка животных имеет следующее начало:

лизин — глутамин — треонин — аланин — аланин —
аланин — лизин ...

С какой последовательности нуклеотидов начинается ген, соответствующий этому белку?

254. Одна из цепей рибонуклеазы (фермента поджелудочной железы) состоит из 16 аминокислот:

Глу — Гли — Асп — Про — Тир — Вал — Про — Вал —
Про — Вал — Гис — Фен — Асн — Ала — Сер — Вал.

Определите структуру участка ДНК, кодирующего эту часть рибонуклеазы.

255. Какой последовательностью нуклеотидов ДНК кодируется участок белка, если он имеет следующее строение:

пролин — валин — аргинин — пролин — лейцин —
валин — аргинин?

256. Меньшая цепь мономеров в молекуле инсулина (так называемая цепь А) заканчивается такими аминокислотами:

лейцин — тирозин — аспарагин — тирозин —
цистеин — аспарагин.

Какой последовательностью нуклеотидов ДНК кодируется данная цепь молекулы?

257. Какая последовательность аминокислот кодируется такой последовательностью нуклеотидов ДНК:

ЦЦТ АГТ ГТГ ААЦ ЦАГ ТЦА?

258. С какой последовательности аминокислот начинается белок, если он закодирован такой последовательностью нуклеотидов:

АЦГ ЦЦЦ АТГ ГЦЦ ГГТ АЦЦ?

Каким станет начало полипептидной цепи синтезируемого белка, если под влиянием рентгеновских лучей пятый нуклеотид окажется выбитым из молекулы ДНК?

259. Определите порядок следования аминокислот в участке молекулы белка, если известно, что он кодируется такой последовательностью нуклеотидов ДНК:

ТГА ТГЦ ГТТ ТАТ ГЦГ ЦЦЦ.

Как изменится белок, если химическим путем будут удалены девятый и тринадцатый нуклеотиды?

260. Назовите последовательные мономеры участка молекулы белка, который синтезируется на основе информации, «записанной» в молекуле ДНК таким порядком нуклеотидов:

ТЦТ ЦЦЦ ААА ААГ АТА ГГТ ЦАТ.

Как отразится на строении белка выпадение из молекулы ДНК первого нуклеотида?

261. В и-РНК последний кодон ААА изменен в УАА. Какой нуклеотид заменен в антисмысловой цепи ДНК? К чему это может привести?

262. У человека, больного цистинурией с мочой выделяются аминокислоты, которым соответствуют кодоны и-РНК:

ЦУУ, ГУУ, ЦУГ, ГУГ, УЦГ, ГУЦ, АУА.

У здорового человека в моче обнаруживаются аланин, серин, глутаминовая кислота, глицин. Выделение каких аминокислот характерно для больных цистинурией?

263. Известно, что четвертый пептид гемоглобина А содержит 8 аминокислот в следующей последовательности:

Вал — Гис — Лей — Тре — Про — Глу — Глу — Лиз.

В гемоглобине S шестая аминокислота (глутаминовая) замещена валином, в гемоглобине С — лизином, а в гемоглобине G седьмая аминокислота (глутаминовая) замещена глицином. Как отразилась мутация в участке ДНК, контролирующем последовательность аминокислот в четвертом пептиде гемоглобинов, на процентный состав азотистых оснований?

264. Молекула гемоглобина А состоит из двух α - и двух β -цепей полипептидов, соединенных с группой гема (железосодержащая часть гемоглобина). Каждая из цепей содержит около 140 аминокислот. Сколько примерно пар нуклеотидов содержит каждый из участков молекулы ДНК, контролирующей синтез этих цепей полипептидов?

265. Какую длину имеет участок ДНК, кодирующий синтез инсулина, который содержит 51 аминокислоту в двух цепях, если один нуклеотид занимает $3,4 \text{ \AA}$ (ангстрема) цепи ДНК? $1 \text{ \AA} = 0,1 \text{ нм (нанометра)} = 0,0001 \text{ мкм (микрометра)} = 0,0000001 \text{ мм} = 0,0000000001 \text{ м}$.

266. Начальный участок цепи В инсулина представлен следующими аминокислотами:

Фен — Вал — Асп — Глн — Гис — Лей — Цис —
Лей — Цис — Гли — Сер — Лиз.

Определите количественные соотношения $\frac{A+T}{G+C}$ в цепи ДНК, кодирующей этот участок ДНК.

267. Содержание нуклеотидов в цепи и-РНК следующее: аденилового — 27%, гуанилового — 35%, цитидилового — 18%, урацилового — 20%. Определите процентный состав нуклеотидов участка молекулы ДНК (гена), являющегося матрицей для этой и-РНК.

268. Какую длину имеет участок молекулы ДНК, кодирующий миоглобин современных животных, если миоглобин (белок мышц) содержит одну цепь со 155 аминокислотами? Расстояние между двумя соседними нуклеотидами равно 3,4 Å.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие нуклеиновые кислоты вам известны, что в них общего?

2. Что представляет собой молекула ДНК?

3. Почему ДНК обладает строгим соотношением своих компонентов?

4. На чем основана огромная информационная емкость ДНК? (Например, в ДНК млекопитающих содержится 4—6 млрд бит информации, что соответствует библиотеке в 1,5—2 тыс. томов.) Как эта функция отражена в строении?

5. Каковы основные отличия в строении, функциях, месторасположении ДНК и РНК?

6. Что такое нуклеотид?

7. В чем заключается правило комплементарности?

8. Какие особенности молекулы ДНК позволяют этим молекулам кодировать наследственную информацию, самоудваиваться и мутировать?

9. В чем особенность матричных реакций?

10. Что такое ген? Сколько генов имеет человек?

11. Почему нарушение в строении гена в одной клетке может многократно повториться в генах ее потомков?

12. Каким образом индивидуальная специфичность организмов отражена в особенностях строения белковых молекул?

13. На каких принципах основана точность в передаче генетической информации от материнской клетки дочерней?

14. Как отражен в процессе транскрипции принцип комплементарности? В чем смысл такой точности переписывания информации с ДНК на и-РНК?

15. Каким образом зашифрована генетическая информация в ДНК и и-РНК, и какие требования предъявляются к генетическому коду?

16. Различается ли генетический код у разных видов животных?

17. Как происходит расшифровка генетической информации? Попробуйте изобразить этот процесс в виде схемы.

18. Дайте определение терминам «кодон» и «антикодон».

19. Что такое трансляция?

20. Почему биосинтез белка происходит в цитоплазме, а не в ядре, где находится необходимая для этого ДНК?

21. Почему молекула ДНК не транспортируется из ядра в цитоплазму, к месту синтеза белка? Ведь в этом случае не нужна была бы молекула-посредник — информационная РНК и можно было бы избежать всех случайных мутаций, возникающих при транскрипции и трансляции.

22. От чего зависит реализация наследственной информации в клетке?

23. Какие перспективы могут открыться в научной и практической деятельности человека с овладением механизмами реализации генетической информации?

24. Что такое генные мутации на молекулярном уровне?

25. Какие нарушения произойдут при сдвиге рамки считывания в процессе транскрипции и трансляции?

26. В чем принципиальное отличие таких генных мутаций, как транзиции и трансверсии?

27. Одинаково ли значение генных мутаций для живых организмов?

ОТВЕТЫ К ЗАДАЧАМ

Глава 1. Основные носители наследственности. Деление клеток

6. Во всех гаметах. 7. 44. 8. 10. 9. 200 спермиев и 100 мега-спор. 10. 4 комбинации хромосом в пропорции 1 : 1 : 1 : 1. 11. 1. 12. 1. 13. 24. 14. Да. 15. 82. 16. 78. 17. Гибриды не образуются. 18. При оплодотворении не образуются пары гомологических хромосом в зиготе, она не жизнеспособна. 19. 50. 20. 400, 100. 21. 23. 22. 24, 24, 22, 22. 23. Нет. 24. 2. 25. 1. 26. $(0,5)^{46}$. 27. $\approx (1/4)^{92}$. 28. Два сорта, 500. 29. $1/16$. 30. 16. 31. 400.

