

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА

БРЯНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

В.В. Дьяченко

практикум по генетике



Брянск 2015

УДК 631.5:581.15

ББК 28.04

Д 93

Дьяченко В.В. Практикум по генетике: учебное пособие. / В.В. Дьяченко. - Брянск: Издательство Брянский ГАУ, 2015. – 142 с.

*Рекомендовано к изданию Учебно-методической комиссией
Агроэкологического института, протокол № 5 от 26. 03. 2015 г.*

В практикуме изложены основные темы, предусмотренные учебной программой по курсу генетики для направления подготовки бакалавров «Агрономия» и «Технология производства и переработки сельскохозяйственной продукции». В каждом разделе дано краткое изложение научно-теоретической информации, приведены некоторые теоретические вопросы и 3-5 примерных практических задач различной степени трудности, выполнение которых позволит освоить материал. Практикум охватывает основные разделы курса: цитологические и молекулярные основы наследственности, гибридологический анализ, хромосомная и нехромосомная наследственность, изменчивость, полиплоидия, инбридинг, гетерозис и др. Отдельные темы предназначены для самостоятельного изучения. Учебное пособие рекомендовано для организации лабораторно-практических занятий и самостоятельной работы студентов и реализует подготовку профессиональных компетенций ПК-1 и ПК-6.

Издание второе, расширенное и доработанное.

Рецензент: Заслуженный работник высшей школы РФ,
доктор с.-х. наук, профессор С.Д. Айтжанова
(Брянский ГАУ)

© Дьяченко В.В., 2015

© Брянский ГАУ, 2015

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
Тема I. ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ	7
<i>Лабораторно-практическое занятие 1</i>	
Клетка материальная основа наследственности	7
<i>Лабораторно-практическое занятие 2</i>	
Митоз. Цитологические основы бесполого размножения	14
<i>Лабораторно-практическое занятие 3</i>	
Мейоз. Цитологические основы полового размножения	20
<i>Самостоятельное занятие 1</i>	
Формирование половых клеток и оплодотворение у высших растений	25
Тема II. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ	30
<i>Лабораторно-практическое занятие 4</i>	
Наследование признаков при моногибридном скрещивании	32
<i>Лабораторно-практическое занятие 5</i>	
Наследование признаков при ди- и полигибридных скрещиваниях	41
<i>Лабораторно-практическое занятие 6</i>	
Наследование признаков при неаллельном взаимодействии генов	48
<i>Практическое занятие 7</i>	
Статистическая обработка данных гибридологического анализа	62
Тема III. ХРОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ	68
<i>Практическое занятие 8</i>	
Наследование признаков сцепленных с полом	68
<i>Практическое занятие 9а</i>	
Наследование признаков при сцеплении генов	73
<i>Практическое занятие 9б</i>	
Методика составления генетических карт хромосом	95
Тема IV. ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ	82
<i>Практическое занятие 10</i>	
Цитоплазматическая мужская стерильность	82
Тема V. МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ	90
<i>Практическое занятие 11</i>	
Генетический код	90
Тема VI. ИЗМЕНЧИВОСТЬ	100
<i>Лабораторно-практическое занятие 12</i>	
Модификационная изменчивость	100
<i>Практическое занятие 13</i>	
Мутационная изменчивость	105
Тема VII. ГЕНОМНЫЕ МУТАЦИИ	111

<i>Практическое занятие 14</i>	
Полиплоидия	111
<i>Самостоятельное занятие 2</i>	
Анеуплоидия	119
Тема VIII. ИНБРИДИНГ И ГЕТЕРОЗИС	122
<i>Практическое занятие 15</i>	
Инбридинг и гетерозис	122
Тема IX ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ	130
<i>Практическое занятие 16</i>	
Генетическая структура популяции	130
ГЛОССАРИЙ	136
ЛИТЕРАТУРА	141

ВВЕДЕНИЕ

Генетика – наука о наследственности и изменчивости организмов, призванная раскрыть законы: 1) наследственности и изменчивости при воспроизведении живого по поколениям; 2) действия генетических программ при индивидуальном развитии особей; 3) наследственности и изменчивости в процессах эволюции; 4) управления наследственностью и изменчивостью организмов. Объектами генетики являются организмы, находящиеся на всех ступенях эволюционного развития: вирусы, бактерии, растения, животные и человек.

Наследственность (нем. Vererbung; англ. inheritance) - свойство организмов передавать при размножении свои признаки и особенности потомству. Благодаря наследственности между поколениями организмов создается материальная и функциональная *преемственность*.

В предмет генетики, наряду с явлением наследственности, входит изучение **изменчивости**. Она заключается в изменении генов и их комбинировании, а так же изменении их проявления в процессе индивидуального развития организмов.

Современная генетика ведет изучение наследственности и изменчивости на разных уровнях организации живой материи: молекулярном, хромосомном, клеточном, организменном и популяционном. Методы исследования в генетике различны и специфичны, однако главным из них является **генетический анализ**. С помощью этого метода исследуется качественный и количественный состав генотипа. Основным методом генетического анализа является **гибридологический** метод, который позволяет анализировать наследование свойств и признаков организмов в ряду поколений. Он включает в себя элементы **математической статистики**. В генетический анализ входят и другие методы: цитогенетический, биохимический, биофизический, цитологический, рентгенологический, цитохимический, а так же методы хромосомной и генетической инженерии.

Генетика развивается не только как часть общей системы естествознания, но и во взаимозависимости с практической селекцией. Использование генетических методов позволило перевести селекцию на качественно новый уровень, позволяющий целенаправленно управлять наследственностью и изменчивостью. Положения генетики о дискретной природе наследственности, учение о мутациях и модификациях, понятия о генотипе и фенотипе, доминантности и рецессивности, гомо – и гетерозиготности, законы наследования, трансгрессии и новообразования при гибридизации, природа инбридинга и гетерозиса, полиплоид-

дия, отдаленная гибридизация, генная инженерия это основа современной селекционно-семеноводческой работы. Генетика является теоретическим базисом селекции, семеноводства, растениеводства, племенного дела, разведения животных.

Учебное пособие разработано для реализации подготовки профессиональных компетенций ПК-1 для бакалавров по направлению «Агрономия» и «Технология производства и переработки сельскохозяйственной продукции» *«способностью использовать основные законы естественнонаучных дисциплин в профессиональной деятельности, применять методы математического анализа и моделирования, теоретического и экспериментального исследования»*, а так же ПК-6 для бакалавров по направлению «Технология производства и переработки сельскохозяйственной продукции» *«способности охарактеризовать сорта растений и породы животных на генетической основе и использовать их в сельскохозяйственной практике»*.

Тема I. ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Клетка – основа строения и жизнедеятельности растительных и животных организмов и все проявления наследственности и изменчивости могут быть понятны только после ее изучения. Раздел генетики, посвященный изучению явлений наследственности и изменчивости на клеточном уровне, называется цитогенетикой. Объектами цитогенетических исследований является клетка в различные периоды жизнедеятельности и ее органониды (органеллы), в особенности хромосомы, их морфология, биохимия и физиология.

Клетка была открыта в 1665 г. Р. Гуком, который впервые применил примитивную микроскопию для изучения биологических объектов. В настоящее время строение клетки и ее органонидов изучают с помощью светового микроскопа, а субмикроскопическое строение отдельных клеточных структур удалось установить, используя электронную микроскопию. В современной цитологии широко используют и рентгеноструктурный анализ, с помощью которого клетка подробно исследована на уровне биологически важных молекул, в частности нуклеиновые кислоты.

Лабораторно-практическое занятие 1.

КЛЕТКА – МАТЕРИАЛЬНАЯ ОСНОВА НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Цель занятия. Изучить роль клетки и хромосом в реализации наследственной информации. Особое внимание следует уделить морфологии и форме хромосом, основным принципам их организации.

Материалы для занятий. Схемы, рисунки строения клетки и хромосом, постоянные препараты поперечных срезов корешков растений. Микроскоп, цветные карандаши.

Задание. Изучить строение и функции клетки и ее основных структурных элементов. Освоить принципы идентификации и организации хромосом. Сделать рисунки.

Литература

1 - С. 22-36; 2 - С. 19-34; 6 - С. 15-34; 11 - С. 4-11.

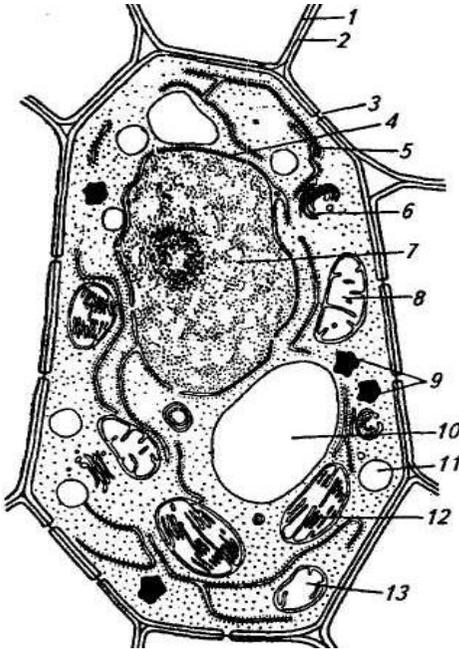
Пояснения к заданию. Основной формой существования жизни является клетка, которая является материальной основой преемственной связи между организмами разных поколений (рис. 1). Виды организ-

мов, клетки которых содержат обособленные от цитоплазмы ядра с хромосомами, называют эукариотами. К ним относятся большинство одноклеточных и многоклеточных организмов. Виды, генетический материал которых включен прямо в цитоплазму – прокариотами, к которым относятся бактерии. Основными компонентами эукариотических клеток являются клеточная оболочка, ядро с ядрышком и цитоплазма.

Клеточная оболочка. У растений клетки имеют наружную (первичную) оболочку и плазматическую (плазмолемму). Клеточная оболочка выполняет защитную функцию и играет важнейшую роль в обмене веществ.

Цитоплазма (цитопласт) состоит из так называемой основной цитоплазмы (гиалоплазмы), в которую погружены различные органоиды.

Пластиды – оргanelлы, которые имеются только в растительных



клетках. К ним относятся лейкопласты, хромопласты и хлоропласты, для них характерно наличие пигментов и способность синтезировать запасные питательные вещества (крахмал, жиры, белки). Зеленые, содержащие хлорофилл, пластиды - *хлоропласты* обладают наиболее сложным строением и осуществляют важный биологический процесс – фотосинтез, в результате которого солнечная энергия запасается в виде органических соединений (глюкозы и др).

Митохондрии – центры клеточного метаболизма. Представляют собой энергетические органоиды клетки. Содержат

белки и являются «силовыми станциями», где происходит расщепление углеводов, жирных кислот и аминокислот с высвобождением энергии и последующей ее трансформацией в АТФ (аденозинтри-

Рис. 1. Строение клетки:

1-3 – оболочка клетки; 4 – оболочка ядра; 5 – эндоплазматическая сеть; 6 – аппарат Гольджи; 7 – ядро; 8 - протопластида; 9 – жировые капли; 10 - вакуоль; 11 – крахмальное зерно; 12 – хлоропласт; 13 – митохондрия.

фосфат).

Рибосомы – это миниатюрные фабрики синтеза белка в клетке. Их функция заключается в осуществлении одного из важнейших процессов ассимиляции, а именно синтезе видоспецифических белков организма. Рибосомы расположены преимущественно на мембранах эндоплазматической цепи, соединяясь в комплекс, образуют полисому. Основные химические компоненты рибосом это – рибосомальная РНК (рРНК) и рибосомальные белки. Число рибосом в клетке, как правило, чрезвычайно велико – до 10^7 .

Все эти органоиды размножаются путем деления и содержат ДНК, играя при этом определенную роль в реализации наследственной информации.

Ядро является обязательным и важнейшим компонентом клетки. Ему принадлежит главная роль в сохранении, передаче и реализации наследственной информации. Ядро окружено ядерной оболочкой (мембраной), содержит ядерный сок (кариоплазму), ядрышко и хроматин.

Ядерная оболочка состоит из двух мембран, имеет поры, соединенные с эндоплазматической сетью. На внешней поверхности наружной мембраны находятся рибосомы. *Кариоплазма* – ядерный сок, в котором содержится РНК, белки и другие соединения, являющиеся продуктами жизнедеятельности ядрышка и хроматина.

Хроматин – служит материалом, из которого состоит главный структурный компонент ядра – хромосомы и представляет собой более плотные структуры способные окрашиваться основными красителями. В его основе лежат тонкие и очень длинные хроматиновые нити *хромонемы*, состоящие из ДНК и гистоновых белков. В делящейся клетке хроматиновые нити за счет процессов спирализации трансформируются

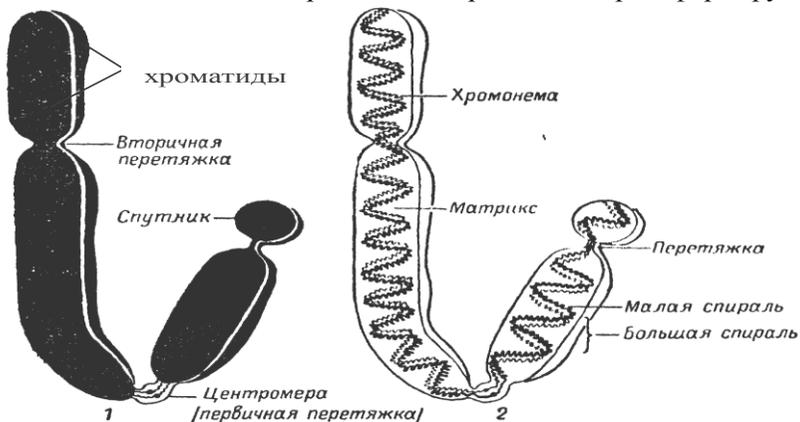


Рис. 2. Строение метафазной хромосомы:
1 – морфология; 2 – внутренняя структура хроматиды.

в четко видимые *хромосомы*.

Хромосомами называются постоянные компоненты ядра клетки, имеющие особую организацию, функциональную и морфологическую специфичность, способные к самовоспроизведению и сохранению свойств на протяжении всего онтогенеза. Управление генетической информацией хромосомами происходит в различные периоды жизнедеятельности и митотического цикла клетки, поэтому они обладают способностью изменять структуру и морфологию. Хромосомам принадлежит ведущая роль в сохранении, воспроизведении, передаче и реализации наследственной информации. Поэтому изучению их строения в генетике уделяется большое внимание.

Строение хромосом лучше всего изучать в метафазе митоза, когда они максимально укорочены и расположены в экваториальной плоскости (рис. 2). Г. А. Левитский (1931) установил единый принцип морфологического строения метафазных хромосом, как бы они не были различны на первый взгляд. Каждая метафазная хромосома состоит из двух одинаковых по форме продольных функциональных половинок – хроматид. Две хроматиды одной хромосомы соединяются общей первичной перетяжкой, положение которой определяет длину и форму хромосомы. В области первичной перетяжки расположен центромер (кинетохор), к которому прикрепляются тянущие нити митотического аппарата (веретена деления).

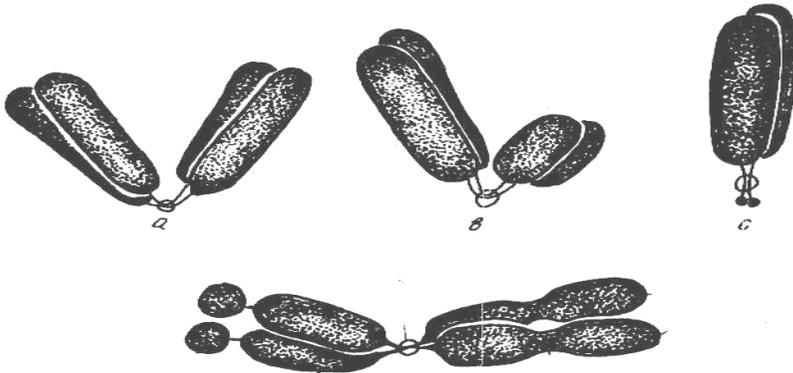


Рис. 3. Формы метафазных хромосом:

a – метацентрическая (равноплечая); *б* – акроцентрическая (неравноплечая); *с* – телоцентрическая (головчатая); *д* – спутничная.

Месторасположение центромера специфично и строго постоянно для соответствующей хромосомы каждого вида. Он делит хромосому на два плеча и тем самым определяет ее форму. Если центромер

расположен строго по середине (рис. 3), то хромосома называется *метацентрической*, если ближе к одному из концов – *субметацентрической* или *acroцентрической*. Иногда выделяют и *телоцентрические* хромосомы, у которых меньшее плечо представлено ничтожно малым участком. Участок плеча расположенный ближе к центромере называют *праксимальным*, а отдаленный – *дистальным*. Отношение длины большого плеча к длине меньшего называют *плечевым индексом* и по нему определяют морфологию хромосомы. Метацентрические хромосомы имеют плечевой индекс 1 – 1,9, субметацентрические 2 – 4,9, акроцентрические – 5 - 8. У телоцентрических хромосом это отношение более 8, а форма короткого плеча напоминает шаровидное тело. Кроме положения центромера, форму хромосомы определяет вторичная перетяжка. Сегмент хромосомы, отделенный вторичной перетяжкой С. Г. Навашин (1912) назвал *спутником*, а хромосомы, имеющее его, - *спутничными* или SAT – хромосомами.

Таблица 1

Число хромосом у основных видов культурных растений

Вид	Число хромосом в клетках	
	половых (n)	соматических (2n)
Пшеница мягкая	21	42
Пшеница твердая	14	28
Рожь посевная	7	14
Овес посевной	21	42
Ячмень обыкновенный	7	14
Кукуруза	10	20
Гречиха	8	16
Горох посевной	7	14
Люпин узколистный	20	40
Клевер красный	7	14
Люцерна посевная	16	32
Картофель культурный	24	48
Свекла кормовая	9	18
Лук репчатый	8	16
Малина обыкновенная	7	14
Яблоня домашняя	17	34
Груша обыкновенная	17	34
Слива домашняя	24	48
Земляника садовая	28	56
Смородина черная	8	16

Каждому виду организмов, в том числе растениям свойственно точно определенное число хромосом (*правило постоянства числа хромосом*). Например, в ядрах всех соматических клеток гороха содержится 14, у кукурузы 20 и пшеницы 42 хромосомы (табл. 1). Совокупность хромосом, присущая соматической клетке определенного биологического вида, называется *кариотипом* (рис. 4), а его графическое изображение – *идиограммой*. Кариотип каждого вида характеризуется числом хромосом, их величиной, формой, расположением центромер и спутников.