Глава 2. Закономерности наследования признаков, установленные Г. Менделем

2.1. Моногибридное скрещивание

39. 1 желтый; 1 серый. 40. 1 : 1. 41. Высокий стебель — доминантный признак; ♀(Aa) и ♂(Aa). 42. Высокий куст — доминантный признак, высокий куст, Aa. 43. $\approx 59\,789$, так как расщепление 1 : 1. 44. AA(♀), aa(♂), Aa(♂). 45. Коричневые, Aa(♀), Aa(♂). 46. Aa. 47. Гемералопия — рецессивный признак: Aa. 48. 75%. 49. 1 : 2 : 1 по фенотипу и генотипу, так как наблюдается явление неполного доминирования. 50. Чалая окраска — промежуточный фенотип. Расщепление по фенотипу и генотипу красная (1) : чалые (2) : белая (1). 51. P: хохлатые (AA) × нормальные (aa). 52. Красные (AA), родовые (2Aa), белые (aa). 53. P: белые (aa) × серые (AA). 54. С миопlegией ($\approx 75\%$) и нормальные ($\approx 25\%$). 55. ≈ 30 —31. 56. Только черных (AA) и белых (aa). 57. Поражение головней — рецессивный признак Aa. 58. Расщепление 1 : 1 характерно для анализирующего скрещивания, поэтому генотипы родителей Aa (красная) и aa (черный).

2.2. Дигибридное и полигибридное скрещивание

64. AaBb — оба родителя. **65.** Легче получить желтоплодный карликовый. **66.** Aabb × AaBb. **67.** С белыми удлиненными и желтыми сферическими. **68.** Нет. **69.** Все 4 фенотипических класса. **70.** 4 фенотипических класса в соотношении 1 : 1 : 1 : 1. **71.** 2097. **72.** 2м. **73.** Aabb × aaBb. **74.** Все 4 фенотипических класса в отношении 9 : 3 : 3 : 1. **75.** AB × ab. **76.** Полосатых белых, светлых белых, полосатых каемчатых, светлых каемчатых в отношении 3 : 3 : 1 : 1. **77.** $\frac{9}{256}$; $\frac{1}{64}$. **78.** Да; 9 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 3 : 1. **79.** $\frac{3}{64}$; $\frac{1}{64}$. **80.** $\frac{1}{4096}$. **81.** 820 черных комолых, 276 черных рогатых, 276 красных комолых, 92 красных рогатых. **82.** $\frac{1}{4}$.

Глава 3. Взаимодействие генов

90. Генотип родителей YyRr, фенотип — розовато-маджетовая окраска цветов. **91.** Родители: серые (aaB-) и бежевые (A-bb) или кремовые (aabb) и коричневые (AABB). **92.** Родители: красноглазые и белоглазые или ярко-красные и коричневые. **93.** Комплементарность гена окраски и гена распределения пигментов. **94.** По окраске — взаимодействие двух генов, по длине шерсти — моногенное наследование. **95.** По окраске — эпистаз, по хохлатости — моногенное наследование. **96.** Форма плода пастушьей сумки определяется двумя полигенами: $a_1a_1a_2a_2$ — овальная и $A_1A_1A_2A_2$ — треугольная.

97. В F_1 — генотип кроликов $L_1l_1L_2l_2$, длина их ушей 20 см.

В F_2 :	Генотипы кроликов	Длина ушей
	$L_1L_1L_2L_2$	30 см
	$L_1l_1L_2L_2, L_1L_1L_2l_2$	25 см
	$L_1l_1L_2l_2$	20 см
	$L_1l_1l_2l_2$	15 см
	$l_1l_1l_2l_2$	10 см

98. У родителей разная природа — природа глухоты. **99.** Да. **100.** Количество пигмента в коже человека контролируется двумя полимерными доминантными ($A_1A_1A_2A_2$) и рецессивными ($a_1a_1a_2a_2$) генами. Генотип белокожих родителей — $a_1a_1a_2a_2$ указывает на отсутствие пигмента. Для появления более темного цвета кожи необходимо присутствие в данном сочетании генов хотя бы одного доминантного аллеля (A), а у обоих родителей он отсутствует. Следовательно, все дети будут свет-

локожими. **101.** Доминантный эпистаз CcIi; Ccii. **102.** Появление новой окраски в 1-м поколении мышей (F₁) указывает на то, что какие-то гены от разных родителей соединились у гибридов и обеспечили при взаимодействии развитие серой окраски. Расщепление по окраске произошло во 2-м поколении мышей (F₂), значит ни доминантный ген А, ни ген В, если бы они находились в разных генотипах, не смогли бы обеспечить развитие новой окраски. Поэтому в генотипе серых мышей присутствуют оба доминантных гена, а исходных родителей по одному. **103.** Комплементарность доминантных генов желтой и голубой окраски. **104.** Соловая, буланая, булано-саврасая. **105.** Скрещивание гетерозигот AaBb × AaBb. **106.** Ген коричневой окраски эпистатичен по отношению к гену зеленой.

107. P	♀ Aabb белые	×	♂ AaBb окрашенные
Гаметы	Ab, ab		AB, aB, Ab, ab
F₁	2AABb : 4AaBb : 2AAbb : 4Aabb :		
	: 2aaBb : 2aabb		
	6/16 : 10/16		
	окрашенные		белые

Расщепление 6 : 10, или 3 : 5.

Соотношение потомков в задаче 3 : 5 (3033 окрашенных и 5065 белых цыплят). Это явление двойного рецессивного эпистаза: рецессивные гены в гомозиготном состоянии взаимно подавляют появление доминантных аллелей (bb > A и aa > B), т. е. блокируют синтез пигмента — цыплята белые, а совместное присутствие доминантных генов А и В в одном генотипе обеспечивает появление окрашенных цыплят.

108. Ген пурпурной окраски центра эпистатичен по отношению к гену желтой окраски центра. **109.** 95% норма : 5% псориаз. **110.** 40%. **111.** 85% норма : 15% с птозом. **113.** 18,9%. **114.** Отосклероз будет у 22,5%, остальные (77,5%) здоровые. **115.** Вероятность появления ребенка с петинобластомой будет 30% (0,5 · 0,6 = 0,3).

Глава 4. Наследование, сцепленное с полом

122. Черепаховые, желтые. **123.** 3/4 с нормальными и 1/4 с узкими листьями. **124.** AaB_zW × Aab_zb_z. **125.** Да. 1/4. **126.** Нет, так как сын-дальтоник получит от отца-дальтоника Y-хромосому, которая не имеет аллеля гена дальтонизма. **128.** Все мальчики будут дальтоники, но с нормальной свертываемостью крови. Девочки будут носительницами гемофилии и дальтонизма. **129.** Одна девочка здорова, другая — носительница дальтонизма. Один мальчик здоровый, другой — дальтоник. **130.** Курочки со-

ставляют 40%, пегушки — 60%. **131.** $\frac{1}{4}$. **132.** Кареглазость от отца, гемофилию от матери. **133.** Летальный ген. **134.** Все мальчики с перепонками, т. е. $\frac{1}{2}$. **135.** а) Дети здоровы, часть внуков больна; б) дети здоровы, часть внуков больна. **136.** $\frac{1}{2}$ красноглазых и $\frac{1}{2}$ белоглазых. **137.** Ген окраски сцеплен с полом. **138.** $\frac{1}{16}$. **139.** $\frac{1}{2}$. **140.** $\frac{1}{16}$. **141.** Темные зубы — доминантный признак, сцепленный с полом, т. е. аллели этого гена находятся в X- и Y-хромосомах. **142.** $\frac{1}{4}$. **143.** $\frac{1}{4}$. **144.** $\frac{1}{4}$. **145.** AaB_Xb_X и AaB_XY . **146.** $\frac{1}{4}$. **147.** $\frac{1}{2}$ черноглазых и $\frac{1}{2}$ красноглазых. **148.** Девочки нормальные, мальчики — дальтоники с волосатыми ушами. **149.** a_Za_ZBbCC и $A_ZWBbсс$.

Глава 5. Сцепление генов и кроссинговер. Генетические карты

158. 20,6%. **159.** 4 высоких грушевидных : 4 карликовых шаровидных : 1 высокое шаровидное : 1 карликовое грушевидное.

160. Исходя из результатов скрещивания (F_1) можно считать, что доминантными генами являются А — гладкие (следовательно, а — морщинистые) и В — окрашенные семена (соответственно b — неокрашенные). Общее число семян — 17 232.

Результаты скрещивания могут быть представлены как:

P	♀ AABB гладкие окрашенные семена	×	♂ aabb морщинистые неокрашенные семена
F₁	AaBb гладкие окрашенные		
P₁ (F₁)	♀ AaBb гладкие окрашенные	×	♂ aabb морщинистые неокрашенные
F₂	AaBb гладкие окрашенные		aabb морщинистые неокрашенные
	$\frac{8304}{17\ 232} = 48,2\%$		$\frac{8326}{17\ 232} = 48,3\%$
	исходные формы		
	aaBb морщинистые окрашенные		Aabb гладкие неокрашенные
	$\frac{298}{17\ 232} = 1,73\%$		$\frac{304}{17\ 232} = 1,76\%$
	результат кроссинговера (кроссоверные классы)		

Преобладание форм с фенотипом родителей свидетельствует о сцепленном наследовании. Он определяется % кроссинговера:

$$C = \frac{298 + 304}{17\ 232} \cdot 100\% = 3,5\%.$$

Таким образом, гены, определяющие поверхность (А, а) и цвет (В, в) кукурузы локализованы на расстоянии 3,5% кроссинговера, что в первом приближении (без учета двойных кроссинговеров) соответствует $\frac{3,5\%}{50\%} = 0,07$ длины хромосомы.

161. 4,9% . 162. 12% .

163. Можно, по самцам. Обозначим: С — нормальные крылья, ct — крылья с вырезками; Т — серая окраска тела, t — темная окраска тела.

Генотипы: самки — $X^{C,T}Y$; самцы — $X^{C,T}X^{ct,t}$.

Гаметы самок: $X^{C,T}$, $X^{ct,t}$, $X^{C,t}$, $X^{ct,T}$.

$\underbrace{\hspace{10em}}_{\text{результат кроссинговера}}$

Если проанализировать признаки самцов в этом скрещивании, то получим:

$X^{C,T}Y$	$X^{ct,t}Y$	$X^{C,t}Y$	$X^{ct,T}Y$
норм. крылья, серое тело	вырезки на крыльях, темное тело	норм. крылья, темное тело	вырезки на крыльях, серое тело
$\underbrace{\hspace{10em}}_{\text{результат кроссинговера}}$			

По числу кроссоверных самцов можно определить расстояние между указанными генами:

$$C = \frac{X^{C,t}Y + X^{ct,T}Y}{\text{число всех самцов}} \cdot 100\% = \frac{\text{расстояние между генами}}{\text{число всех самцов}} \cdot 100\%$$

164. 72,09% b⁺pr⁺ : 2,91% b⁺pr : 2,91% bpr⁺ : 22,09% bpr.

165. Решение аналогично предыдущей задаче. 166. $\frac{AB}{ab}$.

167. 61% норма : 33% с увеличенными размерами фасеток глаз : 5% с зазубренным краем крыльев : 1% с черным телом.

168. Гены А, а (черная и коричневая шерсть) и С, с (желтый и белый жир) локализованы в одной хромосоме, расстояние между ними — 30%. Гены В, в (нормальная длина и короткая длина шерсти) не сцеплены с генами А и С, это свидетельствует о том, что гены В, в находятся в другой хромосоме. 169. asbd.

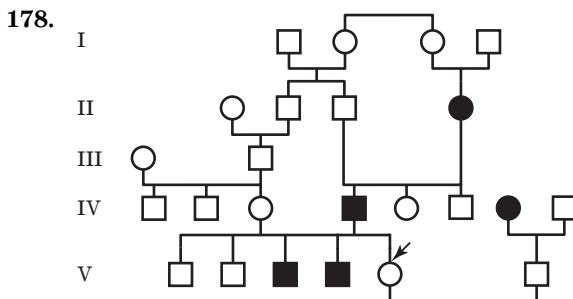
170. Два сцеплены, третий — нет.

171.

Класс	AB	Ab	aB	ab
Число потомков	209	10	6	197
%	49	2,4	1,4	47

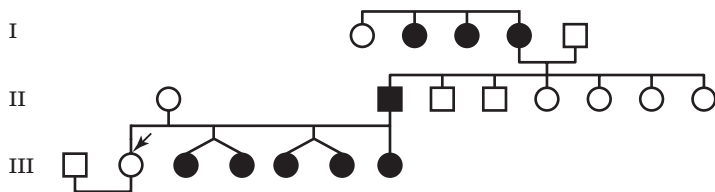
172. Ген А (нормальная длина ног) не сцеплен с генами В (нормальная длина ушей) и С (нормальное число пальцев). Гены А и С сцеплены и находятся в одной хромосоме на расстоянии $7,5\% + 6,2\% = 13,7\%$. 174. $P_{A_X b_X a_X B_X} \times A_X B_X Y$. 175. $F_1 AaBbCc$. 176. 45,2%.

Глава 6. Анализ родословных



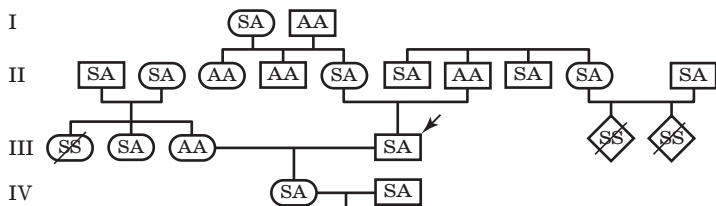
Наследование аутосомно-рецессивное. Вероятность рождения ребенка, больного алькаптонурией, — 0,25%.

179.



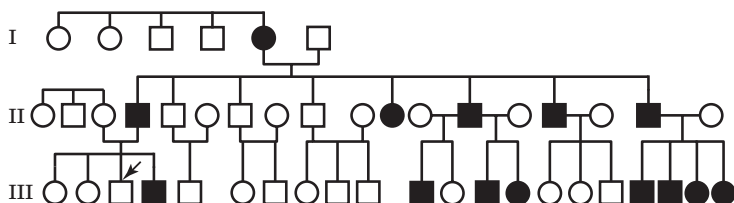
180. Наследование шестипалости по аутосомно-доминантному типу. Пробанд — носитель рецессивного гена. Если она выйдет за нормального мужчину (тоже носителя рецессивного гена), то вероятность рождения шестипалых детей — нулевая, т. е. все дети будут пятипалые.

181. Наследование серповидно-клеточной анемии связано с геном мутантного гемоглобина (S). У нормальных людей (без анемии) генотип — AA, у больных тяжелой формой — SS, у больных легкой формой — SA.



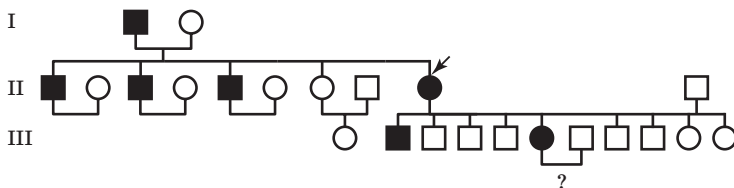
Вероятность рождения детей с тяжелой формой анемии равна $\frac{1}{4}$, т. е. 25%.

182.



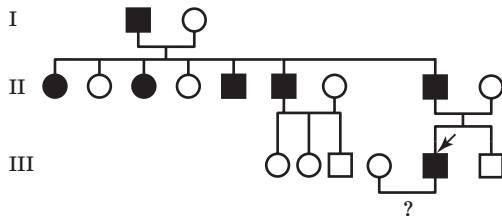
Наследование — аутосомно-доминантное. Если пробанд вступил в брак со здоровой женщиной (т. е. носителем рецессивного гена), то вероятность рождения больных детей — нулевая.

183.



Наследование по аутосомно-рецессивному типу. Если мужчина гомозиготный (AA) по данному признаку, то вероятность рождения детей — нулевая. Если мужчина — гетерозиготный (Aa), то вероятность рождения больных детей $\frac{1}{2}$, т. е. 50%.

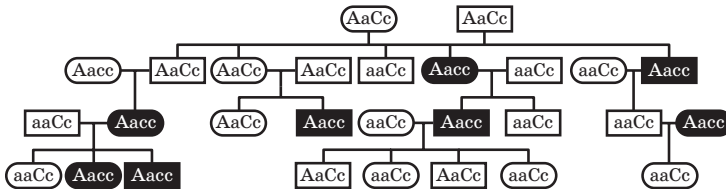
184.



Тип наследования аутосомно-доминантный. Вероятность появления детей с синдромом дефекта ногтей и коленной чашечки составляет $1/2$, или 50%.