Основными морфометрическими параметрами хромосом явля-



Рис. 4. Хромосомы ячменя (1) и ржи (2).

А – метафазная пластинка; Б – кариотип; В – идиограмма (по Туркову).

ются: абсолютная и относительная длина, центромерный и плечевой индексы. Определение морфометрических параметров каждой хромосомы проводят на микрофотографиях метафазных пластинок. Изображение каждой хромосомы вырезают и располагают с учетом размера, гомологичности, местоположения центромера. Совокупность хромосом характеризуется не только числом, но и их строением. Хромосомы, имеющие одинаковое строение, называют *гомологичными*. Они

имеют одинаковую длину и форму, их центромеры расположены в том же самом участке, каждое плечо подобно другому по форме и размеру. В кариотипе диплоидной соматической клетки ($2n$) каждая хромосома имеет своего гомолога, подобную себе по размеру и морфологии хромосому, в чем выражается *правило парности хромосом*. Причем одна из пары происходит от материнского организма, а другая от отцовского, соответственно, внешне идентичные гомологичные хромосомы по генетической структуре могут отличаться друг от друга.

Негомологичные хромосомы имеют различное строение со своими индивидуальными структурными особенностями. *Правило индивидуальности хромосом* – заключается в том, что каждая из них обладает своеобразием строения, которое сохраняется из поколения в поколение при делении и размножении организмов. Следует отметить, что при делении проявляется и другое свойство хромосом – способность к самовоспроизведению (при делении клетки каждая хромосома путем репликации молекулы ДНК воспроизводит себе подобную), благодаря чему происходит закономерное наследование признаков.

Следовательно, совокупность хромосом клетки представляет собой двойной комплект, точнее набор, состоящий из точно определенного для каждого вида количества пар индивидуально различных хромосом. Такой двойной набор называется **диплоидным** и характерен для соматических клеток. Например, в клетках ячменя обыкновенного четырнадцать хромосом представлены семью парами индивидуально различимых хромосом (рис. 4). Исключение составляют половые клетки, в которых содержится одинарный, или **гаплоидный** набор хромосом, т. е. их вдвое меньше, чем в других клетках.

Такие свойства хромосом как, постоянство числа, индивидуальность, сложность строения и способность к самовоспроизведению (что будет рассмотрено ниже) свидетельствуют о важности выполняемой ими роли – носителя наследственной информации.

Выполнение задания. Постоянные препараты с поперечными срезами корешков растений (лука, ржи, гороха) помещают на предметный столик микроскопа и при максимально возможном увеличении (иммерсионный объектив $\times 90$ и окуляр $\times 10$) изучают метафазные пластинки с наиболее удобно расположенными хромосомами. Тщательно зарисовывают каждую хромосому. Для установления точного числа хромосом изучаемого растения необходимо их подсчитать на 5...10 метафазных пластинках. Используя вспомогательные схемы, рисунки изобразить метафазную пластинку, кариотип и идиограмму растений согласно заданию.

Вопросы для самоконтроля.

1. Какие органоиды клетки играют роль в явлениях наследственности?
2. Основные принципы организации хромосом?
3. Почему строение хромосом лучше всего изучать в метафазе?
4. Почему метафазные хромосомы состоят из двух хроматид?
5. Какие существуют уровни компактизации хромосом?

Лабораторно-практическое занятие 2.

МИТОЗ. ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ БЕСПОЛОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

Цель занятия. Изучить особенности передачи наследственной информации в ходе митоза.

Задания. Освоить методику приготовления временных давленных препаратов. Изучить различные фазы митоза и определить митотическую активность тканей. Сделать рисунки

Материалы для занятия. Микроскопы, свежий или фиксированный материал (корешки лука, бобов, гороха и др.). Спиртовки, предметные и покровные стекла, препаровальные иглы, тигельки. Ацетокармин, 45% уксусная кислота.

Литература

1 - С. 22 -36; 2 - С. 19 -34; 6 - С. 34-38; 11 - С. 11-14; 12 - С. 130-138

Пояснения к заданию. Наследственная информация между поколениями передается в процессе деления клеток. При бесполом или вегетативном размножении новые организмы возникают из одной или группы соматических клеток (клеток тела), универсальным способом деления которых является митоз (кариокинез). **Митоз** – это сложный тип деления, в результате которого происходит сначала удвоение, а затем равномерное распределение наследственного материала между двумя дочерними клетками. Из одной материнской клетки возникают две новые, генетически сходные между собой и материнской клеткой, соответственно любая соматическая клетка растения будет обладать всей наследственной информацией особи.

Период от начала одного деления до другого и совокупность процессов происходящих при этом в клетке, называется **митотическим циклом**. Считается, что в основе митотического деления лежит процесс спирализации и деспирализации хромосом.

Состояние клетки между двумя делениями называется *интерфазой*. В этой фазе в клетке протекают сложные метаболические процес-

сы: клетка растет, функционирует, в ней осуществляется синтез веществ, необходимых для деления. В интерфазе ядро имеет шаровидную или эллиптическую форму и сравнительно гомогенное строение, содержит одно или несколько ядрышек (рис. 5). В интерфазе различают три периода: G_1 - *пресинтетический*, S - *синтетический* и G_2 - *постсинтетический*. В период G_1 в клетке накапливаются вещества необходимые для удвоения ее генетического материала. В период S в клетке происходит репликация (самоудвоение) молекул ДНК. К окончанию интерфазы хромосомы формируют двойную структуру, т.е. каждая из них состоит из двух хроматид. В период G_2 начинается спирализация молекул ДНК, и синтез веществ необходимых для нормального течения митоза.

В процессе митоза различают четыре последовательно идущие фазы: *профазу*, *метафазу*, *анафазу* и *телофазу* (рис. 5).

Профаза. Различают раннюю и позднюю профазы. На ранней профазе клетки сохраняют тот же вид, что и в интерфазе, только ядро заметно увеличивается в размерах и в нем начинают проявляться хромосомы, имеющих вид длинных тонких хроматических нитей. В поздней профазе усиливается спирализация хромосом, в результате чего они становятся более плотными и короткими и приобретают свойственную им форму. Каждая хромосома состоит из двух *хроматид*, спирально скрученных и соединенных центромерой.

В профазе интенсивно формируется *митотический аппарат* (веретено деления) клетки. Он состоит из нитей, каждая из которых представляет собой пучок микротрубочек, образованных макромолекулами фибриллярных белков. Различают два типа нитей: *тянущие нити веретена*, прикрепляющиеся в метафазе к центромерам хромосом, и *опорные*, соединяющие полюса клетки. В конце профазы происходит фрагментация (растворение) ядерной оболочки и исчезновение ядрышек.

Метафаза. В этой фазе хромосомы концентрируются в одной плоскости на экваторе клетки, образуя так называемую метафазную (экваториальную) пластинку. Центромер каждой хромосомы располагается строго в плоскости экватора, а плечи вытянуты более или менее параллельно нитям веретена. В метафазе хорошо выявляются форма и строение каждой хромосомы, заканчивается формирование митотического аппарата и осуществляется прикрепление тянущих нитей к центромерам. В конце метафазы происходит одновременное деление центромер всех хромосом данной клетки.

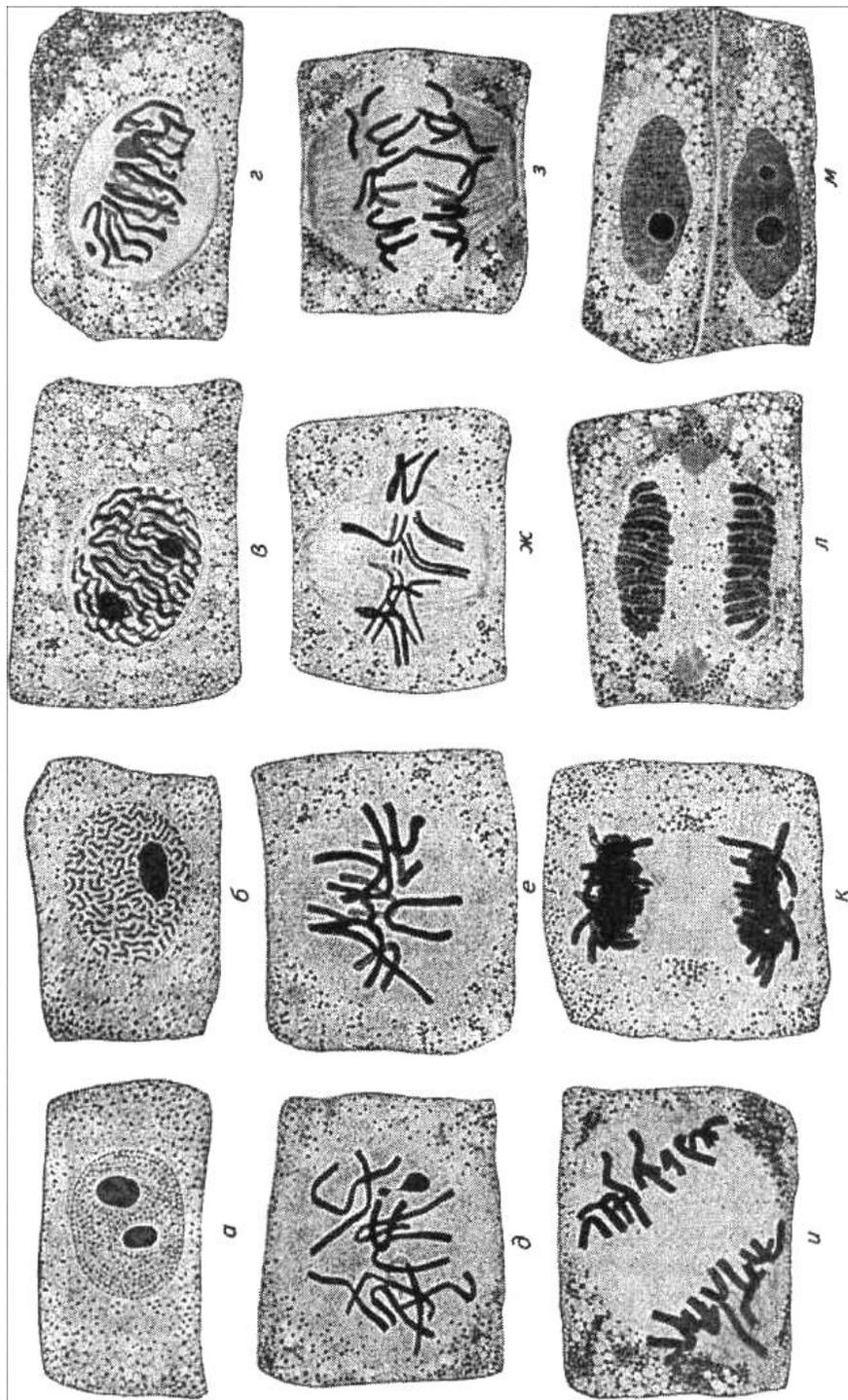


Рис. 5 Схема митоза.

а и *б* – интерфаза, *в*, *г* и *д* – профаза, *е* и *ж* – метафаза, *з* и *и* – анафаза, *к* и *л* – телофаза, *м* – цитокинез.

Анафаза. Сразу же после деления центромер хроматиды отделяются (отталкиваются) одна от другой и расходятся к противоположным полюсам клетки. Все хроматиды начинают двигаться к полюсам одновременно и довольно быстро. Большую роль в ориентированном движении хроматид играют центромеры. Если хроматида по какой-то причине утратила центромер, она теряет способность ориентированного перемещения к полюсу и нарушает картину нормального течения анафазы. В анафазе разделившиеся хроматиды называют *сестринскими хромосомами*.

Движение сестринских хромосом в анафазе происходит при взаимодействии двух процессов: сокращения тянущих и удлинения опорных нитей митотического аппарата. Заканчивается анафаза, когда сестринские хромосомы достигнут полюсов клетки.

Телофаза. В начале телофазы заканчивается движение сестринских хромосом, и они концентрируются на полюсах клетки в виде компактных образований. Хромосомы деспирализуются и утрачивают видимую индивидуальность. Образуется ядро, окруженное оболочкой, восстанавливается ядрышко (или ядрышки) в том же количестве, в каком они были в ядре исходной материнской клетки, закладывается клеточная оболочка. Одновременно с формированием дочерних ядер в телофазе происходит разделение всего содержимого исходной материнской клетки и образование двух дочерних клеток (цитокинез). Следует отметить, что распределение цитоплазмы между образующимися клетками происходит неравномерно.

Процесс формирования двух новых дочерних клеток называется *цитокинезом*, или *плазмотомией*. У растений в средней части клетки между телофазными ядрами появляется клеточная оболочка. В ее образовании активное участие принимают опорные нити веретена. Сформировавшиеся в процессе кариокинеза дочерние клетки вступают в интерфазу. После цитокинеза клетка может вступить в следующий цикл митоза либо перейти в состояние дифференциации и дальнейшей специализации.

В точках роста стебля и корня, камбиальных тканях и интеркалярных меристемах митотические циклы следуют один за другим. Интенсивность деления определенной ткани получила название *митотической активности*. Она зависит от температуры, влажности, освещенности, воздействия стимуляторами и ингибиторами роста и ряда других факторов, имеет определенный сезонный и суточный ритм. Показателем митотической активности является митотический индекс (*MI*). Его определяют отношением числа клеток находящихся в фазах

митоза: профазе, метафазе, анафазе и телофазе (M), к общему числу клеток на данном участке ткани (N), и выражают в процентах или промилле (‰).

$$MI = (M/N) \times 1000 \text{ (‰)}.$$

Биологическое значение митоза заключается в продуцировании дочерних клеток имеющих одинаковое с родительской число хромосом, при полном сохранении их индивидуальности. Соответственно возникающая в результате деления соматическая клетка несет в себе полный набор генов свойственных инициальной (родоначальной) клетке. Это является теоретической основой преемственности при вегетативном размножении и применении биотехнологических методов.

ПРИГОТОВЛЕНИЕ ВРЕМЕННЫХ «ДАВЛЕННЫХ» ПРЕПАРАТОВ

Для изучения фаз **митоза** можно использовать молодые корешки лука, бобов, свеклы и других растений. Корешки должны быть длиной не более 1...2 см с хорошо выраженной меристемой. Можно готовить временные препараты и из молодых листочков 3...7 см длины.

Для изучения **мейоза** можно использовать продольные срезы пыльников ржи, кукурузы, бобов, лука или любых других растений. Для этого используют собранные в поле соцветия растений. Пыльники фиксируют в то время, когда в них протекает микроспорогенез: у ржи – за 5...7 дней до колошения, у кукурузы – за 4...8 дней до выметывания, у лука и кормовых бобов в фазе начала бутонизации.

Фиксация материала. Для длительного использования материал (корешки, соцветия) следует предварительно зафиксировать в течение 2...12 часов фиксаторе Карнуа или Кларка (уксусный алкоголь). Состав фиксаторов: Кларка - 3 части 96% спирта + 1 часть ледяной уксусной кислоты; Карнуа - 6 частей 100% спирта + 3 части хлороформа + 1 часть ледяной уксусной кислоты. После обработки фиксатором материал промывают в 70% спирте до исчезновения запаха уксусной кислоты. Фиксированный материал хранят в 70%- спирте. Перед приготовлением препаратов материал промывают в воде.

Приготовление красителей для временных препаратов. Для окраски временных препаратов широко используют кармин, лакмоид и орсеин, которые растворяют в уксусной кислоте. *Приготовление ацетркармина.* В стеклянную колбу объемом 200...250 мл наливают 55 мл дистиллированной воды, приливают 45 мл ледяной уксусной кислоты и насыпают 2...5 г кармина. Затем колбу со стеклянной воронкой ставят на водяную баню или на малый огонь. Если кипячение ведут на

электрической плитке, го под колбу подкладывают асбестовую пластинку. Раствор кипятят в течение 30..60 мин, охлаждают и фильтруют. Профильтрованный раствор помещают в бутылочку с притертой пробкой, где он может храниться неограниченно долгое время.

Выполнение задания при изучении митоза.

1. На предметное стекло нанести каплю красителя (например, ацетокармина).

2. При работе с нефиксированным (свежим) материалом сделать бритвой возможно более тонкий продольный срез кончика корешка; первый срез с эпидермисом отбросить.

3. Перенести полученный срез на предметное стекло в каплю ацетокармина, накрыть покровным стеклом и осторожно несколько раз подогреть на спиртовке. По мере испарения кармина его следует добавлять, не снимая покровного стекла.

4. Когда срезы будут достаточно мацерированы (при надавливании препаровальной иглой на покровное стекло срез начинает «расплываться»), нагревание прекратить. Не трогая покровное стекло, фильтровальной бумагой убрать лишний краситель.

5. Ударами по покровному стеклу осторожно раздавить препарат и распределить клетки равномерно в один слой. Покровное стекло не должно смещаться.

6. Приготовленный препарат поместить на предметный столик микроскопа и при объективе X 9 найти соответствующую фазу митоза. Далее объектив переводят на X 40 или X 90 и изучают и зарисовывают клетки находящиеся в различных фазах митоза, обращая внимание на состояние хромосом, ядра, ядерной оболочки, цитоплазмы. Согласно выданному заданию определяем митотическую активность тканей.

Вопросы для самоконтроля.

1. В какой период интерфазы происходит удвоение генетического материала клетки и как называется этот процесс?

2. В какой фазе митоза заканчивается формирование митотического аппарата (веретена деления)? Опишите его функцию.

3. В какой фазе митоза хромосомы уже состоят из двух хроматид и в какой хроматиды расходятся к полюсам клетки?

4. В какой фазе митоза расходящиеся хроматиды можно считать сестринскими хромосомами?