185. Наследование аутосомно-рецессивное. **186.** Эпилепсия — рецессивный признак, сцепленный с X-хромосомой. **187.** Аутосомно-рецессивное наследование. **188.** Аутосомно-доминантное наследование. **189.** Аутосомно-рецессивный тип наследования. **190.** Аутосомно-рецессивный тип наследования. **191.** Аутосомно-доминантный тип наследования. Из представленной схемы родословной видно, что среди 6 потомков супружеской пары (I, 1) и (I, 2) 4 имеют фенотип с «изогнутым» мизинцем, что позволяет предположить доминантное наследование. В пользу аутосомного наследования говорит примерно одинаковая встречаемость признака у мужчин и женщин. **192.** Аутосомно-доминантный тип наследования признака. Среди родоначальников один из родителей был гетерозиготен по этому признаку.

193. Наследование данного признака может быть описано двумя аллелями: А — «маленькие глаза» (аутосомно-доминантный признак), а — нормальные глаза; С — ген, подавляющий проявление гена А (доминантный эпистаз), с — отсутствие подавления. Для пояснения в символах указаны генотипы потомков.



194. ■ — аутосомно-доминантное заболевание или признак, поскольку проявляется с вероятностью $1/2$ при браках с людьми без этого гена и не зависит от пола.

■ — признак или заболевание, сцепленное с полом с X-хромосомой.

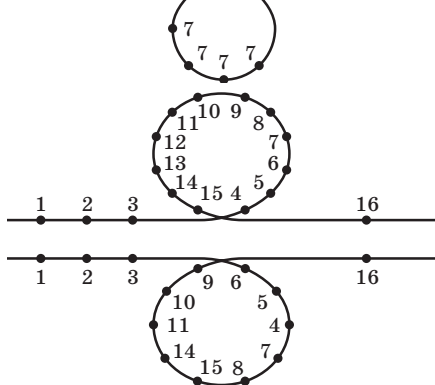
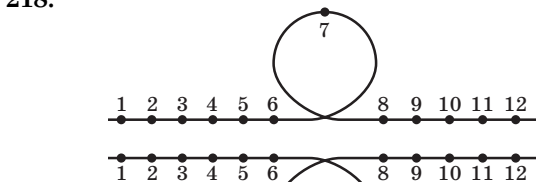
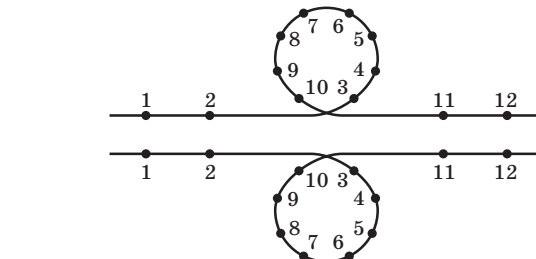
Глава 7. Мутационная изменчивость

7.2. Генные мутации

199. II и III группы крови. **200.** Да. **201.** А и В. **202.** Второй пары. **203.** $1 + 2 + 3 + 4 + 5 + 6 + 7 = 28$ типов генотипов. **204.** Вероятность рождения следующего кареглазого ребенка с группой крови (00) — $3/16$. **205.** $3/8$. **206.** $1/3$ с укороченным хвостом; $1/3$ бесхвостые; $1/3$ с нормальным хвостом. **207.** P Cc × C^hc; F₁ CC^h Cc C^hc cc.

7.3. Хромосомные перестройки

212. ABCD в инвертированном участке. **213.** $1/2$ аномальных : $1/2$ нормальных. **214.** $15/21$ (одна из хромосом 21-й пары транслоцирована на хромосому из 15-й пары). **215.** $15\ 15/21\ 21\ 21$ — синдром Дауна, $15\ 15/21\ 21$ — норма с транслокацией, $15\ 15\ 21\ 21$ — норма, $15\ 15\ 21$ — гибнет. **216.** Если обозначить буквами гены второй хромосомы у нормального растения кукурузы, то имеем следующее: $\overline{A\ B\ C\ D}$. В одной из линий обнаружена инверсия $\overline{A\ C\ B\ D}$. У гибридов конъюгация хромосом идти не будет, так как инверсия «запирает» конъюгацию из-за несоответствия порядка чередования генов. **217.** Конъюгация идет следующим образом (инвертированные участки образуют петли):



220.

Хромосома	Порядковый номер	Наименование перестройки
abcdefg	I	Норма
abxefyz	V	Инверсия
abfedccg	III	Дупликация
abxeyz	VI	Делеция
abfedcg	II	Инверсия
abfexyz	IV	Транслокация

Глава 8. Генетика популяций

227. Соотношение генотипов в шестом поколении будет $\frac{2^7-2}{2} AA : 2Aa : \frac{2^7-2}{2} aa$, т. е. $63AA : 2Aa : 63aa$. Доля гетерозигот $\frac{1}{128}$. 228. $p(AA) = 0,33$; $pq(Aa) = 0,8$; $q(aa) = 0,17$. 229. Частота доминантного аллеля (C) — 0,25, рецессивного (c) — 0,75. 230. $255AA : 2Aa : 255aa$. 231. 97 краснозерных : 95 белозерных. 232. $0,01AA : 0,18Aa : 0,81aa$. 233. $7AA : 2Aa : 7aa$. 234. $0,16AA : 0,48Aa : 0,36aa$. 235. $0,36EE : 0,48Ee : 0,16ee$ и т. д. 236. $43AA : 20Aa : 115aa$; $4AA : 20Aa : 25aa$. 237. $b = 0,01$, $B = 0,99$. 238. $8AA : 6Aa : 1aa$. 239. $(A) \times (a) = 2 \cdot 0,3 \cdot 0,7 = 0,42$. 240. 0,0244 и 0,9756. 241. Равновесные популяции 2 и 5. 242. $0,047$; $90,82\% AA : 8,96\% Aa : 0,22\% aa$. 243. $(A) = 0,000025$; $(AA) = 6,25 \cdot 10^{-10}$; $(Aa) = 0,000049998$. 244. (aa) больные $\approx 0,25 \cdot 10^{-4}$; (Aa) гетерозиготы $\approx 0,01\%$; (AA) здоровые $\approx 0,99\%$.

Глава 9. Молекулярная биология и генетика

251. ЦАЦ АТТ ГЦТ ГГЦ ТАТ ГАЦ АТГ ТГГ.
 252. АТЦ ТГА ЦЦА ТГТ ТЦЦ ЦЦА АГТ.
 253. Возможный вариант:
 ААГ ГАА АЦУ ГЦУ ГЦУ ГЦУ ААГ — и-РНК
 ТТЦ ЦТТ ТГА ЦГА ЦГА ЦГА ТТЦ — ДНК.
 254. ЦТТ ЦЦТ ЦТА ГГГ АТА ЦАА ГГА ЦАГ ГГТ ЦАТ ГТА
 ААА ТТА ЦГЦ АГТ ЦАЦ.
 255. Возможный вариант: ГГА ЦАА ГЦА ГГЦ ААА ЦАГ ТЦТ.
 256. Возможный вариант: ГАТ ЦТГ ТТА АТА АЦА ТТГ.
 257.

и-РНК	ГГА — УЦА — ЦАЦ — УУГ — ГУЦ — АГУ
Аминокислоты	Гли — Сер — Гис — Лей — Вал — Сер

Последовательность аминокислот: глицин — серин — гистидин — лейцин — валин — серин.

258.

ДНК	АЦГ ЦЦЦ АТГ ГЦЦ ГГТ АЦЦ
и-РНК	УГЦ — ГГГ — УАЦ — ЦГГ — ЦЦА — УГГ
Аминокислоты в белке	Цис — Гли — Тир — Арг — Про — Три

Последовательность аминокислот в белке: цистеин — глицин — тирозин — аргинин — пролин — триптофан.

При «выбивании» пятого нуклеотида имеем следующие результаты:

ДНК	АЦ ГЦЦ АТГ ГЦЦ ГГТ АЦЦ
и-РНК	УГЦ — ГГУ — АЦЦ — ГГЦ — ЦАУ — ГГ
Аминокислоты в белке	Цис — Гли — Тре — Гли — Гис

Последовательность аминокислот в белке изменится: цистеин — глицин — треонин — глицин — гистидин.

259. Последовательность аминокислот: треонин — треонин — глутамин — изолейцин — аргинин — аргинин.

260. Последовательность аминокислот: аргинин — глицин — фенилаланин — фенилаланин — тирозин — пропин — валин. При выпадении первого нуклеотида (Т) изменится порядок считывания триплетов, образование и-РНК, число и последовательность аминокислот в белке. Последовательность аминокислот в белке изменится: глутаминовая кислота — глицин — фенилаланин — серин — изолейцин — глицин.

261. Это значит, что последней аминокислотой в молекуле белка должна быть, согласно генетическому коду, аминокислота — лизин. Но вместо нее появился стоп-кодон (УАА). Это значит, что данная аминокислота не будет присоединена к белковой цепи. Все это отразится на структуре, функциях данной молекулы белка.

262. Аминокислоты: лейцин, валин, серин, изолейцин.

263. Процентное соотношение азотистых оснований: Ц — 20,8%; Г — 20,8%; А — 25%; Т — 33%. Замена приведет к существенному изменению процентного соотношения азотистых оснований, что отразится на функциональных особенностях гемоглобина.

264. 420 пар нуклеотидов. 265. 520,2 Å, или 0,5202 мкм.

266. По 18% (А и Т) и по 32% (Ц и Г) азотистых оснований.

267. 47% (А + Г) и 43% (Г + Ц). 268. 1581 Å.

Агаммаглобулинемия — почти полное отсутствие лимфатической ткани и гамма-глобулина в крови, потеря иммунитета. Дети погибают в раннем возрасте. Наследование аутосомно-рецессивное и сцепленное с полом.

«**Агути**» — окраска дикого типа у грызунов (серая, рыжевато-серая).

Акаталазия — отсутствие каталазы в крови и тканях. Фермент каталаза расщепляет перекись водорода, которая образуется в процессах обмена веществ. Приводит к появлению язв на деснах и в тяжелых случаях к выпадению зубов. Наследование аутосомно-рецессивное.

Аллель — одна из двух или более альтернативных форм гена, каждая из которых характеризуется уникальной последовательностью нуклеотидов; определенное (химическое) состояние гена. В результате генных мутаций появляются химические изменения гена. Эти изменения через РНК могут реализоваться в молекуле полипептида, контролируемого данным геном, что в конечном итоге может отразиться на функционировании белка и проявлении какого-либо признака.

Аллельные гены — пара генов (Аа), расположенных в одних и тех же локусах гомологичных хромосом и контролирующих развитие альтернативных признаков (доминантный ген — А, рецессивный ген — а).

Алькаптонурия — выделение с мочой гомогентизиновой кислоты (моча на воздухе темнеет). У больного хрящевые ткани окрашены, в пожилом возрасте появляется артрит. Аутосомно-рецессивный тип наследования.

Альтернативные признаки — взаимоисключающие, контрастные признаки организма. Часто один из альтернативных признаков является доминантным, а другой рецессивным.

Амитоз — прямое деление клетки, при котором ядро сохраняет интерфазное состояние, хромосомы не спирализуются, веретено деления не образуется, не происходит равномерного распределения генетического материала. Встречается очень редко.

Анализирующее скрещивание (F_v) — одно из возвратных скрещиваний организма, имеющего доминантные признаки, с рецессивной формой. Этот тип скрещивания позволяет установить пропорцию сортов гамет, образующихся у гетерозиготы

в виде соответствующего соотношения фенотипических классов, проявляющихся в потомстве, а также генотип организма.

Анальбуминемия — снижение концентрации белков — альбуминов до следовых количеств. Характеризуется утомляемостью, слабостью, периодически — отеками, в крови увеличивается концентрация холестерина. Аутосомно-рецессивное наследование.

Анемия серповидно-клеточная (дрепаноцитарная) — заболевание крови; в условиях гипоксии эритроциты крови принимают серповидную форму в результате превращения гемоглобина А в гемоглобин S. Такие эритроциты усиленно распадаются. Гомозиготы обычно погибают до полового созревания, гетерозиготы выживают и устойчивы к малярии. Поэтому эта аномалия распространена в малярийном поясе. Наследование аутосомное неполнодоминантное.

Анеуплоидия (гетероплоидия) — избыток или недостаток некоторых хромосом.

Аниридия — отсутствие радужной оболочки глаза у человека. Сопровождается светобоязнью, сниженным зрением, иногда катарактой, глаукомой и др. Тип наследования — аутосомно-доминантный.

Антикодон — триплет нуклеотидов на концевой петле транспортной РНК (т-РНК), который соединяется при биосинтезе белка в рибосоме водородными связями с комплементарным триплетом (кодоном) информационной РНК (и-РНК).

Арахнодактилия — длинные тонкие пальцы у человека («паучьи пальцы»). Аутосомно-доминантный тип наследования, ген с плейотропным действием: одновременно вызывает дефект хрусталика глаза.

Атаксия мозжечковая — потеря нейромышечной координации в результате поражения мозжечка, продолговатого мозга, спинного мозга, нервов. Существует несколько форм атаксии. Наследуется по аутосомному доминантному или рецессивному типу.

Аутосомно-доминантное наследование — тип наследования, при котором одного мутантного аллеля, локализованного в аутосоме, достаточно, чтобы болезнь (или признак) могла проявиться.

Аутосомно-рецессивное наследование — тип наследования признака или болезни, при котором мутантный аллель, локализованный в аутосоме, должен быть унаследован от обоих родителей.

Аутосомные гены — гены, расположенные в аутосомах.

Аутосомы — хромосомы, по которым особи разного пола не отличаются друг от друга, хромосомный набор каждой клетки, исключая половые хромосомы.

Бивалент — пара конъюгирующих гомологичных хромосом в мейозе, каждая из которых содержит две сестринские хроматиды (тетрада хроматид).

Биополимеры — органические соединения, входящие в состав клеток живых организмов и продуктов их жизнедеятельности. Биополимеры состоят из относительно простых веществ-звеньев — мономеров. К биополимерам относятся белки, липиды, нуклеиновые кислоты, АТФ и др.

Брахидактилия — короткопалость, наблюдается укорочение фаланг пальцев, иногда костей пясти и запястья. Короткопалые обычно ниже ростом. Наследование аутосомно-доминантное.

Возвратное скрещивание ($F_{\text{в}}$) — скрещивание «детей» со своими «родителями». Скрещивание с рецессивными родителями — анализирующее.

Гамета — половая клетка: яйцеклетка, сперматозоид, спермий, обеспечивает передачу ее функции; обладает гаплоидным набором хромосом.

Гаметогенез — процесс образования, роста, созревания и формирования половых клеток — гамет.

Гаметофит — половое поколение у высших растений. Содержит один набор хромосом (гаплоид), поэтому гаметы образуются путем митоза (эквационного деления мейоза).

Гаплоид — организм (клетка), имеющий одинарный набор хромосом.

Гемералопия — неспособность видеть при ночном и сумеречном освещении (куриная слепота). Часто наследуется как рецессивный, сцепленный с полом признак, иногда как аутосомный рецессивный или доминантный.

Гемизиготность — состояние организма, при котором какой-то ген представлен в одной хромосоме. Например, в половых: только в X- или в Y-хромосоме.

Гемофилия — несвертываемость крови. Связана с отсутствием различных факторов свертывания крови, поэтому существует несколько форм гемофилии. Чаще наблюдается гемофилия А, наследующаяся по рецессивному, сцепленному с полом типу, но другие формы имеют аутосомно-рецессивный или аутосомно-доминантный тип наследования.

Ген — последовательность нуклеотидов в ДНК, которая обуславливает определенную функцию в организме или обеспечивает транскрипцию другого гена.

Генеалогический метод — это метод изучения родословных, с помощью которого прослеживается распределение болезни (признака) в семье или в роду с указанием типа родственных связей между членами родословной.

Генетика — наука о закономерностях явлений наследственности и изменчивости.

Генетическая карта хромосомы — схема взаимного расположения генов, находящихся в одной группе сцепления.

Генетический код — система записи информации о последовательности расположения аминокислот в белках с помощью последовательности расположения нуклеотидов в информационной РНК.

Генные мутации — мутации, связанные с изменением последовательности нуклеотидов в ДНК. Наиболее часто встречающийся тип мутаций.

Геном — комплекс генов, содержащийся в гаплоидном наборе хромосом.

Геномные мутации — мутации, приводящие к изменению числа хромосом в хромосомном наборе. Различают эуплоидию (кратное гаплоидному набору хромосом) и анеуплоидию (не кратное гаплоидному).

Генотип — 1) вся генетическая информация организма; 2) генетическая характеристика организма по одному или нескольким изучаемым локусам.

Генофонд — совокупность генов, имеющих в генотипах всех особей в популяции (генофонд популяции) или вида (генофонд вида).