5. Почему в результате митоза возникают дочерние клетки с идентичными наборами хромосом?

6. Где в практике сельского хозяйства находит выражение основное свойство митоза?

7. Наблюдается ли столь точное, как хромосом, распределение содержимого цитоплазмы клетки при митозе?

Лабораторно-практическое занятие 3.

МЕЙОЗ. ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ

Цель занятия. Изучить особенности распределения хромосомного материала в процессе мейоза.

Задания. Рассмотреть клетки, находящиеся в различных фазах мейоза. Зарисовать фазы мейоза, отметив основные процессы, происходящие в клетках. Произвести подсчет количества образующихся хромосом, хроматид, бивалентов и типов гамет у основных с.-х. растений в ходе мейоза.

Материалы для занятия. Микроскопы, спиртовки, предметные и покровные стекла, препаровальные иглы, тигельки. Фиксированный материал (пыльники ржи, лука, пшеницы и др.). Ацетокармин, 45% уксусная кислота.

Литература

1 - С. 47-51; **2** - С. 13 -19; **6** - С. 38 -40; **11** - С. 11-14.

При половом размножении новый организм, как правило, возникает на основе слияния двух гамет – мужской и женской половых клеток, в результате чего образуется зигота и формируется особь следующего поколения. Следовательно, потомство наследует, в виде набора хромосом, генетический материал от двух родителей. Однако число хромосом в соматических клетках одного вида остается постоянным и неизменным в ряду поколений, так как половые клетки содержат редуцированное (уменьшенное вдвое), гаплоидное число хромосом. Образуются клетки с гаплоидным набором хромосом в результате мейоза.

Мейоз - особый вид деления клеток, в результате которого число хромосом в клетке редуцируется (уменьшается вдвое), становится гаплоидным. Диплоидное число хромосом восстанавливается в процессе оплодотворения при слиянии двух гаплоидных половых клеток

(гамет) - отцовской и материнской (рис. 6). В мейозе совершается ряд процессов, имеющих важное значение в наследовании признаков: 1) **редукция** — уменьшение вдвое числа хромосом в клетках; 2) **конъюгация** гомологичных хромосом и как вследствие — кроссинговер; 3) **случайное расхождение** хромосом в дочерние клетки.

Мейоз состоит из двух последовательных делений. Первое деление, в результате которого образуются ядра с гаплоидным набором хромосом, называется *редукционным*, или гетеротипическим; второе деление называется *эквационным*, или гомотипическим, и протекает по типу митоза. Каждое деление в свою очередь состоит из ряда последовательных фаз (рис. 6). Фазы первого деления принято обозначать цифрой I, второго - II. Между I и II делениями клетки находятся в состоянии интеркинеза.

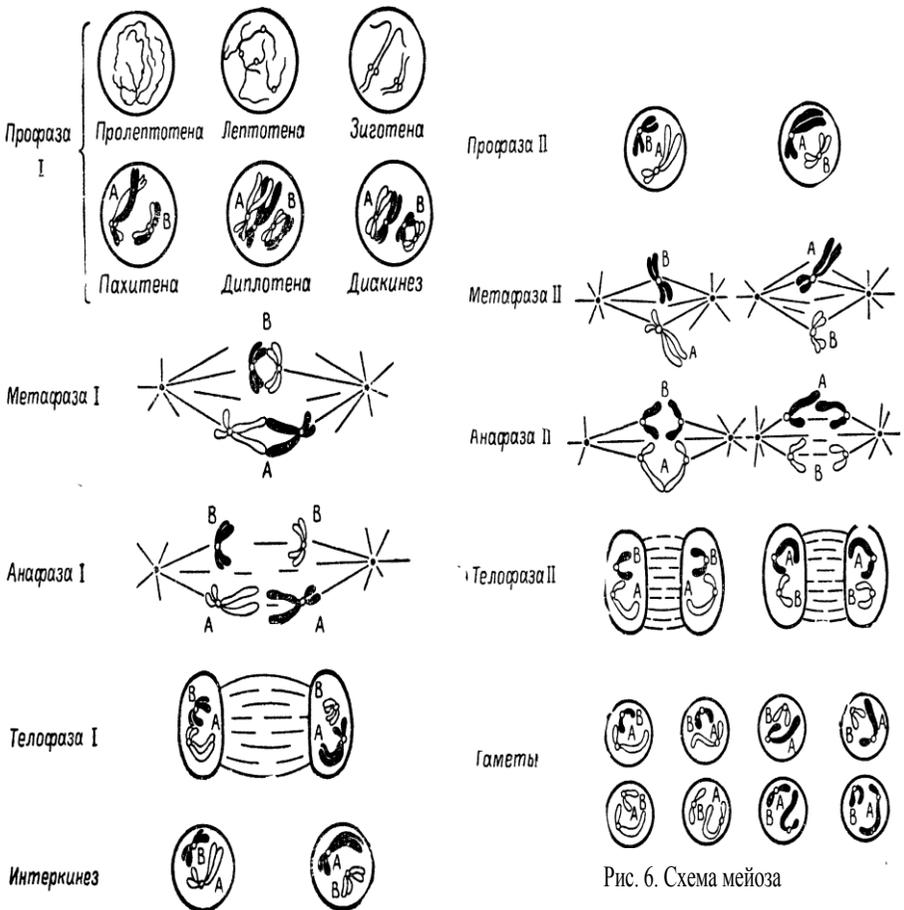


Рис. 6. Схема мейоза

Профаза I — фаза мейоза, во время которой происходят сложные структурные преобразования хромосомного материала. Она состоит из ряда последовательных стадий: лептономы, зигонемы, пахинемы, диплонемы и диакинеза.

В *лептономе* слабоспирализованные хромосомы имеют вид длинных тонких нитей, собранных в ядре в виде рыхлого клубка. Каждая хромосома состоит из двух хроматид.

В *зигонеме* происходит конъюгация, или синапсис (соединение попарно), гомологичных хромосом. Конъюгация обычно начинается с концевых (теломерных) участков хромосом и распространяется по всей их длине. В результате конъюгации образуются биваленты (комплексы из соединенных попарно гомологичных хромосом), число которых соответствует гаплоидному набору хромосом. Каждый бивалент состоит из четырех хроматид. Функцию синапсиса выполняет синаптонемальный комплекс (СК) – белковое образование, входящее в состав бивалента. СК имеет вид трехслойной ленты, располагающейся между конъюгирующими хромосомами.

Пахинема. В эту стадию увеличиваются размеры ядра и ядрышка, хромосомы укорачиваются и утолщаются, и заканчивается формирование бивалентов.

Диплонема. Хромосомы, соединенные в биваленты, начинают отталкиваться одна от другой, вначале - в центромерном участке, затем - по всей длине, оставаясь соединенными только в местах кроссинговера. При этом хромосомы образуют X - образные фигуры, называемые *хиазмами*. По фигурам бивалентов в это время можно определить, произошел ли кроссинговер, и если да, то на каком участке хромосомы, был ли он одинарным или двойным. *Кроссинговером* называется обмен участками между хроматидами гомологичных хромосом. Каждая из четырех хроматид имеет одинаковую вероятность кроссинговера, поэтому он может происходить между двумя, тремя и четырьмя хроматидами, затрагивая один (одинарный кроссинговер), два и более участков хроматид. Кроссинговер приводит к рекомбинации генов в хромосоме.

Диакинез. Продолжается процесс укорачивания и утолщения хромосом в бивалентах. Хиазмы «соскальзывают» к концам хроматид, биваленты метацентрических хромосом приобретают кольцевую, а акроцентрических - палочковидную форму и располагаются по периферии ядра. В конце профазы I ядерная оболочка фрагментируется, ядрышко исчезает.

Метафаза I. Заканчивается формирование митотического аппара-

рата, биваленты располагаются в цитоплазме по экватору клетки. Центромеры хромосом прикрепляются к тянущим нитям митотического веретена, но не делятся. При этом одна из центромер ориентируется к одному полюсу, а другая к противоположному.

Анафаза I. В результате действия веретена деления, происходит разрыв хиазмных связей, и гомологичные хромосомы расходятся к полюсам клетки. Следует отметить, что к полюсам отходят не однохроматидные, как в митозе, а двуххроматидные хромосомы. Соответственно у каждого полюса клетки будет сосредоточен гаплоидный набор двуххроматидных хромосом. Расхождение каждой пары гомологичных хромосом происходит независимо от других пар, носит случайный характер, поэтому число возможных сочетаний материнских и отцовских хромосом (а соответственно и гамет) на каждом полюсе может достигать 2^n , где n — гаплоидное число хромосом. Например, у растений скерды гаплоидное число хромосом $n = 3$, число возможных сочетаний хромосом составит $2^3 = 8$, у ячменя ($n = 7$) $2^7 = 128$, у пшеницы мягкой ($n = 21$) это будет $2^{21} = 2097152$, а у человека при $n = 23$ число возможных типов гамет будет равно $2^{23} = 8388608$.

Такое независимое случайное расхождение гомологичных хромосом к полюсам обуславливает комбинативную изменчивость и генетическое многообразие половых клеток - гамет. Комбинативная изменчивость еще более усиливается и в результате кроссинговера, так как хромосомы после прохождения профазы I не всегда бывают идентичными исходным хромосомам, вступившим в мейоз.

Свободное сочетание отцовских и материнских хромосом в половых клетках в ходе мейоза является основой очень важного закона независимого наследования и комбинирования признаков (третьего закона Менделя).

Телофаза I. Хромосомы концентрируются на полюсах клетки. У некоторых видов растений (преимущественно однодольных) в этой фазе на экваторе происходит цитокинез, образуется диада клеток. У других видов (преимущественно двудольных) клеточная оболочка не образуется и телофаза I является переходной к делению II мейоза.

Интеркинез. Кратковременная фаза между I и II делениями. В отличие от интерфазы хромосомы деспирализуются частично и не происходит репликации ДНК.

Профаза II. В ядрах клеток диады четко проявляются хромосомы, каждая из которых состоит из двух хроматид, соединенных центромером. Они имеют вид довольно тонких нитей, расположенных по периферии ядра. В конце профазы II фрагментируется ядерная обо-

лочка.

Метафаза II. В каждой клетке диады заканчивается формирование веретена деления. Хромосомы располагаются по экватору клетки. К центромерам хромосом прикрепляются тянущие нити веретена.

Анафаза II. Центромеры делятся и хроматиды расходятся к противоположным полюсам клетки.

Телофаза II. Сестринские хромосомы концентрируются на полюсах клеток и полностью деспирализуются. Формируются ядро и клеточная оболочка.

Обычно все фазы второго деления протекают одновременно в обеих клетках диад. *Заканчивается мейоз образованием из каждой материнской клетки четырех спор с гаплоидным набором хромосом.*

Биологическое значение мейоза состоит в поддержании видового постоянства числа хромосом и усилении комбинативной изменчивости потомства за счет генетического многообразия половых клеток.

Выполнение задания.

1. Из цветков соцветий собранных в поле или хранящихся в 70% спирте после фиксации, пинцетом извлечь 2-3 пыльника.

2. Материал помещают в краситель на 3-5 минут и для лучшего окрашивания препарат подогреть на спиртовке до кипения.

3. Окрашенные пыльники поместить на предметное стекло в каплю 45% уксусной кислоты, покрывают покровным стеклом, постукивая спичкой или пальцем раздавливают пыльники и тщательно распределить по стеклу их содержимое до получения мазка.

4. С помощью фильтровальной бумаги удаляют остатки уксусной кислоты. Готовые препараты для лучшей сохранности окантовывают парафином или лаком.

5. Препарат рассматривают под микроскопом, определяют фазу мейоза и изучают и зарисовывают её, обращая особое внимание на состояние хромосом и стадии профазы I. Согласно выданному заданию подсчитываем количества образующихся в ходе мейоза хромосом, хроматид, бивалентов и типов гамет.

Вопросы для самоконтроля.

1. Перечислите общие черты и различия митоза и мейоза.

2. В какой фазе мейоза образуются хиазмы и происходит кроссинговер? Дайте определение этим понятиям.

3. Когда происходит синтез хроматид при мейозе и когда образуются биваленты?

4. Перечислите различия между анафазой митоза и анафазой I и II деления мейоза.
5. В чем состоят основные отличия интерфазы от интеркинеза?
6. В какой фазе мейоза происходит случайное независимое расхождение хромосом к полюсам?
7. Сколько различных типов гамет может образовываться у лука репчатого в результате независимого случайного расхождения хромосом в анафазе I.
8. Сколько хромосом содержит биваленты и гаметы мягкой пшеницы?
9. В потомстве каких организмов следует ожидать большего генетического разнообразия: размножающихся вегетативным или генеративным путем? Почему?
10. В чем состоят основные отличия редукционного и эквационного делений мейоза?
11. Почему в анафазе I к полюсам расходятся целые хромосомы а не хроматиды?
12. Какое важное генетическое значение имеют процессы совершающиеся в ходе мейозе?

Самостоятельное занятие 1 **ФОРМИРОВАНИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ** **У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ**

Цель занятия. Ознакомиться с процессами формирования гамет и особенностями оплодотворения у высших растений.

Задание. Изучить ход спорогенеза и гаметогенеза и процесс двойного оплодотворения. Сделать рисунки

Материалы для занятия. Схемы, рисунки процессов споро и гаметогенеза, двойного оплодотворения.

Литература

1 - С. 54-67; **6** - С. 40 -55; **10** - С. 30 -35; **11** - С. 20 -26;**13**- С. 77-99.

Мейоз с его стадиями и фазами развития половых клеток лишь один из этапов процесса полового размножения. После мейоза наступает этап формирования зрелых половых клеток – гамет, который называется гаметогенезом.

Известно, что женские и мужские половые клетки значительно отличаются друг от друга, так как физиологическая специализация клеток наложила свой отпечаток на их морфологическую структуру и

физиологические особенности. Эти различия возникли в процессе эволюции. Женская половая клетка, наряду с функцией передачи наследственности, приобрела функцию обеспечения питанием зародыша на начальных стадиях его развития. Мужская половая клетка этой функцией не обладает. Процесс формирования клеток у растений подразделяется на два этапа: спорогенез и гаметогенез (рис. 7).

Процесс образования мужских половых клеток называют микроспорогенезом и микрогаметогенезом, а процесс образования женских половых клеток - макроспорогенезом и макрогаметогенезом.

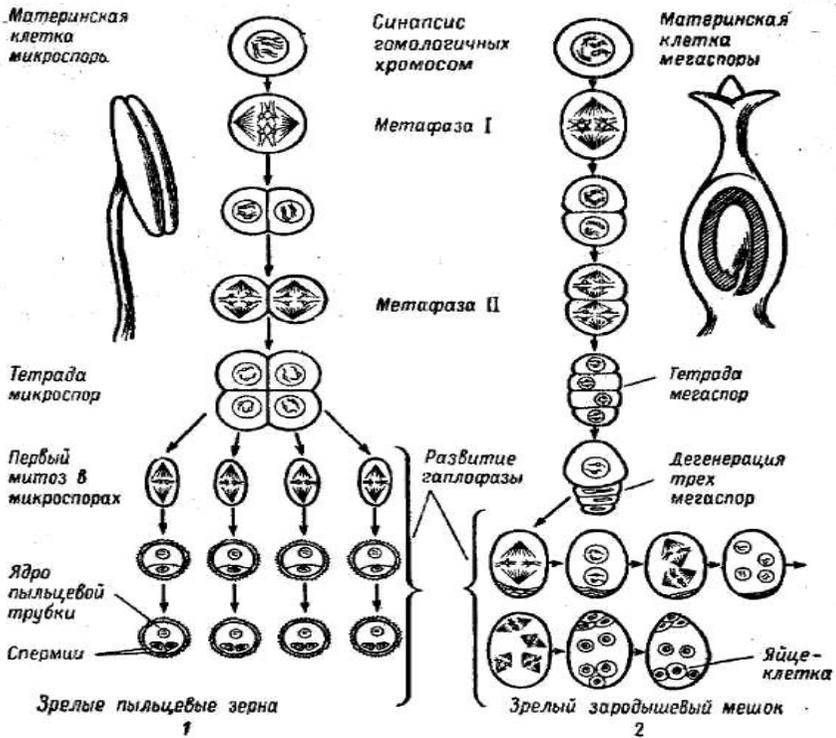


Рис. 7. Образование мужского гаметофита (пыльцевого зерна) 1 и зародышевого мешка у высших растений 2.

Микроспорогенез. Процесс образования мужских половых клеток происходит в пыльнике. В субэпидермальном слое каждого из двух углов пыльника появляются клетки первичного археспория. Клетки первичного археспория делятся митотически с образованием двух слоев - наружи парietальный пристеночный, а вовнутрь - вторичный археспорий.

Из одной материнской клетки (клетки вторичного археспория) с помощью мейотического деления образуются 4 микроспоры. Деление клеток осуществляется двумя путями. Первый - не одновременное, т.н. **сукцессивное** деление, когда вначале из одной образуются две клетки в результате М I, а затем они делятся еще раз образуя 4 клетки. Второй способ характерен для двудольных, его называют одновременным, или **симультантным**. Особенность его состоит в том, что после первого и второго деления мейоза перегородки между ними не возникает и в единой массе плавает 4 ядра. Образованием 4 одноядерных пыльнок и заканчивается микроспорогенез. Эта пылинка является первой клеткой мужского гаметофита.

Микрогаметогенез. Вначале микроспора бывает заполнена цитоплазмой, а ядро посередине. Через определенное время (от нескольких минут до нескольких дней) ядро начинает делиться митотически. Образуются две клетки внутри одной пылинки. Большая клетка с крупным ядром называется *вегетативной*, другая, с небольшой массой цитоплазмы и некрупным ядром, называется *генеративной*. В дальнейшем генеративная клетка отделяется от оболочки и погружается в вегетативную клетку как в источник питания. Вегетативная клетка питается за счет веществ, поступающих в клетку извне.

Вегетативное ядро больше не делится, а генеративная клетка и ее ядро обычно еще раз митотически делятся, в результате чего образуются два спермия.