Гетерогаметный (дигаметный) пол — пол, у которого образуются разные сорта гамет по половым хромосомам (с X- и Y-хромосомами).

Гетерозиготность — наличие в генотипе разных аллелей анализируемого гена. При скрещивании гетерозиготных организмов наблюдается появление нескольких классов потомков (расщепление).

Гетерохромосомы — половые (разные) хромосомы.

Гибрид — отдельная особь гибридного поколения.

Гибридизация — скрещивание двух организмов, отличающихся альтернативными признаками.

Гибридное поколение — потомство, полученное при гибридизации.

Гипертрихоз — волосатые уши у мужчин, волосы вырастают по краю ушной раковины, появляются к 17 годам жизни. Ген находится в Y-хромосоме (голландрический признак).

Гипостаз — тип взаимодействия генов, когда действие аллелей одного гена подавлено действием аллелей другого гена.

Голландрический признак — признак, имеющийся только у мужчин и передающийся всем сыновьям; наследуется как сцепленный с Y-хромосомой.

Гомогаметный пол — пол, у которого образуется один сорт гамет (все с X-хромосомой).

Гомозиготность — определение признака одинаковыми аллелями одного гена. Скрещивание гомозиготных организмов дает в потомстве один фенотипический класс (нет расщепления).

Гомологичные хромосомы — хромосомы, имеющие общее происхождение и поэтому морфологически и генетически сходные.

Гонада — половая железа у животных: яичник, семенник.

Группа сцепления — гены, расположенные в одной хромосоме.

Дальтонизм — цветовая слепота (ахроматопия), неспособность различать красный (протанопия), зеленый (дейтеранопия), синий (тританопия) цвета. Наследование рецессивное, сцепленное с полом. Есть формы, наследующиеся по аутосомно-рецессивному типу.

Делеция — внутрихромосомная перестройка, выражающаяся в потере внутреннего участка хромосомы (нехватка).

Дефишени — внутрихромосомная перестройка, выражающаяся в потере концевого участка хромосомы (нехватка).

Дигибридное скрещивание — скрещивание организмов, анализируемых по двум парам альтернативных признаков.

Диплоид — организм (клетка), содержащий в ядрах клеток по два набора хромосом (один набор получен от матери, другой такой же — от отца).

ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) — природное высокомолекулярное органическое соединение, биополимер, состоящий из азотистого основания (аденина, тимина, гуанина, цитозина), 5-углеродного моносахарида — дезоксирибозы и остатка фосфорной кислоты. Представляет собой двойную спиральную молекулу. ДНК обеспечивает хранение, передачу и реализацию наследственной информации в клетке.

Доминантный ген — ген, подавляющий проявление другого аллеля данного гена и проявляющийся сам.

Доминирование — явление преобладания одного признака над другим.

Дупликация — внутрихромосомная перестройка, выражающаяся в повторении одинаковых участков хромосомы.

Зигота — клетка, образующаяся в результате слияния (оплодотворения) двух половых клеток: яйцеклетки и сперматозоида.

Идиотия семейная амавротическая — церебромакулярная дегенерация, характеризующаяся прогрессирующим снижением зрения, дегенерацией интеллекта, неврологическими и двигательными расстройствами, припадками. Имеет несколько форм. Одна из форм (Тей-Сакса) имеет аутосомно-рецессивный тип наследования.

Изменчивость — одно из свойств живого организма: способность приобретать новые свойства и признаки.

Инбредные браки (родственные браки) — браки между кровными родственниками 2-й или далее степени родства.

Инбридинг — спаривание особей, состоящих в родстве.

Инверсия — внутрихромосомная перестройка, заключающаяся в перевертывании внутреннего участка хромосомы на 180°. В пределах инверсии гены располагаются в обратном порядке. Инверсия может быть парацентрической (в одном плече хромосомы) и перичцентрической (в обоих плечах).

Ингибитор (супрессор) — ген, подавляющий проявление другого неаллельного гена.

Кариокинез — непрямое деление ядра клетки, состоящее из 4 фаз митоза.

Кариотип — хромосомный набор клетки или организма.

Клеточный цикл — последовательность событий, происходящих в клетке с момента ее образования до деления на дочерние клетки.

Кодоминирование — одно из взаимодействий аллельных генов: проявление в гетерозиготном состоянии признаков, определяемых обоими аллелями.

Кодон — триплет нуклеотидов в информационной РНК, кодирующий включение определенной аминокислоты в полипептид, либо сигнал начала или завершения транскрипции.

Компаунд — организм, гетерозиготный по двум мутантным аллелям одного и того же локуса.

Комплементарность — взаимопомощь (взаимодополнение) генов в развитии признака (свойства) организма.

Крисс-кросс-наследование — наследование по типу «крест-накрест», т. е. признак передается от матерей к сыновьям, от отцов — дочерям.

Конъюгация хромосом — взаимное притяжение гомологичных хромосом (или гомологичных участков хромосом), в результате чего гомологичные хромосомы (или участки) оказываются в тесном контакте друг с другом.

Кроссинговер (перекрест хромосом) — обмен участками (и аллелями генов) между гомологичными хромосомами при их конъюгации.

Кроссоверные гаметы (фенотипические классы) — гаметы (и классы), возникшие в результате кроссинговера.

Летальный ген — ген, вызывающий гибель организма (генотипа).

Локус — место положения гена в хромосоме.

Макроспоры (мегаспоры) — крупные споры, образующиеся у разноспоровых растений в макроспорангии (семяпочке), из которых развиваются женские гаметофиты. Образуются в результате мейоза из материнских клеток макроспор.

Матричные реакции — это реакции синтеза новых соединений на основе «старых» макромолекул, исполняющих роль матрицы, т. е. формы, копии для образца.

Мейоз — два последовательных (1-е и 2-е) деления ядра зародышевой (половой) клетки при одном цикле репликации, в результате чего образуются гаплоидные клетки.

Менделирование — наследование определенного признака (болезни) в соответствии с законами Г. Менделя.

Митоз — непрямоe деление клетки, в результате которого дочерние клетки приобретают идентичную генетическую информацию.

Множественные аллели — наличие в популяции (или у вида) более двух аллелей одного и того же локуса.

Модификационная (ненаследственная, фенотипическая) изменчивость — ненаследственное изменение признаков организма в пределах нормы реакции, определяемые генотипом, под влиянием условий окружающей среды.

Моногибридное скрещивание — скрещивание организмов, анализируемых по одной паре альтернативных признаков.

Мономеры — простое вещество, составляющее звено биополимера. Полимер, в молекуле которого группа мономеров

периодически повторяется, называется регулярным. К регулярным биополимерам относятся углеводы, липиды и АТФ. Полимеры, в которых нет видимой закономерности в повторяемости мономеров, называются нерегулярными. К ним относятся белки и нуклеиновые кислоты.

Моносомия — отсутствие в кариотипе одной хромосомы.

Морганида — расстояние между двумя генами, частота кроссинговера между которыми составляет 1%.

Муковисцидоз — кистозный фиброз поджелудочной железы.

Мутаген — физический, химический либо биологический агент, увеличивающий частоту возникновения мутаций.

Мутант — организм, несущий мутантный аллель.

Мутации сдвига рамки — делеции или инверсии участков молекулы ДНК, размеры которых не кратны трем основаниям.

Мутация — изменение в наследственных структурах (ДНК, ген, хромосома, геном). Мутации бывают: 1) геномные — полиплоидия и эуплодия; 2) хромосомные — инверсии, дупликация, транслокации, делеции; 3) генные, или точковые — транзиции, трансверсии.

Наследственная болезнь — болезнь, для которой этиологическим фактором является генная, хромосомная или геномная мутация.

Наследственная изменчивость — наследственные изменения признаков организма, определяемые генотипом и сохраняемые в ряду поколений.

Наследственность — одно из свойств живых организмов: способность организмов передавать свои свойства и признаки своим потомкам.

Ненаследственная изменчивость — см. модификационная изменчивость.

Нонсенс-мутации — генные мутации, приводящие к образованию кодона-терминатора вместо смыслового кодона.

Неполное доминирование признаков — это форма наследования, при которой у гетерозиготных гибридов первого поколения формируется промежуточный (средний) фенотип по сравнению с родительскими организмами.

Норма реакции — диапазон изменчивости фенотипов при одном и том же генотипе в различных условиях среды.

Носитель — индивид, имеющий одну копию гена, который обуславливает рецессивную болезнь, и одну копию нормального гена.