Таким образом, из одноядерной микроспоры образуется трехядерная пылинка: одно вегетативное ядро и два спермия с гаплоидным числом хромосом. *Эта трехядерная пылинка и является мужским гаметофитом.*

Макроспорогенез. Образование женских половых клеток происходит у цветковых растений в завязи пестика. В полости завязи развиваются семязпочки, в центральной части которой в нуцеллусе появляется археспорий. Клетки первичного археспория делятся митотически и образуют снаружи париетальный слой, а вовнутрь - спорогенные клетки. Одна клетка спорогенной ткани обычно претерпевает мейотическое деление, в результате чего образуется четыре макроспоры. Однако только одна из 4-х спор продолжает развиваться в макроспору, а остальные три дегенерируют.

Макрогаметогенез. Одна гаплоидная макроспора становится материнской клеткой зародышевого мешка и начинает развиваться в женский гаметофит. Ядро мегаспоры претерпевает ряд митотических делений (у большинства растений их три), в результате которого формируется восьмиядерный зародышевый мешок. Далее происходит диффе-

ренциация внутренних элементов. От каждого полюса к центру отходит по одному ядру, которые обычно сливаются, образуя центральное ядро зародышевого мешка, число хромосом которого будет равно $2n$ (диплоидное число).

На микропиларном конце формируется яйцевой аппарат, состоящий из трех клеток. Одна из них становится женской половой гаметой - яйцеклеткой, а две другие по обе стороны от нее - синергидами. На другом (халазальном) конце образуются три ядра, их называют антиподами. На этом заканчивается формирование женского гаметофита или зародышевого мешка *Polygonum – типa*.

Слияние мужской и женской гаметы, заканчивается объединением их ядер и образованием зиготы (*оплодотворением*). Главной **генетической сущностью** процесса оплодотворения является восстановление характерного для вида диплоидного числа хромосом и рекомбинация родительских хромосом у потомства (появление новообразований).

Для покрытосеменных растений характерно двойное оплодотворение которое впервые впервые описано российским ученым С. Г. Навашиным. Пыльцевое зерно, попадая на рыльце пестика, прорастает в нем. При этом вегетативная клетка пыльцевого зерна превращается в тонкую пыльцевую трубку, которая проходит по столбику пестика и проникает через пыльцевход (микропиле) в зародышевый мешок. Там конец пыльцевой трубки растворяется, и через ее открытый конец в зародышевый мешок проникают два генеративных ядра или спермии.

Один из этих спермиев сливается с ядром яйцеклетки, в результате чего возникает зигота с **диплоидным числом хромосом** при этом восстанавливается свойственное виду число хромосом (*правило постоянства числа хромосом*). Из зиготы в дальнейшем развивается зародыш семени. Второй спермий сливается с центральной диплоидной клеткой зародышевого мешка. От их слияния возникает триплоидная клетка. Из нее развивается ткань эндосперма, в которой накапливаются запасные питательные вещества для развивающегося зародыша и будущего проростка.

Это и есть двойное оплодотворение. Из оплодотворенной яйцеклетки ($2n$) образуется зародыш, из оплодотворенного ядра зародышевого мешка – эндосперм ($3n$). Ядра зародыша имеют диплоидное, а ядра эндосперма - триплоидное число хромосом.

Открытие явления двойного оплодотворения позволило объяснить явление ксений. *Ксении* - непосредственное проявление признаков отцовского организма в эндосперме семени. Например, гибридные семена по форме, величине и окраске нередко бывают, похожи на се-

мена того сорта, с растений которого была взята пыльца для скрещивания, т. е. отцовского. Так, в результате опыления женских цветков белозерной кукурузы пыльцой сорта желтозерной кукурузы гибридные зерна получают желтой окраски. Установлено, что причиной ксений является двойное оплодотворение, благодаря которому не только зародыш семени, но и эндосперм возникают под совокупным влиянием наследственности материнского и отцовского организмов.

Развитие зародыша посредством оплодотворения наиболее широко распространенное явление среди высших растений. Однако у некоторых видов растений встречаются развитие зародыша без оплодотворения – апомиксис. Существуют несколько типов апомиксиса.

Партеногенез – это образование зародыша непосредственно из гаметы (как правило яйцеклетки) с исключением полового процесса. При *редуцированном* партеногенезе зародыш развивается из неоплодотворенной яйцеклетки, имеющей гаплоидное число хромосом. В данном случае образуется полностью стерильное гаплоидное растение. При *нередуцированном* партеногенезе археспориальная клетка зародышевого мешка делится митотически, а не мейотически и соответственно яйцеклетка имеет диплоидный набор хромосом. В этом случае развивается вполне нормальное плодovitое растение, несущее признаки только материнской формы.

Апогамия – это развитие зародыша из синергид и антипод. Образующиеся растения при этом типе апомиксиса, как правило, гаплоидны, т.е. имеют редуцированный набор хромосом. Следует отметить, нередкое образование и диплоидных особей.

Эмбриония – это образование зародыша из клеток нуцеллуса семязпочки, т.е. из диплоидных соматических клеток. Можно считать, что такой способ размножения генетически мало отличается от вегетативного.

Андрогенез - это развитие зародыша из яйцеклетки, собственное ядро которой отмирает до оплодотворения и заменяется ядром сперматозоида. Как правило, при андрогенезе возникают особи с гаплоидным набором хромосом.

Генетический эффект различных типов апомиксиса неоднозначен. Диплоидные типы апомиксиса, нередуцированный партеногенез, апогамия и эмбриония представляют несомненный интерес для селекции. Такие типы апомиксиса, не связанные с мейозом позволяют избежать расщепления в потомстве и закрепить эффект гетерозиса в неограниченном ряду поколений. Апомиксис позволяет сохранить плодovitость у гетероплоидных организмов (аутополиплоидов, аллополиплоидов и анеуплоидов).

Тема II. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Современная генетика при изучении явлений наследственности и изменчивости применяет разнообразные методы, одним из которых является генетический анализ. Основной частью генетического анализа является **гибридологический метод**, который позволяет изучить характер наследования признаков и свойств у гибридов в ряду поколений. В генетике и селекции *гибридом* принято называть потомство, полученное в результате скрещивания генотипически различающихся особей, а такое скрещивание – *гибридизацией*. Основоположителем гибридологического метода явился Грегор Мендель (1865 г.), который на основании своих наблюдений над гибридами гороха установил закономерности наследования, которые применимы для всех организмов и легли в основу генетического анализа, до сих пор используемого в генетических исследованиях.

Мендель разработал собственную методологию проведения гибридологического анализа, которая позволила избежать ошибок характерных в исследованиях начальных периодов развития генетики. Сущность и особенности этой методики заключается в следующем.

1. Скрещиваемые растения, проверенные в течение 3...5 лет на гомозиготность по анализируемым признакам, должны четко различаться по немногим (1...2 парам) контрастным признакам. В генетике термин «**признак**» обозначает характерные черты морфологического строения отличающих одну особь от другой. Например, у растений это – окраска венчика цветков, форма и окраска семян, наличие или отсутствие остей в колосе, устойчивость к болезням, высота и др.

2. У гибридов каждого поколения изучать только анализируемые признаки, а не всю совокупность их.

3. Проводить индивидуальный анализ потомства каждого растения в ряду поколений, начиная со второго.

4. Вести строгий количественный учет гибридных растений, различающихся по изучаемым признакам в каждом поколении.

При гибридологическом анализе пользуются общепринятой генетической символикой. Скрещивание обозначают знаком умножения **X**, материнское растение - знаком ♀ (зеркало Венеры), отцовское - ♂ (щит и копьё Марса). Название материнской особи (сорт) обычно пишут на первом, отцовской - на втором месте. Родительские особи, взятые для скрещивания, обозначают латинской буквой **P** (parentes - родители). Гибридное потомство обозначают латинской буквой **F** (filii - дети). Цифрой, стоящей возле буквы F обозначают поколение гибридов, например первое поколение - **F₁**, второе поколение - **F₂** Потомство от скрещива-

ния гомозиготных родительских форм (P_1 или P_2) называют первым поколением (F_1), потомство от самоопыления растений F_1 - вторым поколением (F_2).

При проведении гибридологического анализа гены условно обозначают различными буквами латинского алфавита. В настоящее время ген, как правило, обозначают первой буквой (или буквами) английского слова (или слов) характеризующих признак, который контролирует данный ген. Например у гороха признак раннего цветения контролируется геном *Earliness*, символ которого *E*, у ячменя карликовость, детерминируется геном *Dwarf*, символ которого *D*, а у пшеницы черная окраска колоса контролируется геном *Black glume*, символ *Bg*. Буквенные выражения, характеризующие генотип организма по изучаемым генам, называют генными формулами. При теоретическом анализе вместо «генная формула» принято говорить «генотип», а вместо термина «признак» применяют термин «фенотип».

Гомологичные хромосомы являясь идентичными по составу и порядку расположения генов, могут отличаться по внутренней молекулярной структуре. Морфологически тождественные участки - локусы каждой из гомологичных хромосом несут один и тот же ген, однако его состояние может быть разным. Состояние гена расположенного в идентичном участке (локусе) гомологичных хромосом принято называть **аллелем** соответствующего гена. В диплоидной клетке имеется по два аллеля каждого гена. Если эти два состояния гена одинаковы (*AA*, *BB*, *aa* или *bb* и т. п.) то локусы называют **гомозиготными**, а если разные (*Aa*, *Bb*, *Dd* или *Rr* и т. п.), то **гетерозиготные**. Аллель, обуславливающий проявление доминантного признака, называют доминантным аллелем и обычно обозначают заглавной буквой латинского алфавита - **A, B, C** и т. д. Рecessивный аллель, обуславливающий проявление рецессивного признака данной альтернативной пары, обозначают строчной буквой - **a, b, c** и т. д. Соответственно генотип, детерминирующий определенную пару признаков, можно записать следующим образом: например **AA** – гомозиготное состояние по доминантному признаку; **Aa** – гетерозиготное состояние; **aa** - гомозиготное состояние по рецессивному признаку.

В диплоидной клетке доминантный и рецессивный аллели находятся в идентичных участках (локусах) гомологичных хромосом. В мейозе гомологичные хромосомы расходятся в дочерние клетки, поэтому каждая гамета содержит только один аллель - либо **A**, либо **a**. Гаметы принято обозначать кружочком, внутрь которого вписывают соответствующий аллель: **a** или **A**. При оплодотворении происходит слияние гамет, восстанавливается диплоидный набор хромосом, и каждая сомати-

ческая клетка содержит по два аллеля одного гена - AA , Aa или aa .

При гибридологическом анализе изучают характер наследования небольшого числа признаков, т. е. ведут наблюдения за несколькими генами (локусами). Аллели гена обычно по разному проявляют один и тот же признак. Разные аллели одного локуса определяют разное состояние признака: красную или белую окраску венчика, остистость и безостость, морщинистые семена или гладкие и т.д.

Лабораторно-практическое занятие 4.

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ ПРИ МОНОГИБРИДНОМ СКРЕЩИВАНИИ

Цель занятия. Усвоить основные закономерности наследования признаков при моногибридном скрещивании.

Задания. Изучить схемы моногибридного скрещивания и провести анализ его результатов. Решение задач.

Материалы для занятий Снопки гибридного материала пшеницы, бобы и семена гороха и других культур. Типовые задачи по теме.

Литература

1 – С. 69-83; **2** - С. 63-70; **6** - С. 74 -88; **9** - С. 35 -41; **11** – С. 27-33; **14** - С. 5 -12.

Пояснения к заданию. *Моногибридным* называется скрещивание родительских особей, различающихся по одной паре признаков и расщепление гибрида осуществляется по одному гену.

Анализ гибридного потомства, полученного при моногибридном скрещивании, дает возможности установить закономерности наследования данных признаков. В качестве примера рассмотрим наследование одной пары альтернативных признаков у гороха – желтой (доминантный признак) и зеленой (рецессивный признак) окраски семян (рис. 8).

Йоганнсен в 1909 году ввел понятия генотип и фенотип. *Генотипом* называется совокупность генов, локализованных в хромосомах данной особи; *фенотипом* - совокупность свойств и признаков данной особи. Обычно термины генотип и фенотип употребляют в более узком смысле, относя их только к изучаемым признакам и генам. В нашем примере генотип - совокупность аллелей AA , Aa или aa , а фенотип - признак желтой или зеленой окраски семян.

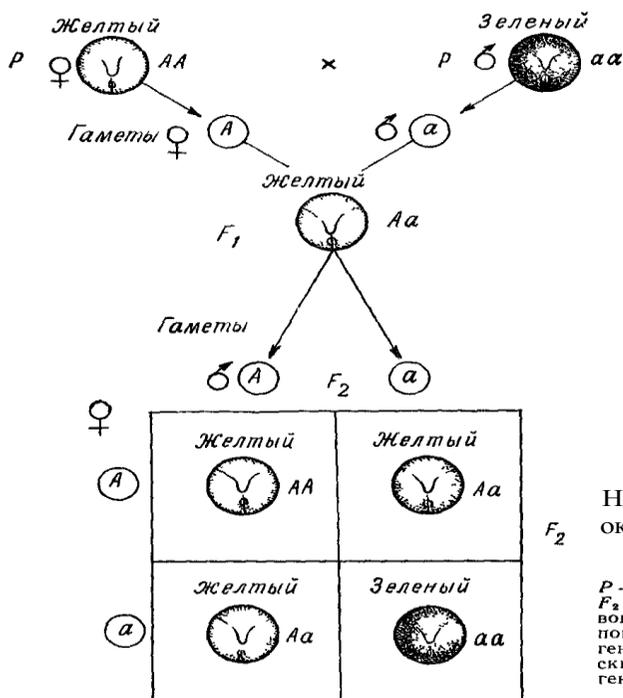


Рис. 8.
Наследование окраски семян гороха

P — родители; *F*₁, *F*₂ — гибриды первого и второго поколений; *A* — ген желтой окраски семян; *a* — ген зеленой окраски семян

Обозначим аллель контролирующей желтую окраску семян, буквой *A*, зеленую - *a*. Эти аллели локализованы в гомологичных хромосомах (рис. 9). В соматических клетках родительских форм содержатся аллели *AA* и *aa*. В мейозе растение, несущее аллели *AA*, образует гаметы *A*, а растение *aa* - *a*. При слиянии отцовской и материнской гамет образуется первое поколение гибридов, соматические клетки которого будут содержать аллели *Aa*.

Анализ гибридов первого поколения. Все гибриды первого поколения будут иметь желтую окраску семян; зеленая окраска пока не проявляется. В этом заключается суть **первого закона Менделя** — единообразия гибридов первого поколения, то есть *из каждой пары альтернативных признаков в F₁ проявляется только один - доминирующий*. Во всех проявлениях аллельного взаимодействия генов (типах наследования): при полном доминировании, неполном доминировании или в случае кодоминирования (отсутствия доминирования) гибриды первого поколения являются единообразными по изучаемому признаку или фенотипу. Гибриды *F*₁ гетерозиготны, содержат в генотипе как доминантный так и рецессивный аллели *A* и *a*, образуют два типа гамет *a* и *A*.

Следует отметить, что полное доминирование не является абсолютным и во многом зависит от условий внешней среды. Некоторые признаки у ряда растений и животных (например: окраска цветков у растений львиного зева, ночной красавицы; оперение андалузских кур и другие признаки) наследуются по типу неполного доминирования, и гибриды первого поколения имеют промежуточное проявление признака. Ряд признаков, группы крови человека (в системе *ABO*) и некоторых животных наследуются по принципу кодоминирования. При этом типе наследования в потомстве одновременно проявляются признаки обоих родителей т.е. доминирование отсутствует.

Анализ гибридов второго поколения. Гибриды F_2 получаются при самоопылении растений первого поколения. При этом равновероятно слияние при оплодотворении гамет с аллелями *A* и *a* и получение растений с желтой и зеленой окраской семян.

Таким образом, растения F_2 имеют признаки обеих исходных родительских форм. Это явление получило название расщепления. Расщепление растений F_2 происходит в определенных числовых отношениях: 3/4 растений имеют доминантный и 1/4 - рецессивный признак (3 : 1). Анализ наследования признаков гибридами F_2 позволил Менделю сформулировать **второй закон** - закон расщепления — при самоопылении (или сестринском скрещивании) гибридов первого поколения в F_2 проявляются признаки обеих родительских особей в определенных числовых соотношениях (3 : 1).

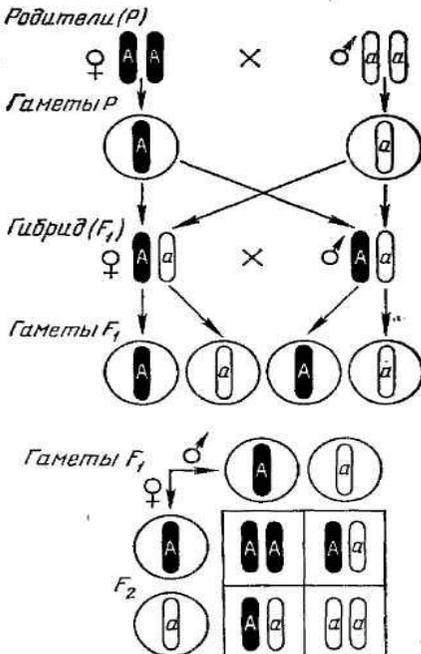


Рис. 9. Схема поведения гомологичных хромосом с локализованными в них аллелями.

Законмерности расщепления признаков при моногибридном скрещивании легко объяснимы цитологическим механизмом мейоза. Этот механизм обуславливает своеобразное поведение хромосом с локализованными в них аллелями контролирующими изучаемые признаки (рис. 9).

Для анализа расщепления гибридов F_2 удобно пользоваться так называемой решеткой Пиннета (табл. 2). В ней слева и сверху вписывают генные формулы женских и мужских гамет, а на всех пересечениях

типы возможных зигот которые представляют генные формулы особей второго поколения.