Нуклеиновые кислоты — природные высокомолекулярные органические соединения, обеспечивающие хранение и передачу наследственной (генетической) информации в живых организмах. Это важнейшие биополимеры, определяющие основные свойства живого. В природе существуют нуклеиновые кислоты двух типов, различающиеся по составу, строению и функциям. Одна из них содержит углеводный компонент дезоксирибозу и названа дезоксирибонуклеиновой кислотой (ДНК). Другая содержит рибозу и названа рибонуклеиновой кислотой (РНК).

Оогенез — процесс размножения, роста и развития женских половых клеток в яичниках.

Оогоний — диплоидная клетка яичника животных, размножающаяся митотическим путем, материнская клетка яйцеклетки.

Ооцит I (первого порядка) — диплоидная клетка яичника животных, образующаяся из оогония после периода его роста.

Ооцит II (второго порядка) — гаплоидная клетка яичника животных, образующаяся в результате редукционного деления мейоза ооцита I, предшественник яйцеклетки.

Онтогенез — индивидуальное развитие организма от момента образования зиготы до смерти.

Оплодотворение (сингамия) — процесс слияния двух половых клеток.

Отосклероз — очаговое поражение косточек среднего уха, способное вызвать глухоту. Наследование аутосомно-доминантное с пенетрантностью 30%.

Панмиксия — свободное случайное скрещивание особей с различными генотипами в перекрестнооплодотворяющейся популяции.

Партеногенез — развитие яйцеклеток без оплодотворения.

Пенетрантность — вероятность проявления гена в фенотипе особи; выражается в процентах особей, имеющих данный признак, определяемый доминантным геном или рецессивным (в гомозиготном состоянии).

Плейотропия — множественное действие гена, т. е. заметное влияние одного гена на два или большее количество признаков.

Полигибридное скрещивание — скрещивание организмов, анализируемых по трем и более парам альтернативных признаков.

Полидактилия — развитие лишних пальцев (многопальность). Определяется аутосомно-доминантным геном с неполной пенетрантностью и изменчивой экспрессивностью.

Полимерия — влияние на развитие признаков двух или большего количества генов с однозначным действием. Полимерия бывает кумулятивной (накопительной), если накопление доминантных аллелей этих полигенов приводит к усилению развития признака, и некумулятивной. Проявление полигенов подвержено сильному влиянию условий внешней среды (количественные признаки).

Полипloid — организм, содержащий несколько (больше двух) наборов хромосом.

Полное доминирование признаков — форма наследования, при которой у гибридов наблюдаются такие же фенотипы, как и у родителей.

Половые хромосомы (гетерохромосомы) — одна пара хромосом, по которой отличаются особи разного пола.

Популяция — группа свободно скрещивающихся особей одного вида, существующая в определенном пространстве и времени.

Програмное определение пола — определение пола перед оплодотворением. При этом самка образует два типа яйцекле-

ток: крупные, из которых развиваются самки, и мелкие, из которых развиваются самцы. В этом случае оплодотворение в определении пола не играет роли, а значение имеет количество цитоплазмы (питательных веществ).

Пробанд — лицо, по отношению к которому строится родословная.

Прокариоты — одноклеточные безъядерные организмы, имеющие упрощенную внутреннюю организацию. К прокариотам относятся преимущественно бактерии и некоторые водоросли.

Псориаз — чешуйчато-корковые и пустулезные поражения кожи, головы и других частей тела, иногда сопровождающиеся сильным зудом и стягиванием кожи. Наследование аутосомно-рецессивное, иногда доминантное.

Птоз врожденный — опущение верхнего века у человека в результате недоразвития или отсутствия мышцы или поражения ее нерва, наследование чаще по аутосомно-рецессивному типу, редко доминантный или сцепленный с полом тип.

Расщепление — появление в потомстве отличающихся друг от друга особей (разных фенотипических и генотипических классов).

Редукционное деление — деление мейоза, связанное с уменьшением числа наборов хромосом вдвое в результате расхождения гомологичных хромосом к разным полюсам материнской клетки, а следовательно, попадающих в разные дочерние клетки.

Редупликация хромосом — самовоспроизведение (удвоение) хромосом, после чего каждая хромосома будет состоять из двух одинаковых (сестринских) хроматид. Происходит в синтетический период интерфазы.

Репликация — самовоспроизведение молекул ДНК (или РНК) на матрицах материнских молекул. При этом нуклеотиды присоединяются водородными связями в области азотистых оснований по принципу комплементарности к нуклеотидам матрицы и сшиваются между собой в комплементарную цепь фосфорно-эфирными связями. В результате репликации из одной материнской молекулы ДНК образуются две такие же дочерние молекулы.

Ретинобластома — злокачественная опухоль глаза, исходящая из нервных элементов сетчатки. Наследование аутосомно-рецессивное с пенетрантностью 60%.

Рецессивный ген — ген, проявление которого подавляется аллелями данного гена.

Реципрокное скрещивание — скрещивание в обоих направлениях, т. е. в одном скрещивании в качестве матери берется одна форма, а отца — другая, в обратном скрещивании — наоборот.

Рибосома — небольшие внутриклеточные частицы, состоящие из р-РНК и белка, на которых происходит синтез полипептидных цепей.

Родословная — схема, показывающая родство между членами одной семьи в ряду поколений.

Сибсы — дети одной родительской пары: братья и сестры.

Сингамное определение пола (генетическое определение пола) — определение пола в момент оплодотворения яйцеклетки, зависит от того, какие половые хромосомы попадут в зиготу.

Синдактилия — сращение пальцев. Степень выраженности признака различная. Аутосомно-доминантное наследование.

Синдром — комплекс аномальных признаков и свойств, характеризующий многие наследственные аномалии (в том числе человека).

Сперматогоний — диплоидная клетка семенника животных, размножающаяся митотическим путем. Материнская клетка сперматозоидов.

Сперматозоид — подвижная мужская половая клетка.

Сперматиды — гаплоидные клетки семенников животных, образующиеся в результате эквационного деления мейоза сперматоцитов 2-го порядка; предшественники сперматозоидов.

Сперматоциты I (сперматоциты 1-го порядка) — диплоидные клетки семенников животных, образующиеся в результате роста сперматогониев.

Сперматоциты II (сперматоциты 2-го порядка) — гаплоидные клетки семенников животных, образующиеся в результате редукционного деления мейоза сперматоцитов 1-го порядка.

Спермий — неподвижная мужская половая клетка (у семенных растений).

Спора — одноклеточное неподвижное образование, имеющее один набор хромосом и являющееся средством бесполого размножения высших растений (в отличие от спор бактерий, служащих для переживания клеток в экстремальных условиях). Зооспоры — подвижные споры у водорослей.

Спорангий — орган спорофита у высших растений, в котором образуются споры путем мейоза.

Спорогенез — процесс образования спор.

Спороцит — материнская (исходная диплоидная) клетка спор.

Супрессор — см. *Ингибитор*.

Сцепление генов — тенденция группы генов наследоваться вместе в том сочетании, в котором они были у исходных родителей. Материальной основой сцепления является локализация этой группы генов в одной хромосоме.

Талассемия — анемия микроцитарная, анемия Кули, обусловлена нарушением синтеза «взрослого» гемоглобина. В результате синтеза плодного (эмбрионального) гемоглобина эритроциты морфологически изменены (мишеневидная форма), наблюдается также желтуха, изменения в скелете и др. Имеет две формы в зависимости от повреждения α - и β -цепей гемоглобина. Гомозиготы по β -талассемии (большая талассемия) обычно погибают до половой зрелости, гетерозиготы (малая талассемия) устойчивы к малярии. Распространена в основном в Средиземноморье, но имеется и в других странах. Наследование аутосомное с неполным доминированием.

Тотипотентность — свойство каждой клетки, образующейся в процессе митоза, обладать полным фондом генетического материала, присущим данному живому организму.

Трансверсия — вид генной мутации с заменой пар нуклеотидов: замена одного пуринового основания на одно пиримидиновое или наоборот (аденин на цитозин, гуанин на тимин).

Трансзиция — вид генной мутации с заменой пар нуклеотидов: одного пуринового на одно пуриновое (аденин на гуанин) или одного пиримидинового на одно пиримидиновое (цитозин на тимин).

Транскрипция — считывание наследственной информации при экспрессии гена, т. е. синтез и-РНК ферментом ДНК-зависимой-РНК-полимеразой на матрице ДНК.