Таблица 2

Расщепления при моногибридном скрещивании

♀ \ ♂	A	a
A	AA	Aa
a	Aa	aa

Анализ расщепления показывает, что при полном доминировании у моногибрида во втором поколении происходит расщепление на два фенотипических класса в соотношении **3 : 1** (в нашем примере растения гороха с желтой и зеленой окраской семян) и три генотипических класса в соотношении **1 : 2 : 1** (*AA* - гомозиготы по доминантному аллелю; *Aa* – гетерозиготы и *aa* - гомозиготы по рецессивному аллелю). Следует отметить, что при дальнейшем размножении гомозиготные особи не дадут расщепления, т.е. будут константны в последующих поколениях, а гетерозиготные форму продолжают расщепляться согласно установленного второго закона Менделя.

При неполном доминировании наблюдается другой характер

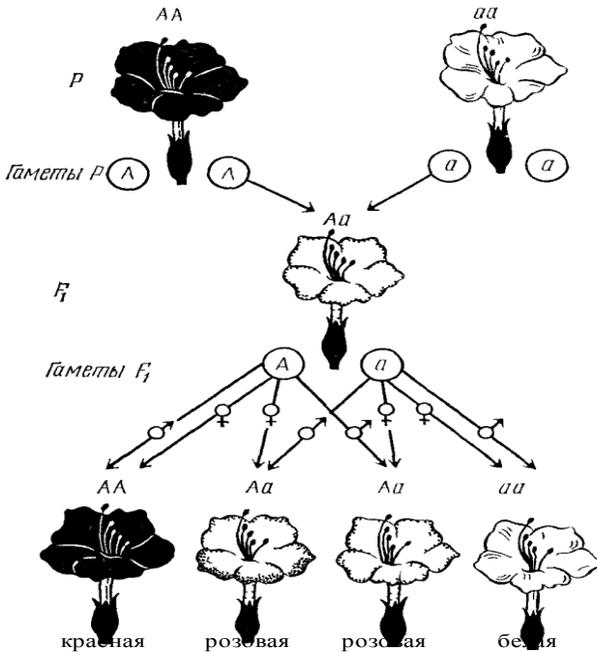


Рис. 10. Неполное доминирование у растений львиного зева

расщепления. Очень часто явление неполного доминирования проявляется у львиного зева (*Antirrhinum majus*) и ночной красавицы (*Mirabilis jalapa*). У них гибриды от скрещивания красноцветковых растений с белоцветковыми имеют промежуточную розовую окраску венчика цветка (рис. 10).

При неполном доминировании наблюдается совпадение числа классов по генотипу и фенотипу. Трём классам особей по фенотипу (в данном случае с красными, белыми и розовыми цветками) соответствует три класса особей по по генотипу (AA, Aa и aa). Соответственно расщепление потомства идет в соотношении **1 : 2 : 1** как по генотипу так и по фенотипу. Такое расщепление связано с тем, что при неполном доминировании все генотипические классы, в том числе и гетерозиготы имеют свое фенотипическое проявление.

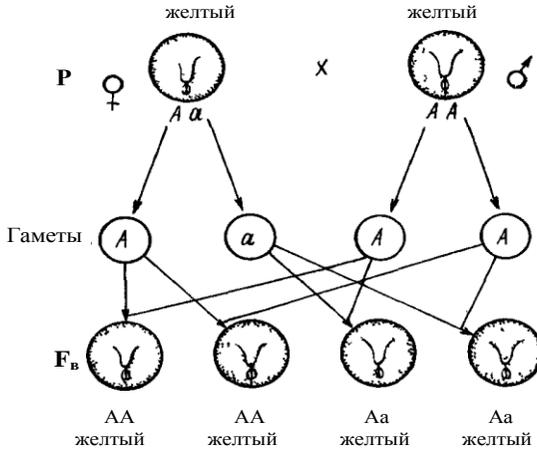


Рис. 11. Возвратное насыщающее скрещивание гибрида F_1 с доминантной родительской формой

P – родители (материнское растение - F_1 , отцовское – сорт с доминантным признаком); F_1 – поколение возвратного скрещивания.

Для решения некоторых практических селекционных и научных генетических задач применяют возвратные скрещивания. Скрещивание гетерозиготного гибрида с одной из родительских форм, гомозиготных по изучаемой паре аллелей, называется *возвратным* скрещиванием.

Если в качестве родительской особи, как правило отцовской, используют гомозиготную по доминантным генам то такое скрещивание называется *возвратным насыщающим* или *бекроссом*. Возвратное насыщающее скрещивание гибрида F_1 (рис. 11) с родительской особью гомозиготной по доминантному аллелю (AA), дает потомство двух генотипов – AA и Aa , но расщепления по фенотипу при этом не произойдет. Потомство полученное при таком

скрещивании, обозначают $F_{в}$, причем его анализ не позволит выявить генотипическую структуру гибрида. При проведении бекроссов в течении 5-7 поколений удастся практически все гены гибрида перевести в гомозиготное доминантное состояние.

В селекции и генетике часто возникает необходимость установить

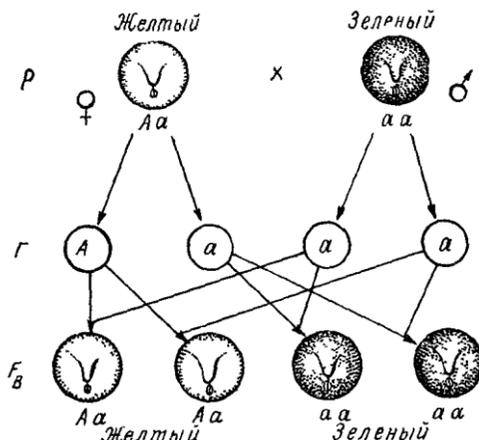


Рис. 12. Анализирующее скрещивание F_1 с родительской формой гомозиготной по рецессивным генам Р – родители (материнское растение – сорт с доминантным признаком); $F_{в}$ – поколение анализирующего скрещивания

является ли та или иная особь гомо – или гетерозиготной по определенной паре генов. Для этого проводят возвратное анализирующее скрещивание (рис. 12), а получаемое потомство обозначают $F_{ва}$. Анализирующее скрещивание гибрида F_1 с родительской формой, гомозиготной по рецессивному аллелю (aa), дает растения двух генотипов, однако при этом происходит их расщепление и по фенотипу и по генотипу в отношении $1 : 1$ - $1/2 Aa$ (желтая окраска семян) : $1/2 aa$ (зеленая окраска семян). Полученный результат дает основание утверждать, что для анализирующего скрещивания взята действительно гетерозиготная форма (Aa). Анализирующее скрещивание позволяет выявить генотипическую структуру гибрида, т. е. установить, является ли данный организм гомозиготным или гетерозиготным.

Выполнение задания. Имеющийся гибридный материал (первого и второго поколения) растений гороха, пшеницы и др. необходимо проанализировать, разложив на фенотипические классы и вычислить количество экземпляров с каждым анализируемым признаком, установить их фактическое соотношение. Основываясь на законах Менделя рассчитать теоретически ожидаемое расщепление. Сделать выводы. Воссоздать схему наследования признака. Решить предложенные теоретические задачи по теме.

Пояснения к решению задач

При решении задач важно правильно записать условие и схему скрещивания с использованием общепринятой символики (см. стр. 39-40).

В условиях задач, где символы генов не указаны, обозначают их произвольно взятыми латинскими буквами. При решении любых задач по генетике необходимой предпосылкой является определение типов (сортов) продуцируемых особями гамет. Следует твердо помнить, что в гамете попадает из каждой пары аллельных генов только один аллель. Общее число типов гамет, продуцируемых гетерозиготной особью, равно $2n$, где n - число пар аллельных генов. Например, генотип особи Aa , то есть моногетерозигота продуцирует количество типов гамет, равное $2n = 2^1 = 2$ (A и a). *Гомозиготы в любом случае дают один тип гамет.*

Задача для примера

У гороха гладкая форма семян является доминантной по отношению к морщинистой. При скрещивании гомозиготного растения с гладкими семенами с растением, имеющим морщинистые семена, было получено 123 семени в F_1 и 3168 в F_2 .

1. Сколько типов гамет будет образовывать растение F_1 ?
2. Сколько семян F_1 могут быть гетерозиготными?
3. Указать характер расщепления F_2 по генотипу и фенотипу?
4. Сколько гладких семян F_2 могут дать нерасщепляющееся потомство?
5. Определите фенотип и генотип гибридов полученных при скрещивании растений F_1 с обоими родительскими формами?

Для примера разберем решение данной задачи. В условии даны символы генов и характер их аллельного взаимодействия (полное доминирование), указаны фенотипы родительских форм, количество образующихся форм при скрещивании. По условию задачи у гороха желтая окраска семян доминирует над зеленой.

1. Запишем эти данные в виде схемы скрещивания:

$PP \quad \text{♀} \quad AA \quad \times \quad \text{♂} \quad aa$

Материнскую форму обозначили AA , так как в условии сказано, гомозиготное растение с желтыми семенами. Отцовскую форму обозначили aa , так как в условии сказано - с растением, имеющим зеленые семена, а такая окраску будет у гомозиготной по рецессивным генам особи.

2. Определяем продуцируемые типы (сорта) гамет. Поскольку родительские формы гомозиготны они продуцируют один тип гамет.

Гаметы $\text{♀} \quad (A)$ и $\text{♂} \quad (a)$

3. Определяем генотип и фенотип гибридов первого поколения, объединив гаметы родительских форм:

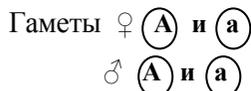
генотип растений F_1 будет Aa ;

так как ген желтой окраски **A** будет доминировать над геном зеленой окраски **a**, то фенотип растений F_1 будет – **желтая окраска семян**.

4. Для получения второго поколения необходимо провести самоопыление гибридов F_1 . Схема скрещиваний будет выглядеть следующим образом.



5. Определяем продуцируемые типы (сорта) гамет. Поскольку родительские формы моногетерозиготы, согласно формулы расчета типов гамет, они продуцируют по два типа гамет.



6. Используя решетку Пиннета, определим генотип потомства F_2

♀ \ ♂	A	a
A	AA	Aa
a	Aa	aa

Соответственно $\frac{1}{4}$ растений F_2 гомозиготны по доминантному аллелю AA; $\frac{2}{4}$ будут гетерозиготны Aa и $\frac{1}{4}$ гомозиготны по рецессивному аллелю aa.

7. Определяем фенотип потомства F_2 . Учитывая, что аллель желтой окраски доминирует над аллелем зеленой окраски фенотип потомства F_2 будет следующим:

растения с генотипом AA будут иметь фенотип – желтая окраска семян
у растений с генотипом Aa так же будет фенотип – желтая окраска семян
растения с генотипом aa будут иметь фенотип – зеленая окраска семян
Соответственно $\frac{3}{4}$ растений F_2 с желтой окраску семян и $\frac{1}{4}$ с зеленой.

Ответы на вопросы задачи:

- 1) растения F_1 будут давать два типа гамет;
- 2) фенотип F_2 будет следующим $\frac{3}{4}$ растений с желтой окраской семян и $\frac{1}{4}$ с зеленой;
- 3) расщепление F_2 по генотипу будет 1 : 2 : 1, а по фенотипу 3 : 1;
- 4) в F_2 гладкая форма может быть $\frac{3}{4}$ общего количества семян, т.е. 2367 (3168 делим на 4 и умножаем на 3, что равняется 2367), а из них давать нерасщепляющееся потомство будут лишь гомозиготы AA которых будет $\frac{1}{4}$ или 792 семени.
- 5) для ответа на вопрос необходимо провести возвратные скрещивания растений F_1 с родительскими формами.

При возвратном анализирующем скрещивании расщепление $F_{\text{ва}}$ по генотипу будет $1Aa : 1aa$, а по фенотипу тоже $1 : 1$ (половина гладкие семена и половина морщинистые).

При возвратном насыщающем скрещивании расщепление $F_{\text{вн}}$ по генотипу будет $1 : 1$, а по фенотипу расщепления не произойдет все растения будут иметь гладкую форму, т.е. доминантный признак.

Лабораторно-практическое занятие 5.

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ ПРИ ДИ – И ПОЛИГИБРИДНЫХ СКРЕЩИВАНИЯХ.

Цель занятия. Усвоить основные закономерности наследования признаков при полигибридных скрещиваниях.

Задание. Изучить схемы полигибридных скрещиваний и провести анализ их результатов. Решение задач.

Материалы для занятий Снопки гибридного материала пшеницы, бобы и семена гороха, люпина и других культур. Типовые задачи по теме.

Литература

1 – С. 83-100; 2 - С. 73-77; 6 - С. 74 -88; 9 - С. 41 -48; 11 – С. 39-53; 14 - С. 12 -18.

Пояснение к заданию. *Полигибридным* называют такое скрещивание, при котором родительские формы отличаются по двум и более парам контрастных признаков, гены которых локализованы в разных

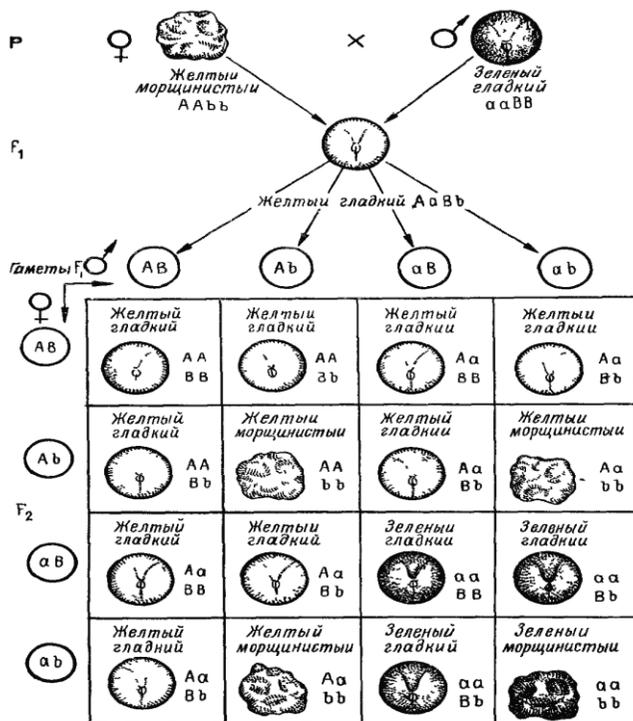
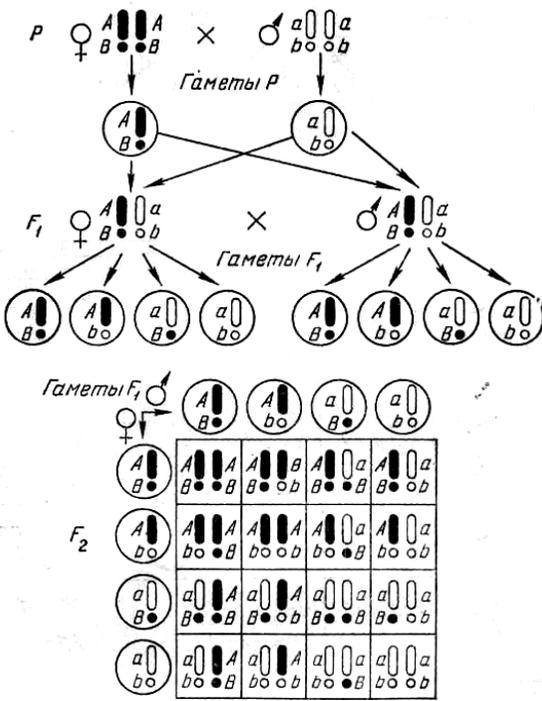


Рис. 13. Наследование окраски и формы семян гороха.

хромосомах. Простейшим примером полигибридных скрещиваний является дигибридное, когда родительские формы отличаются по двум признакам. Например, по окраске семядолей и форме семян у гороха: растения одного сорта имеют желтую окраску семядолей и гладкую форму семян, другого - зеленую окраску семядолей и морщинистую форму семян (рис. 13).

При скрещивании этих сортов все семена F_1 будут иметь желтую окраску семядолей и гладкую форму семян, что полностью, соответствует первому закону Менделя единообразия гибридов первого поколения.

Обозначим доминантный аллель гена, обуславливающего желтую окраску семян буквой A , рецессивный аллель, обуславливающий зеленую окраску семян буквой a , доминантный аллель гена, обуславливающего гладкую форму семян - буквой B , рецессивный аллель, обуславливающий морщинистую форму семян - буквой b .



Генотип родительских сортов и схему гибридизации можно записать следующим образом:

PP ♀ $AABB$ x ♂ $aabb$

Гаметы AB ab

F_1 $AaBb$

F_1 $AaBb$

Гибрид F_1 гетерозиготен по двум парам аллелей, т. е. является **дигетерозиготой**. Он образует четыре типа гамет, так как гены A и B находятся в негомологичных хромосомах, а негомологичные хромосомы в мейозе (в анафазе I) расходятся к полюсам независимо друг от друга (рис. 14).

Рис. 14. Схема, иллюстрирующая поведение гомологичных и негомологичных хромосом при дигибридном скрещивании

Так как равно вероятно, что хромосома, несущая аллель A , в мейозе может отойти в дочернюю клетку как с хромосомой, несущей ал-

лель *B*, так и с хромосомой, несущей аллель *b*, то гаметы могут иметь различное сочетание этих аллелей: либо *AB*, либо *ab*. Также равновероятно, что хромосома, несущая аллель *a*, может отойти в дочернюю клетку как с хромосомой, несущей аллель *B*, так и с хромосомой, несущей аллель *b*. Таким образом, дигетерозигота может образовывать четыре типа (сорты) гамет: *AB Ab aB ab*.

При дигибридном, а так же полигибридном скрещивании теоретически ожидаемый результат расщепления гибридов F_2 следует определять с помощью решетки Пеннета (таб. 3). В верхнем горизонтальном ряду решетки выписывают мужские гаметы, в верхней вертикальной графе - женские, в клетках таблицы, находящихся на пересечении горизонтальных и вертикальных линий - соответствующие генотипы гибридов F_2 . Затем определяют расщепление по генотипу и фенотипу.

Таблица 3

Решетка Пеннета для дигибридного скрещивания

$\begin{matrix} \text{♂} \\ \text{♀} \end{matrix}$	<i>AB</i>	<i>Ab</i>	<i>aB</i>	<i>ab</i>
<i>AB</i>	<i>AABB</i>	<i>AABb</i>	<i>AaBB</i>	<i>AaBb</i>
<i>Ab</i>	<i>AABb</i>	<i>AAbb</i>	<i>AaBb</i>	<i>Aabb</i>
<i>aB</i>	<i>AaBB</i>	<i>AaBb</i>	<i>aaBB</i>	<i>aaBb</i>
<i>ab</i>	<i>AaBb</i>	<i>Aabb</i>	<i>aaBb</i>	<i>aabb</i>

Исходя из полученных данных, расщепление по генотипу составит : *AABB* -1/16; *AABb* – 1/16; *aaBB* – 1/16; *aabb* – 1/16; *AaBB* – 2/16; *AABb* – 2/16; *aaBb* – 2/16; *Aabb* – 2/16; *AaBb* – 4/16. При этом в F_2 образуется 9 генотипических классов, а характер расщепления можно выразить формулой **1 : 1 : 1 : 1 : 2 : 2 : 2 : 2 : 4**. Расщепление по фенотипу будет следующим: желтые и гладкие семена – 9/16; желтые и морщинистые семена – 3/16; зеленые и гладкие семена – 3/16; зеленые и морщинистые семена – 1/16. Следовательно при полном доминировании образуются 4 фенотипических класса, характер расщепления которых будет следующим **9 : 3 : 3 : 1**. Следует отметить, что в скрещивании участвовали растения гороха с желтыми морщинистыми семенами и зелеными гладкими семенами, во втором поколении были получены растения с желтыми гладкими (*AAbb*) и зелеными морщинистыми (*aabb*) семенами. Такие формы, отличающиеся по сочетанию признаков от родительских форм можно назвать рекомбинантными и образовались они в результате гибридизации.

Гибридологический анализ гибридов F_2 при дигибридном скре-

щивании показывает, что признаки, гены которых локализованы в разных хромосомах, наследуются независимо. Например, в F₂ наряду с растениями, имеющими признаки исходных родительских форм - желтую окраску и гладкую форму семян, зеленую окраску и морщинистую форму семян, выщепились растения, которые имеют окраску семян от одной родительской формы, а форму семян - от другой.

Это явление нашло отражение в **третьем законе Менделя** - законе независимого наследования признаков: *разные пары признаков, гены которых находятся в негомологичных хромосомах, наследуются независимо друг от друга, давая всевозможные сочетания.*

Основной этого закона является один из процессов совершающихся в мейозе – случайное, независимое расхождение хромосом в дочерние клетки (гаметы) в анафазе I мейоза. *Явление независимого наследования признаков имеет важное значение для селекции, так как в процессе гибридизации можно получать гибриды, наиболее полно сочетающие хозяйственно ценные признаки исходных родительских форм. Независимое наследование обуславливает комбинативную изменчивость потомства при гибридизации.*

Случайное расхождение хромосом в мейозе, как основа третьего закона Менделя подтверждается анализирующим скрещиванием при полном доминировании дигетерозиготных гибридов первого поколения с родительской формой, у которой изучаемые признаки находятся в рецессивном состоянии.

$$\begin{array}{rcccc}
 PP & & \text{♀ } AaBb & \times & \text{♂ } aabb \\
 \text{Гаметы } \text{♀} & \text{ⒶB} & \text{Ⓐb} & \text{ⓐB} & \text{ⓐb} & \text{♂ } \text{ⓐb} \\
 F_a & 1/4AaBb & 1/4Aabb & 1/4aaBb & 1/4aabb
 \end{array}$$

Дигетерозиготные гибриды F₁ образуют четыре типа гамет, а теоретическое число генотипических и фенотипических классов в F_a полностью соответствует числу типов гамет. При анализирующем скрещивании расщепление по фенотипу будет полностью соответствовать расщеплению по генотипу: 1/4 особей будет иметь генотип *AaBb* фенотип желтые и гладкие семена; 1/4 - генотип *Aabb* фенотип желтые и морщинистые семена; 1/4 - генотип *aaBb* фенотип зеленые и гладкие семена; 1/4 - генотип *aabb* фенотип зеленые и морщинистые семена. В целом характер расщепления при дигибридном анализирующем скрещивании можно выразить формулой **1 : 1 : 1 : 1**.

Дигибридное скрещивание является простейшим примером полигибридных скрещиваний, когда родительские особи отличаются по

трем, четырем и более парам признаков. Закон о независимом наследовании признаков подтверждается и при проведении таких скрещиваний, широко проявляясь у растений, животных и человека. При этом установлено, что чем больше пар признаков и генов их определяющих различаются исходных родительских формы, чем сложнее будет расщепление и образуется большее число возможных сочетаний генов и признаков, соответственно новых генотипов и фенотипов (таб. 4).

Таблица 4

Общие формулы расщепления при независимом наследовании

Число пар генов (признаков)	Число типов гамет в F ₁	Число сочетаний гамет (зигот) в F ₂	Число генотипов в F ₂	Число фенотипов в F ₂ [*]
1	2	4	3	2
2	4	16	9	4
3	8	64	27	8
4	16	256	81	16
5	32	1024	243	32
n	2 ⁿ	4 ⁿ	3 ⁿ	2 ⁿ

* число фенотипических классов будет справедливо лишь в случаях полного доминирования.

Выполнение задания. Имеющийся гибридный материал (первого и второго поколения) растений гороха, бобов, пшеницы и др. необходимо проанализировать, разложив на фенотипические классы и вычислить количество экземпляров в каждом из них, рассчитать их фактическое соотношение. Основываясь на законах наследования определить теоретически ожидаемое расщепление. Сделать выводы. Воссоздать схему наследования признаков. Решить предложенные задачи по теме.

Пояснения к решению задач

Для примера разберем решение следующей задачи. У пшеницы безостость доминирует над остистостью, а красная окраска колоса над белой. При скрещивании безостого белоколосого растения с остистым красноколосым в F₁ получили 54 безостых красноколосых растения, а в F₂ 176 растений. Определите:

- 1) Сколько разных типов гамет может образовать растение F₁?
- 2) Генотипы исходных растений и F₁
- 3) Фенотип и генотип растений F₂
- 4) Количество остистых белоколосых растений
- 5) Количество безостых красноколосых растений F₂ которые не будут давать расщепления в потомстве.

В условии не указаны символы генов лишь даны фенотипы роди-

тельских форм и растений F_1 , количество образующихся форм при скрещивании. По условию задачи у пшеницы красная окраска колоса доминирует над белой, а безостистость над остистостью.

1. Произвольно обозначим латинскими символами гены указанных признаков:

ген окраски колоса обозначим латинской буквой A , соответственно красная окраска будет определяться доминантным геном A , а белая его рецессивной аллелью a ;

ген остистости колоса обозначим латинской буквой B , соответственно безостый колос будет определяться доминантным геном B , а остистый его рецессивной аллелью b .

2. Запишем эти данные в виде схемы скрещивания:

PP ♀ aaBB X ♂ AAbb

Материнскую форму обозначили $aaBB$, так как в условии сказано, безостое белоколосое растение. Отцовскую форму обозначили $AAbb$, так как в условии сказано - с остистым красноколосым растением. Гомозиготными эти формы будут потому, что по условию задачи в первом поколении не происходит расщепления (согласно первого закона Менделя).

3. Определяем продуцируемые типы (сорта) гамет. Поскольку родительские формы гомозиготны они продуцируют по одному типу гамет.

Гаметы ♀ **aB** и ♂ **Ab**

4. Определяем генотип и фенотип гибридов первого поколения, объединив гаметы родительских форм:

генотип растений F_1 будет **AaBb**;

так как ген красной окраски A будет доминировать над геном белой окраски a и ген безостости B над геном остистости b , то фенотип растений F_1 будет – **безостые красноколосые растения**, что соответствует условию задачи.

5. Для получения второго поколения необходимо провести самоопыление гибридов F_1 . Схема скрещиваний будет выглядеть следующим образом.

PP ♀ AaBb X ♂ AaBb

6. Определяем продуцируемые типы (сорта) гамет. Поскольку родительские формы дигетерозиготы, согласно формулы расчета типов гамет, они продуцируют по четыре типа гамет.

Гаметы ♀ и ♂ **AB** **Ab** **aB** **ab**

7. Используя решетку Пиннета, определим генотип потомства F_2

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

Соответственно генотип растений F_2 будет $AABB$, $\frac{1}{16} AAbb$, $\frac{1}{16} aaBB$, $\frac{1}{16} aabb$, $\frac{2}{16} AABb$, $\frac{2}{16} AaBB$, $\frac{2}{16} Aabb$, $\frac{2}{16} aaBb$, $\frac{4}{16} AaBb$

8. Определяем фенотип потомства F_2 . При полигибридных скрещиваниях анализ наследования признаков удобно вести с помощью фенотипических радикалов, латинским символом обозначают только аллель, которая определяет фенотип, а горизонтальной чертой условно не влияющую на фенотип аллель (например, различные генотипы $AABB$ и $AaBb$ будут давать одинаковый фенотип, безостый и красный колос, соответственно генотип с помощью фенотипического радикала можно записать как $A-B-$):

растения с генотипом $A-B-$ будут иметь фенотип – безостый и красный колос, их количество составит $\frac{9}{16}$;

растений с генотипом $A-bb$ будет фенотип – остистый и красный колос, их количество составит $\frac{3}{16}$;

растения с генотипом $aaB-$ будут иметь фенотип – безостый и белый колос, их количество составит $\frac{3}{16}$;

растения с генотипом $aabb$ будут иметь фенотип – остистый и белый колос, их количество составит $\frac{1}{16}$.

Ответы на вопросы задачи:

1) дигетерозиготные растения F_1 будут давать четыре типа гамет;

2) генотип исходных растений будет следующим: материнская форма $AAbb$, отцовская форма $aaBB$, а растений F_1 $AaBb$;

3) генотип растений F_2 будет $AABB$, $\frac{1}{16} AAbb$, $\frac{1}{16} aaBB$, $\frac{1}{16} aabb$, $\frac{2}{16} AABb$, $\frac{2}{16} AaBB$, $\frac{2}{16} Aabb$, $\frac{2}{16} aaBb$, $\frac{4}{16} AaBb$. Фенотип $\frac{9}{16}$ безостый и красный колос, $\frac{3}{16}$ остистый и красный колос, $\frac{3}{16}$ безостый и белый колос и $\frac{1}{16}$ остистый и белый колос.

4) учитывая, что в F_2 получено 176 растений, а остистых белоколосых будет $\frac{1}{16}$ их количество составит 11 штук ($176 / 16 \times 1 = 11$);

5) в F_2 безостых красноколосых может быть $\frac{9}{16}$ от общего количества, т.е. 99 ($176 / 16 \times 9 = 99$), а из них давать нерасщепляющееся потомство будут лишь гомозиготы $AABB$ которых будет $\frac{1}{16}$ или 11 растений.

Лабораторно-практическое занятие 6.

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ ПРИ НЕАЛЛЕЛЬНОМ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ГЕНОВ

Цель занятия. Усвоить основные закономерности наследования признаков при взаимодействии неаллельных генов.

Задание. Изучить особенности расщепления признаков при различных типах взаимодействия неаллельных генов. Решение задач.

Материалы для занятий Снопки гибридного материала люпина, льна, овса, кукурузы и других культур. Типовые задачи по теме.

Литература

1 – С. 100-129; **2** - С. 71-81; **6** - С. 74 -88; **9** - С. 48 -56; **11** – С. 53-63; **14** - С. 19 -30.

Пояснение к заданию. Закономерности наследования признаков отраженные в законах Менделя возможны при двух основных условиях: 1) если гены находятся в разных парах гомологичных хромосом; 2) если каждый ген действует на признак независимо от других генов. Однако уже в период переоткрытия законов Менделя (начало XX века) У. Бетсоном, Р. Пеннетом и другими исследователями были получены факты доказывающие, что не только аллельные гены взаимодействуют между собой, но гены, расположенные в разных участках гомологичных хромосом (неаллельные гены) проявляют взаимное действие. Различают несколько типов неаллельного взаимодействия генов: комплиментарность, эпистаз, полимерия и модифицирующее действие.

Комплиментарное взаимодействие генов

Комплиментарность – это тип неаллельного взаимодействия генов, которые при совместном действии в генотипе обуславливают развитие нового фенотипа признака, не свойственного родительским формам. Характер наследования признаков меняется в зависимости от особенностей взаимодействия комплементарных (дополнительных) генов. При дигибридном скрещивании может проявляться следующее расщепление гибридов: **9 : 7**; **9 : 3 : 4**; **9 : 3 : 3 : 1** или **9 : 6 : 1**.

Если комплиментарные гены не имеют собственного фенотипического проявления, то в первом поколении проявляется новое фенотипическое выражение признака, а расщепление гибридов второго поколения идет в соотношении **9 : 7**. Впервые данное явление было обнаружено Бетсоном и Пеннетом при изучении наследования окраски цветков у горошка душистого (рис. 15).

При скрещивании двух гомозиготных белоокрашенных форм,

все растения F_1 имели пурпурную окраску, а в F_2 наблюдалось расщепление в отношении $\frac{9}{16}$ с пурпурными и $\frac{7}{16}$ с белыми цветками. Такой характер расщепления объясняется тем, что признак – пурпурная окраска цветков контролируется двумя парами комплиментарных доминантных генов, каждый из которых в отдельности не дает возможности образования антоциановых пигментов, соответственно получается белая окраска цветков.

Расщепление в соотношении **9 : 7** наблюдается при наследовании содержания цианидов у белого клевера, окраски алейронового слоя у кукурузы, наличия или отсутствия усов у земляники и т.д. В этих случаях признаки развиваются под контролем комплиментарных доминантных генов, каждый из которых в отдельности не обладает способностью вызывать развитие признака.

В случае когда один из комплиментарных генов имеет собственное фенотипическое проявление наблюдается расщепление по признаку в соотношении **9 : 3 : 4**. При этом доминантный ген обуславливающий признак проявляет себя по-разному в присутствии дополнительного доминантного или рецессивного аллеля. Примером такого комплиментарного взаимодействия генов может служить наследование окраски чешуи у лука или окраски зерна ржи и тд. (рис. 16).

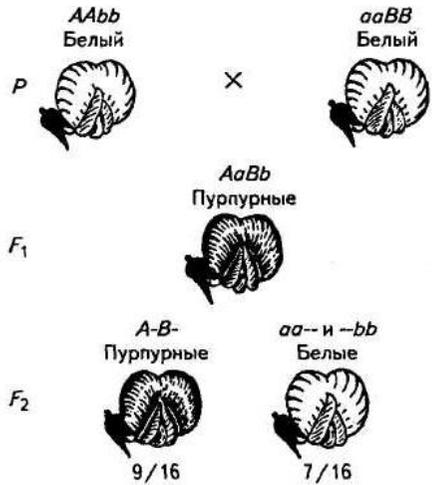


Рис. 15. Наследование признаков при комплиментарном взаимодействии генов, в случае, когда каждый из них в отдельности не имеет собственного фенотипического проявления

При таком характере комплиментарного взаимодействия генов

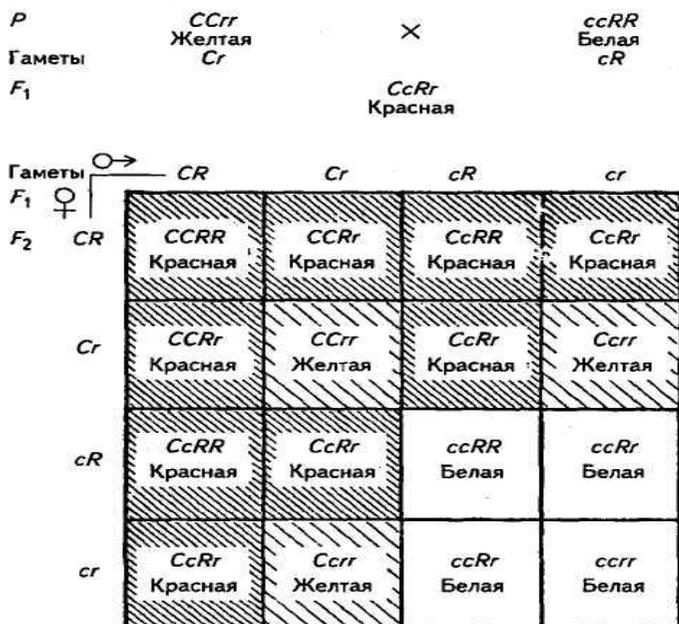


Рис. 16. Наследование признаков при комплиментарном взаимодействии генов, в случае, когда один из них имеет собственное фенотипическое проявление

красная окраска чешуи лука детерминируется сочетанием доминантных аллелей **C-R**; желтая доминантным геном **C**-, который имеет собственное фенотипическое проявление, белая окраска развивается у растений с генотипами **ccR-** и **ccrr**, что свидетельствует что ген **R** не имеет фенотипического проявления.

Если каждый из комплиментарных генов доминантном состоянии имеет собственное, специфическое фенотипическое проявление будет наблюдаться расщепление **9 : 3 : 3 : 1**. Такое взаимодействие комплиментарных генов наблюдается в комбинациях скрещивания сортов гороха с акациевидным (непарноперистым) и усатым (безлисточковым) типами листа (рис. 17).