Транслокация — вид хромосомной мутации: перенос части хромосомы, как правило, на негомологичную хромосому.

Трансляция — перевод языка нуклеотидов и-РНК на язык аминокислот в полипептидах белков, т. е. синтез полипептидов в рибосомах на матрицах и-РНК, при котором порядок включения аминокислот в полипептиды определяется порядком расположения кодонов в и-РНК, так как к соответствующим кодонам водородными связями может присоединиться антикодон транспортной РНК, несущий соответствующую аминокислоту.

Триплет — наименьшая единица наследственной информации (после нуклеотида), три последовательно расположенные нуклеотида молекулы ДНК, соответствующие одной аминокислоте белковой молекулы.

Трисомия — наличие добавочной хромосомы в кариотипе диплоидного организма; вид полисомии, при котором имеются три гомологичные хромосомы. Индивид с трисомией называется трисомиком.

Фенилкетонурия — повышенное содержание фенилаланина, вызванное отсутствием фермента, превращающего фенилаланин в тирозин. Фенилаланин окисляется в фенилпировиноградную кислоту, выделяющуюся с мочой. В результате отравления центральной нервной системы развивается слабоумие. Аутосомно-рецессивный тип наследования.

Фен — генетически обусловленный признак или свойство организма, не подразделяющийся на составные компоненты; результат проявления (экспрессии) гена.

Фенотип — совокупность признаков и свойств организма, определяемых взаимодействием генотипа и внешней среды в процессе индивидуального развития. Термин употребляется также для характеристики отдельных признаков и свойств.

Фертильность — способность организма производить потомство репродуктивным способом.

Хиазмы — места перекреста между хроматидами.

Хроматиды — копии исходной материнской хромосомы, образующиеся после ее редупликации в синтетический период интерфазы. После синтетического периода каждая хромосома набора состоит из двух сестринских хроматид, соединенных центромерой.

Хроматин — комплекс ДНК с белком в ядре клетки, он образуется из хромосом после окончания деления ядер в результате сложного процесса раскручивания (деспирилизации) хромосом.

Хромосома — у эукариот маленькое тельце палочковидной или почти округлой формы, заметное во время деления ядра клетки и окрашивающееся красителями, поскольку содержит в своем составе нуклеиновые кислоты. Хромосома является основным носителем наследственной информации и содержится в ядре клетки.

Хромосомная мутация — изменение в структуре хромосом.

Хромосомный набор — совокупность хромосом в ядре нормальной гаметы или зиготы.

X-сцепленное наследование — тип наследования признаков, гены которых локализованы в X-хромосоме.

Цитокинез — равномерное распределение цитоплазмы между дочерними клетками делящейся материнской клетки в телофазе митоза.

Центромера — первичная перетяжка хромосомы (кинетохор), отвечающая за движение хромосомы. Хромосома, лишенная центромеры, не способна двигаться. К центромере прикрепляются нити веретена деления.

Эквационное деление — уравнивающее действие в мейозе, при котором к разным полюсам клетки отходят сестринские хроматиды каждой хромосомы в результате деления центромер, соединяющих эти сестринские хроматиды. Обычно это деление бывает вторым, но не всегда.

Экспрессивность — степень проявления гена в виде признака; степень развития признака, определяемого данным геном.

Экспрессия гена — активизация транскрипции гена, в процессе которой на ДНК образуется и-РНК.

Эмали гипоплазия — тонкая зернистая эмаль, зубы светлого-бурого цвета у человека. Наследуется как доминантный, сцепленный с полом признак.

Эпигамное определение пола — определение пола после оплодотворения яйцеклетки (в личиночной стадии). У глубоководного червя *Bonnellia viridis* личинка, прикрепившаяся к субстрату на дне, превращается в самку, а попавшая на хоботок самки — в самца.

Эпидермолиз буллезный врожденный — образование пузырей при травмах в результате гибели недостаточно эластичных волокон кожи и расширения сосудов. Наследование аутосомно-доминантное и рецессивное.

Эписказ — антагонистическое взаимодействие неаллельных генов, при этом один ген (эпистатический) препятствует проявлению другого (гипостатического) неаллельного гена, своеобразное «доминирование» одного неаллельного гена над другим.

Эукариоты — группа живых организмов, клетки которых содержат ядро, ограниченное ядерной мембраной. Эукариотами являются все животные, растения, грибы.

Эуплоидия — присутствие у организмов (клеток) только полных наборов хромосом.

Яйцеклетка — неподвижная женская половая клетка.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Введение	5
Глава 1. Основные носители наследственности.	
Деление клеток	14
1.1. Основные носители наследственности	16
1.2. Деление клеток	19
<i>Примеры решения задач</i>	<i>39</i>
<i>Контрольные задачи</i>	<i>41</i>
<i>Вопросы для самоконтроля</i>	<i>43</i>
Глава 2. Закономерности наследования признаков,	
установленные Г. Менделем	46
2.1. Моногибридное скрещивание	48
<i>Примеры решения задач</i>	<i>56</i>
<i>Контрольные задачи</i>	<i>61</i>
2.2. Дигибридное и полигибридное скрещивание.	63
<i>Примеры решения задач</i>	<i>71</i>
<i>Контрольные задачи</i>	<i>75</i>
<i>Вопросы для самоконтроля</i>	<i>78</i>
Глава 3. Взаимодействие генов.	79
<i>Примеры решения задач</i>	<i>92</i>
<i>Контрольные задачи</i>	<i>97</i>
<i>Вопросы для самоконтроля</i>	<i>101</i>
Глава 4. Наследование признаков,	
сцепленных с полом. Генетика пола	103
4.1. Варианты определения пола	103
4.2. Хромосомное определение пола	104
4.3. Наследование признаков, сцепленных с полом	107

<i>Примеры решения задач</i>	109
<i>Контрольные задачи</i>	113
<i>Вопросы для самоконтроля</i>	117
Глава 5. Сцепление генов и кроссинговер.	
Генетические карты	119
<i>Примеры решения задач</i>	131
<i>Контрольные задачи</i>	149
<i>Вопросы для самоконтроля</i>	155
Глава 6. Анализ родословных	156
<i>Примеры решения задач</i>	162
<i>Контрольные задачи</i>	166
<i>Вопросы для самоконтроля</i>	171
Глава 7. Изменчивость. Мутационная изменчивость	173
7.1. Основные типы изменчивости.	173
7.2. Генные мутации	182
<i>Примеры решения задач</i>	185
<i>Контрольные задачи</i>	187
7.3. Хромосомные перестройки	188
<i>Примеры решения задач</i>	191
<i>Контрольные задачи</i>	193
7.4. Геномные мутации	195
<i>Вопросы для самоконтроля</i>	196
Глава 8. Генетика популяций	198
<i>Примеры решения задач</i>	204
<i>Контрольные задачи</i>	207
<i>Вопросы для самоконтроля</i>	209
Глава 9. Молекулярная биология и генетика	210
<i>Примеры решения задач</i>	223
<i>Контрольные задачи</i>	226
<i>Вопросы для самоконтроля</i>	229
Ответы к задачам	231
Словарь генетических терминов	242

Учебное издание

Болгова Ирина Владимировна

**Сборник задач
по общей биологии
с решениями**

для поступающих в вузы

Редактор *М. В. Косолапова*
Младшие редакторы *Д. В. Кардановская, К. А. Каширина*
Корректор *Л. А. Буданцева*
Технический редактор *Л. Б. Чуева*
Компьютерная верстка *В. В. Пучкова*

Подписано в печать 11.04.2006. Формат 84x108 ¹/₃₂.
Гарнитура «Школьная». Печать офсетная.
Усл. печ. л. 13,44. Тираж 5000 экз. Заказ № .

Общероссийский классификатор продукции
ОК-005-93, том 2; 953005 — учебная литература

ООО «Издательство Оникс» .
127422, Москва, ул. Тимирязевская, д. 38/25.
Почтовый адрес: 117418, Москва, а/я 26.
Отдел реализации: тел. (495) 310-75-25, 110-02-50.
Internet: www.onyx.ru; e-mail: mail@onyx.ru

ООО «Издательство «Мир и Образование».
Изд. лиц. ИД № 05088 от 18.06.2001.
109193, Москва, ул. 5-я Кожуховская, д. 13, стр. 1.
Тел./факс (495) 120-51-47, 129-09-60, 742-43-54.
E-mail: mir-obrazovanie@onyx.ru