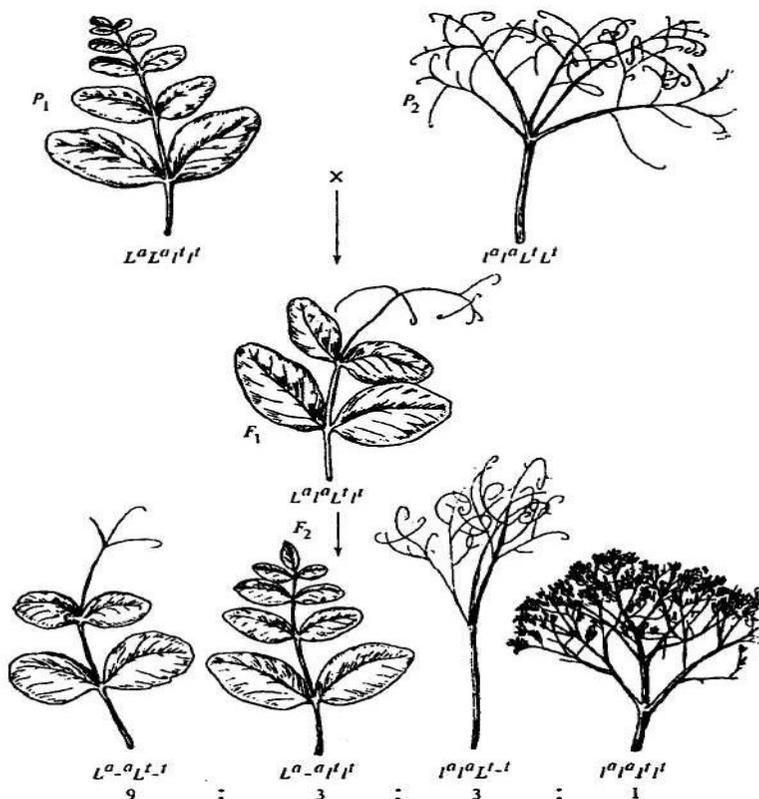


Рис. 17. Наследование признаков при комплиментарном взаимодействии генов когда каждый из них в доминантном состоянии имеет собственное, специфическое фенотипическое проявление.

При скрещивании сортов гороха с акациевидными листьями (генотип $L^a L^a l^l l^l$) с сортами имеющий усатый тип листа (генотип $l^a l^a L^l L^l$) в первом поколении гибриды имеют обыкновенную листовую пластинку. В F₂ происходит расщепление растений в соотношении 9/16 с обыкновенным листом ($L^a - l^l -$), 3/16 с акациевидной листовой пластинкой ($L^a - l^l l^l$), 3/16 усатым типом листа ($l^a l^a L^l -$) и 1/16 с многократнопарноперистым листом ($l^a l^a l^l l^l$). Следует отметить, что в результате комплиментарного взаимодействия неаллельных генов (расположенных в I и II) среди гибридного потомства возникают растения с новыми типами листа отсутствующими у родительских форм.

Такой тип взаимодействия генов отмечается при наследовании окраски плодов томата (которая обусловлена каротиновыми пигментами).

ми), формы гребня у кур или окраски глаз у дрозофилы и т.д. Расщепление в соотношении **9 : 3 : 3 : 1** совпадает с расщеплением дигбрида при независимом наследовании признаков (когда отсутствует неаллельное взаимодействие генов), однако при комплиментарном взаимодействии фенотипические классы отличаются только по одному признаку, а при отсутствии взаимодействия между неаллельными генами – по двум.

В случае, когда комплиментарные гены каждый в отдельности в доминантном состоянии производят одинаковое проявление признака, а при совместном сочетании в генотипе в доминантном или рецессивном состоянии обуславливают его новое фенотипическое проявление будет наблюдаться расщепление **9 : 6 : 1**. Примером такого типа комплиментарного взаимодействия генов может служить наследование формы плода у тыквы (рис. 18).

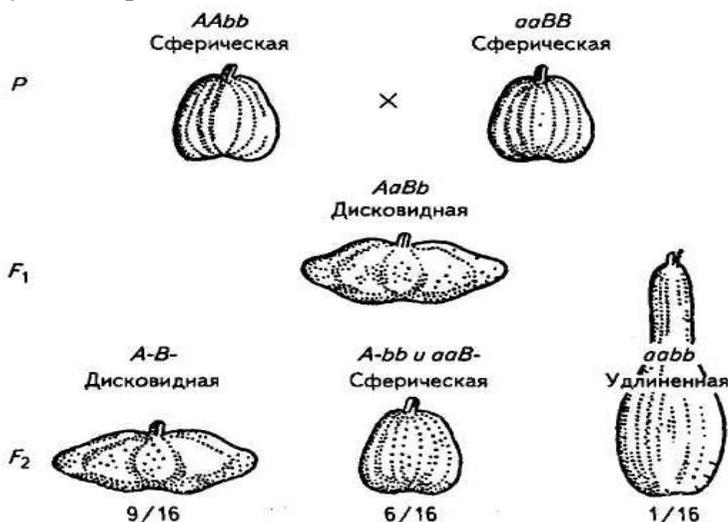


Рис. 18. Наследование признаков при комплиментарном взаимодействии генов, когда каждый в отдельности производит одинаковый фенотипический эффект, а при совместном сочетании дают новое проявление признака

Пояснения к решению задач

Для примера разберем решение задачи. У ячменя зеленая окраска растений, контролируется комплементарными генами *A* и *B*. Если растение имеет генотип *A-bb* или *aabb* то хлорофилл не образуется и оно бывает белым. Растение с генотипом *aaB-* имеет желтую окраску. От скрещива-

ния зеленых гетерозиготных растений между собой получили 516 потомков. Определите:

1. Характер расщепления гибридов по фенотипу и тип комплементарного взаимодействия генов
2. Сколько гибридов могут иметь белую окраску?
3. Сколько гибридов могут иметь желтую окраску?
4. Сколько зеленых растений могут быть дигетерозиготными?
5. Сколько растений с зеленой окраской листьев будут константными при самоопылении?

1. Исходя из условия задачи запишем схему скрещивания:



Материнскую и отцовскую формы обозначили $AaBb$, так как в условии сказано, гетерозиготные растения с зеленой окраской.

2. Определяем продуцируемые типы (сорта) гамет. Поскольку родительские формы дигетерозиготны они продуцируют по четыре типа гамет, которые заносим в решетку Пиннета, согласно которой определяем генотип потомства.

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

3. Определяем фенотип потомства. При решении задач на взаимодействие неаллельных генов анализ наследования признаков так же удобно вести с помощью фенотипических радикалов. Выпишем полученные результаты с использованием фенотипических радикалов.

растения с генотипом $A-B-$ будут иметь зеленую окраску листьев и их количество составит $\frac{9}{16}$ или 290 ($516 / 16 \times 9$);

растений с генотипом $A-bb$ будут с белыми листьями их количество составит $\frac{3}{16}$ или 97 ($516 / 16 \times 3$);

растения с генотипом $aaB-$ будут иметь желтые листья, их количество составит $\frac{3}{16}$ или 97 ($516 / 16 \times 3$);

растения с генотипом $aa bb$ будут иметь белые листья, их количество составит $\frac{1}{16}$ или 32 ($516 / 16 \times 1$).

Ответы на вопросы задачи:

- 1) $9 : 3 : 4$, тип комплементарного взаимодействия генов когда лишь один имеет самостоятельное фенотипическое проявление.
- 2) 129 (97 + 32)
- 3) 97
- 4) $\frac{4}{9}$ или 129
- 5) $\frac{1}{9}$ или 32

Эпистатическое взаимодействие генов

Эпистаз – это тип неаллельного взаимодействия генов, когда одна пара генов подавляет действие другой *неаллельной* пары. Эпистаз в целом схож на одну из форм аллельного взаимодействия - доминирование, это своего рода неаллельное доминирование. Если аллельное доминирование можно представить формулой $A > a$, то явление эпистаза выразится формулой $A - > B$ (доминантный эпистаз) или $a > B$ (рецессивный эпистаз), когда доминантный или рецессивный аллель одной аллелопа-ры не допускает фенотипического проявления генов уже другой аллельной пары.

Гены, подавляющие действие других неаллельных генов принято называть *эпистатическими*, а подавляемые гены – *гипостатическими*. При эпистатическом взаимодействии фермент, образующийся под контролем эпистатической аллелопа-ры, как бы подавляет действие фермента вырабатываемого гипостатическими генами.

Примером такого эпистаза служит наследование окраски зерновки кукурузы или оперения у кур. Если эпистатический ген в случае доми-нантного эпистаза имеет собственное фенотипического проявления расщепление будет в отношении 12 : 3 : 1, например наследование окраски зерна овса (рис. 19), плодов тыквы.

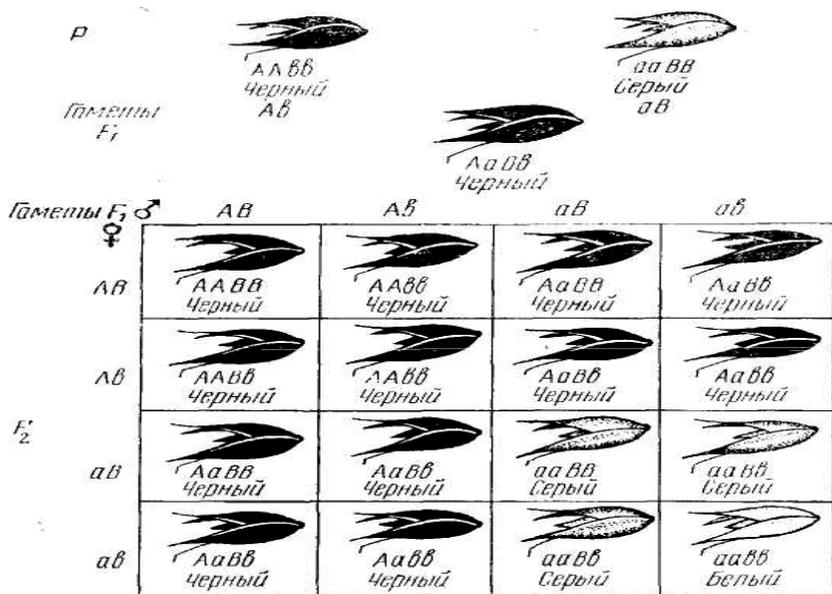


Рис. 19. Наследование признаков при доминантном эпистазе

Окраска зерна овса зависит от эпистатического взаимодействия генов А и В. Ген В обуславливает проявление серой окраски, а его рецессивный аллель *b* – белой. Доминантный ген А детерминирует черную окраску, являясь при этом ингибитором гена *Bb*, тогда как его рецессивный аллель на проявление окраски не оказывает влияния. В F_2 будет наблюдаться следующее расщепление по фенотипу: растения с генотипами А- В- и А- *bb* будут иметь черную окраску семян, аа В- серую, тогда как белый цвет зерна будет лишь у особей с генотипом аа *bb*.

Примером рецессивного эпистаза (криптомерии) может служить детерминирование окраски луковицы. У лука белая окраска луковицы определяется рецессивным состоянием гена *c*, который к тому же эпистатичен по отношению к гену *R* контролирующего красную окраску. Доминантный аллель *C* дает желтую окраску. Взаимодействие генов по типу криптомерии и характер расщепление признака показаны на рисунке 20.

В F_2 будет наблюдаться следующее расщепление по фенотипу: растения с генотипами С- R- и будут иметь красную окраску луковиц,

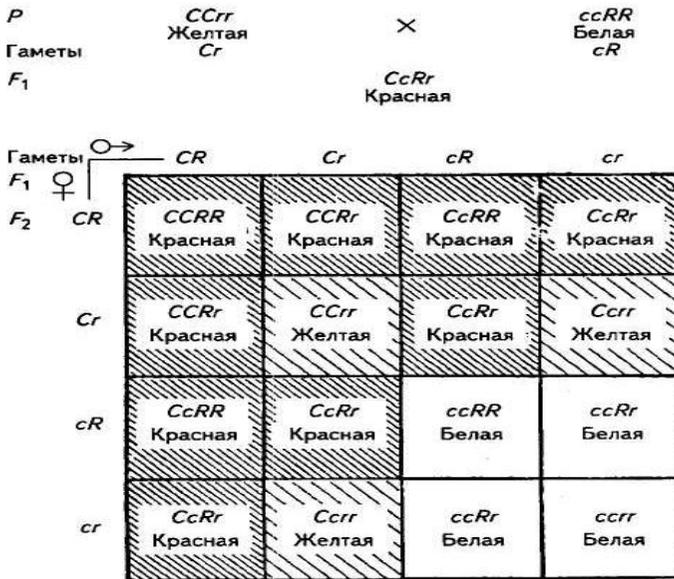


Рис. 20. Наследование признаков при рецессивном эпистазе

С- *rr*- желтую, тогда как белый цвет у особей с генотипом *cc R-* и *cc rr*, характер расщепления при этом будет **9 : 3 : 4**. В случаях криптомерии может наблюдаться расщепление и в соотношении **9 : 7**.

Пояснения к решению задач

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

1. Определите фенотип и генотип растений F_1
2. Характер расщепления в F_2 по фенотипу и тип эпистаза
3. Сколько растений F_2 будут иметь белую окраску плодов и дадут нерасщепляющееся потомство?

1. Исходя из условия задачи запишем схему скрещивания:

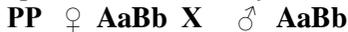


Отцовскую формы обозначили *aabb*, так как в условии сказано, растения с зеленой окраской, которая может проявится лишь в случае рецессивной гомозиготы по обоим генам.

2. Определяем продуцируемые типы (сорта) гамет. Поскольку родительские формы гомозиготны они продуцируют по одному типу гамет *AB* и *ab*.

3. Определяем генотип и фенотип растений F_1 Объединяя гаметы получаем генотип – *AaBb* и фенотип – **белая окраска плодов**, так как доминантный ген *B* подавляет действие гена окраски.

4. Запишем схему скрещивания для получения F_2



5. Определяем продуцируемые типы (сорта) гамет. Поскольку родительские формы дигетерозиготны они продуцируют по четыре типа гамет, которые заносим в решетку Пиннета, согласно которой определяем генотип потомства второго поколения.

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

5. Определяем фенотип растений F_2 . Анализ наследования признаков проводим с помощью с помощью фенотипических радикалов. Выпишем полученные результаты.

растения с генотипом *A-B-* будут иметь белую окраску плодов и их количество составит $\frac{9}{16}$ или 189 ($336 / 16 \times 9$);

растений с генотипом *A-bb* будут с желтыми плодами их количество составит $\frac{3}{16}$ или 63 ($336 / 16 \times 3$);

растения с генотипом *aaB-* будут с белой окраской, их количество со-

ставит $\frac{3}{16}$ или 63 ($336 / 16 \times 3$);

растения с генотипом $aa\ bb$ будут иметь зеленую окраску плодов, их количество составит $\frac{1}{16}$ или 21 ($336 / 16 \times 1$).

Ответы на вопросы задачи:

- 1) генотип $AaBb$, фенотип **белая окраска плодов**
- 2) $12 : 3 : 1$, доминантный эпистаз когда эпистатичный ген имеет собственное фенотипическое проявление
- 3) 24

Полимерное взаимодействие генов

Полимерным взаимодействием генов (полимерией) называют однозначное влияние нескольких неаллельных генов на развитие одного и того же признака. Такие гены называют полимерными или множественными и обозначают одинаковыми буквами с соответствующим индексом – $A_1 A_1 A_2 A_2 A_3 A_3$ и $a_1 a_1 a_2 a_2 a_3 a_3$ или $B_1 B_1 B_2 B_2$ и $b_1 b_1 b_2 b_2$. Полимерные гены могут иметь кумулятивный (аддитивный, суммирующий) и неаккумулятивный эффект. В случае **неаккумулятивной полимерии** развитие признака обуславливается наличием в генотипе любого числа соответствующих доминантных аллелей полимерных генов. При этом достаточно одной доминантной аллели любого гена, чтобы вызвать фенотипическое проявление признака. В этом случае расщепление гибридов в F_2 будет соответствовать $15 : 1$, $63 : 1$ и т. д. в зависимости от числа пар полимерных генов. Примером неаккумулятивной полимерии может служить наследование формы стручка у пастушьей сумки. У этого вида обычно встречаются растения с треугольной и редко с овальной формой стручка. От скрещивания этих форм между собой в F_1 проявляются только растения, плоды которых треугольной формы, а в F_2 наблюдаются расщепление **15 : 1**. По типу неаккумулятивной полимерии наследуются многие качественные признаки.

Кумулятивной (суммирующей) полимерией называют такое взаимодействие полимерных генов, при котором степень проявления признака зависит от числа доминантных аллелей соответствующих генов. По типу кумулятивной полимерии наследуются в основном все количественные признаки: высота растения, длина колоса, метелки или початка, продолжительность вегетационного периода, содержание белка и жира, урожайность и другие, хозяйственно ценные признаки и свойства культурных растений.

При кумулятивной полимерии у гибридов F_2 наблюдается непрерывный ряд изменчивости признака, а так же **трансгрессия** – явление выщепление потомков с более или менее сильным выражением признака, чем у каждой из родительских форм и гибридов F_1 . Примером наследования обусловленного суммирующими полимерными генами может служить наследование окраски зерновки пшеницы (рис. 21), длины или количества зерен в початке кукурузы, плотности колоса пшеницы, числа зерен в метелке овса, высоты растений и многих других количественных признаков.

Явление полимерии было открыто в 1908 г. шведским генетиком Нильсоном-Эле, который изучал наследование окраски зерновки пшеницы. Он установил, что при скрещивании двух линий с красными и белыми зернами семена F_1 были промежуточными по окраске, а в F_2 наблюдалось расщепление в соотношении 15 : 1. 15/16 красных зерно-

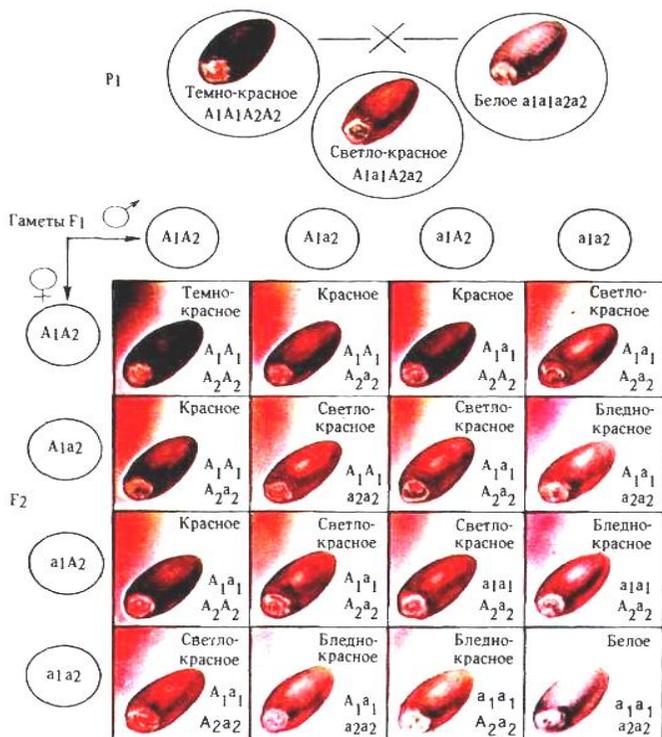


Рис. 21. Наследование признаков при полимерном взаимодействии генов

вок в F_2 имели различную интенсивность красной окраски – от темно-красной до светло-красной.

Такой характер расщепления он объяснил тем, что этот признак обуславливают две пары однозначных полимерных генов, имеющих в доминантном состоянии сходное кумулятивное действие на развитие признака. Рecessивные аллели этих генов контролируют белую окраску зерновки. Интенсивность красной окраски зависит от числа доминантных аллелей полимерных генов: чем больше содержится их в генотипе, тем интенсивнее будет проявляться красная окраска зерновки. Если в генотипе все аллели доминантные $A_1 A_1 A_2 A_2$ то окраска зерновки будет темно-красной, если доминантных аллелей будет три - $A_1 A_1 A_2 a_2$ в любом сочетании – красной, если две $A_1 a_1 A_2 a_2$ в любом сочетании – светло-красной и т. д. При сочетании в генотипе всех recessивных аллелей данных полимерных генов $a_1 a_1 a_2 a_2$ окраска зерновки будет белая.

В случае полимерного взаимодействия генов характер расщепления по фенотипу в потомстве будет зависеть от количества пар генов контролирующих признак, в F_2 при моногибридном скрещивании **1 : 2 : 1**, дигибридном (рис. 21) **1 : 4 : 6 : 4 : 1**, а при тригибридном образуется уже 16 фенотипических классов, с очень сложным характером расщепления.

Пояснения к решению задач

Для примера разберем решение задачи. У некоторых сортов пшеницы короткостебельность растений обусловлена двумя парами recessивных полимерных генов. При наличии двух recessивных пар генов растения имеют высоту 20 см, а при наличии этих генов в доминантном состоянии высота растений равна 100 см. От скрещивания гомозиготных растений высотой 20 и 100 см в F_2 получили 64 растения различной высоты.

1. Какова может быть высота растений F_1 ?
2. Сколько разных фенотипов может быть в F_2 ?
3. Определите высоту растений, если количество доминантных аллелей будет равняться трем?

4. Сколько растений высотой меньше 60 см, могут дать нерасщепляющееся потомство при самоопылении? В условии дано, что при наличии двух пар полимерных генов в recessивном состоянии, например $a_1 a_1 a_2 a_2$ высота растений составит 20 см, в доминантном состоянии эти гены $A_1 A_1 A_2 A_2$ дадут уже 100 см длины. Соответственно каждый доминантный полимерный аллель данных генов добавляет примерно 20 см длины стебля ($100 - 20 = 80$, $80 / 4 = 20$).

1. Исходя из условия задачи запишем схему скрещивания:

PP ♀ a₁ a₁ a₂ a₂ X ♂ A₁ A₁ A₂ A₂

Материнскую форму обозначили a₁ a₁ a₂ a₂, так как в условии сказано, гомозиготное растение высотой 20 см. Отцовскую форму обозначили A₁ A₁ A₂ A₂, так как в условии сказано гомозиготное растение высотой 100 см.

2. Определяем продуцируемые типы (сорта) гамет. Поскольку родительские формы гомозиготны они продуцируют по одному типу гамет.

Гаметы ♀ a₁a₂ и ♂ A₁A₂

3. Определяем генотип и фенотип гибридов первого поколения, объединив гаметы родительских форм:

генотип растений F₁ будет A₁ a₁ A₂ a₂

фенотип растений F₁ – 60 см, так как каждый доминантный аллель добавит по 20 см длины стебля (20 + 20 + 20 = 60)

4. Для получения второго поколения необходимо провести самоопыление гибридов F₁. Схема скрещиваний будет выглядеть следующим образом.

PP ♀ A₁ a₁ A₂ a₂ X ♂ A₁ a₁ A₂ a₂

5. Определяем продуцируемые типы (сорта) гамет. Поскольку родительские формы гетерозиготы, согласно формулы расчета типов гамет, они продуцируют по четыре типа гамет., которые заносим в решетку Пиннета.

6. Используя решетку Пиннета, определим генотип потомства F₂

♂ \ ♀	A ₁ A ₂			
A ₁ A ₂	A ₁ A ₁ A ₂ A ₂	A ₁ A ₁ A ₂ a ₂	A ₁ a ₁ A ₂ A ₂	A ₁ a ₁ A ₂ a ₂
A ₁ a ₂	A ₁ A ₁ A ₂ a ₂	A ₁ A ₁ a ₂ a ₂	A ₁ a ₁ A ₂ a ₂	A ₁ a ₁ a ₂ a ₂
a ₁ A ₂	A ₁ a ₁ A ₂ A ₂	A ₁ a ₁ A ₂ a ₂	a ₁ a ₁ A ₂ A ₂	a ₁ a ₁ A ₂ a ₂
a ₁ a ₂	A ₁ a ₁ A ₂ a ₂	A ₁ a ₁ a ₂ a ₂	a ₁ a ₁ A ₂ a ₂	a ₁ a ₁ a ₂ a ₂

Учитывая, что при полимерном взаимодействии генов в реализации признака важно количество доминантных аллелей выпишем полученные варианты генотипов F₂ по данному параметру и определим их фенотип:

растения с 4-мя доминантными аллелями в генотипе AAAA ¹/₁₆ будут иметь высоту стебля 100 см;

растения с 3-мя доминантными аллелями в генотипе в любом сочетании AAAa ⁴/₁₆ будут иметь высоту стебля 80 см;

растения с 2-мя доминантными аллелями в генотипе в любом сочетании AAaa ⁶/₁₆ будут иметь высоту стебля 60 см;

растения с одной доминантной аллелью в генотипе в любом сочетании Aaaa ⁴/₁₆ будут иметь высоту стебля 40 см;

растения обладающие только рецессивными аллелями aaaa ¹/₁₆ будут иметь высоту стебля 20 см.

Ответы на вопросы задачи:

а) дигетерозиготные растения F_1 будут высоты 60 см;

б) пять: растения с высотой стебля 100, 80, 60, 40, и 20 см;

в) 80 см ($20 + 20 + 20 + 20 = 80$);

г) растений высотой менее 60 будет $\frac{5}{16}$, однако из них нерасщепляться будут лишь рецессивные гомозиготы, т.е. $\frac{1}{16}$ часть потомства F_2 или 4 растения.

Следует отметить, что закономерности расщепления признаков при неаллельном взаимодействии генов не отменяют, а наоборот дополняют и видоизменяют законы наследственности открытые Г. Менделем. Так наблюдаемые расщепления в F_2 при дигибридном скрещивании **9 : 3 : 4**, **9 : 6 : 1**, **9 : 7**, **12 : 3 : 1** или **13 : 3** вполне вписываются в классическую формулу Менделя **9 : 3 : 3 : 1**. При постановке экспериментов связанных с исследованием характера наследования тех или иных признаков наблюдаемые данные в точности не совпадают с теоретически ожидаемыми величинами. Законы наследования основываются на теории вероятности, случайности процессов расхождения хромосом в мейозе и сочетания при оплодотворении, соответственно данные, полученные при генетическом анализе подвергают статистической обработке.

Выполнение задания. Имеющийся гибридный материал (первого и второго поколения) растений льна, люпина, овса, кукурузы и др. необходимо проанализировать, разложив на фенотипические классы и вычислить количество экземпляров в каждом из них, рассчитать их фактическое соотношение. Основываясь на закономерностях расщепления признаков при неаллельном взаимодействии генов определить теоретически ожидаемое расщепление. Сделать выводы. Воссоздать схему наследования признаков. Решить предложенные задачи по теме.

Практическое занятие 7

СТАТИСТИЧЕСКАЯ ОБРАБОТКА ДАННЫХ ГИБРИДОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

Цель занятия. Освоить методику статистической обработки данных гибридологического анализа.

Задание. Дать оценку результатам гибридологического анализа с использованием критерия соответствия χ^2 . Решение типовых задач по теме.

Материалы для занятий. Типовые задачи по теме.

Литература

1 – С. 129-137; **2** - С. 83-89; **9** - С. 70 -71; **11** – С. 45-47; **14** - С. 30 -32.

Пояснение к заданию. Фактически установленное расщепление носит случайный характер и зависит от множества случайных факторов, которые искажают результаты, приводят к порой существенным отклонениям от ожидаемых результатов. В экспериментальной работе важно выявить соответствие фактически полученных данных теоретически ожидаемым соотношениям, принимаемым за нулевую гипотезу. В основе применяемых методов лежит положение о том, что любое явление считается случайным, если происходит реже, чем 1 раз на 20 случаев, т.е. вероятностью не превышающей 5 % (0,05).

При гибридологическом анализе оценка соответствия фактически полученных чисел растений в определенных фенотипических классах теоретически ожидаемым проводится с использованием критерия соответствия χ^2 (хи-квадрат).

Величина χ^2 рассчитывается по формуле:

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

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

Вычислять χ^2 удобно, пользуясь таблицами 4 и 5, в которые вносятся данные генетического анализа. В таблице приведен расчет критерия соответствия для оценки данных, полученных при расщеплении гибридов F_2 у гороха от скрещивания растений, имеющих желтую и зеленую окраску семян. В F_2 было получено два фенотипических класса: 110 семян с желтой окраской семян, а 44 - с зеленой.

Таблица 4

Вычисление критерия χ^2 при моногибридном скрещивании гороха

Фенотипические классы семян	Число семян		Отклонения		d^2 / E
	О	Е	$d=O-E$	d^2	
Желтые семена	110	116	-6	36	$36/116=0,31$
Зеленые семена	44	38	+6	36	$36/38=0,95$
Всего (Σ)	154	154			

Подставив в формулу данные таблицы, получим значение χ^2 для данного примера.

$$\chi^2 = \sum d^2 / E = 0,31 + 0,95 = 1,26$$

При изучении наследования двух и более признаков также подсчитывают число семян или растений в каждом фенотипическом классе. Например, в таблице приведены результаты генетического анализа семян F_2 гороха, полученные в результате скрещивания растений с гладкими желтыми семенами с растениями, имеющими морщинистые зеленые семена. Теоретически ожидаемое расщепление в F_2 9:3:3:1, а фактически полученное 516 : 192 : 178 : 74.

Таблица 5

Вычисление критерия χ^2 при дигибридном скрещивании гороха

Фенотипические классы семян	Число семян		Отклонения		d^2 / E
	О	Е	$d=O-E$	d^2	
Желтые гладкие	516	540	-24	576	$576/540=1,06$
Желтые морщинистые	192	180	+12	144	$144/180=0,80$
Зеленые гладкие	178	180	-2	4	$4/180=0,02$
Зеленые морщинистые	74	60	+14	196	$196/60=3,27$
Всего (Σ)	960	960			

Подставив в формулу данные таблицы, получим значение χ^2 для вышеприведенного примера.

$$\chi^2 = \sum d^2 / E = 1,06 + 0,80 + 0,02 + 3,27 = 5,15$$

Отклонение теоретически ожидаемых чисел от фактически полученных (d) может быть результатом действительно существующего закономерного отклонения (при более сложном типе наследования в результате взаимодействия генов, влияния генов-модификаторов и т. д.) или в силу действия случайных причин. Чтобы сделать правильный вывод о случайном или закономерном отклонении, полученные значения χ^2 сопоставляют с значением в таблице 6 (критерий Фишера). Достоверность величины χ^2 с точки зрения вероятности зависит от числа степеней свободы df , которая равняется числу фенотипических классов ми-

нус единица ($n-1$). У гибридов F_2 , давших расщепление на два фенотипических класса по окраске семян (желтые и зеленые), степень свободы равна единице: $df = n-1 = 2-1 = 1$.

При трех фенотипических классах число степеней свободы равняется двум, при четырех — трем и т. д.

Таблица 6

Стандартные значения χ^2 при разных степенях свободы
(по Р.Фишеру, с сокращениями)

Число степеней свободы, df	Вероятность P	
	0,05	0,01
1	3,84	6,63
2	5,99	9,21
3	7,81	11,34
4	9,49	13,28

Уровень значимости P в сельскохозяйственных исследованиях условно принимают равным 0,01 (1% значимости) или 0,05 (5% значимости) в зависимости от требований к точности. Это означает, что если вычисленное значение χ^2 не превышает критерия Фишера, находящегося в соответствующей графе, то фактически полученные данные соответствуют теоретически ожидаемым*. Если вычисленное значение χ^2 больше табличного значения, то фактически полученные данные не соответствуют теоретически ожидаемым и отклонение не случайно, а обусловлено более сложным наследованием признака.

* Метод χ^2 неприемлим, если число особей в каком-либо из теоритически рассчитанных классов меньше 5.

Задачи

Инструкция. Во всех задачах этого занятия на основании фактического (наблюдаемого) расщепления в F_2 или в F_a следует:

1. *Определить фактическое расщепление.*
2. *Избрать гипотезу наследования и определить теоретическое расщепление. Восстановить всю схему скрещивания.*
3. *Вычислить хи-квадрат.*
4. *Дать статистическую оценку его величины.*
5. *Сделать выводы о соответствии гипотезы наследования наблюдаемому расщеплению.*

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

- 2.** У ночной красавицы в F_2 получили 1232 растения. Из них 260 с красным цветками, 280 с белыми, а остальные растения имели розовую окраску цветков.
- 3.** У мягкой пшеницы в F_a получили 130 растений, в том числе 60 остистых. Остальные растения были безостыми. Доминирует безостость колоса.
- 4.** У Кормовых бобов в F_2 получили 968 семян, в том числе 272 с белой окраской кожуры. Остальные семена имели черную окраску кожуры.
- 5.** У пшеницы в F_2 получили 240 растений. 12 растений были остистыми белоколосыми, 52 безостыми с белым колосом, 44 остистыми с красным колосом, остальные безостые с красным колосом.
- 6.** У томата доминирует нормальная высота растений и красная окраска плодов. В F_a получили 844 растения. 214 растений были нормальной высоты с красными плодами, 206 - нормальной высоты с желтыми плодами, 220 карликовых с красными плодами, остальные карликовые с желтыми плодами.
- 7.** У львиного зева в F_a получили 980 растений, 174 растения имели красную окраску и нормальную форму венчика, 190 белую окраску и нормальную форму венчика, 164 красную окраску и пилорическую форму венчика, 140 розовую окраску и пилорическую форму венчика, 168 белую окраску и пилорическую форму венчика, остальные розовую окраску и типичную форму венчика.
- 8.** У фасоли в F_2 получили 1124 растения: 68 растений имели желтые бобы и белые семена, 216 - желтые бобы и черные семена, 202 - зеленые бобы и белые семена, остальные - зеленые бобы и черные семена.
- 9.** У ячменя получили в F_a 1144 растения: 290 растений имели двурядный рыхлый колос, 308 двурядный плотный колос, 280 многорядный рыхлый колос, остальные - многорядный штатный колос. У ячменя доминирует двурядный и рыхлый колос.
- 10.** У кукурузы в F_2 получили 1694 растения. 92 растения имели карликовый рост и поражались гельминтоспориозом; 289 имели карликовый рост, но были устойчивы к гельминтоспориозу; 312 были нормального роста, но поражались гельминтоспориозом; остальные растения были нормального роста и устойчивы к гельминтоспориозу.
- 11.** У капусты в F_2 получили 1584 растения. 96 растений поражались мучнистой росой и фузариозной желтухой; 304 были устойчивы к мучнистой росе, но поражались фузариозной желтухой; 289 поражались

мучнистой росой, но были устойчивы к фузариозной желтухе; остальные растения проявили устойчивость к обоим заболеваниям.

12. У капусты в F_1 получили 608 растений. 149 растений были устойчивы к мучнистой росе, но поражались мозаикой; 146 растений были устойчивы к обоим заболеваниям; 150 растений были восприимчивы к обоим заболеваниям; а остальные растения восприимчивы к мучнистой росе, но поражались мозаикой. У капусты доминирует устойчивость к мучнистой росе и восприимчивость к мозаике.

13. У овса в F_2 получили 1816 растений. 110 растений были позднеспелыми и восприимчивыми к ржавчине; 330 растений были раннеспелыми, но поражались ржавчиной; 342 растения были позднеспелыми, но устойчивыми к ржавчине; остальные растения были раннеспелыми и устойчивыми к ржавчине.

4. У овса в F_1 получили 840 растений. 218 растений были позднеспелыми и восприимчивыми к ржавчине; 208 раннеспелыми и устойчивыми к ржавчине; 202 позднеспелыми и устойчивыми к ржавчине; а остальные - раннеспелыми и восприимчивыми к ржавчине. У овса доминирует раннеспелость и устойчивость к ржавчине.

15. При скрещивании двух сортов люцерны с пурпурными и желтыми цветками в F_1 получили растения с зелеными цветками. В F_2 получили 196 растений; 12 растений имели белые цветки, 39 - пурпурные цветки, 34 - желтые цветки, остальные растения зеленые цветки.

16. При скрещивании двух сортов льна с голубой и белой окраской венчика цветка в F_1 получили растения с голубой окраской венчика. В F_2 получили 1960 растений: 302 растений имели розовую окраску венчика, 506 - белую окраску венчика, а остальные голубую.

17. От скрещивания между собой гибридов F_1 кукурузы с фиолетовой окраской алейрона зерновки в F_2 получили 1004 зерновки: 829 зерновок имели фиолетовый алейроновый слой, а остальные белый алейроновый слой.

18. При скрещивании двух сортов льна с голубой и белой окраской венчика цветка в F_1 получили растения с голубой окраской венчика. В F_2 получили 1960 растений: 302 растений имели розовую окраску венчика, 506 - белую окраску венчика, а остальные - голубую.

19. Скрещивали два сорта яровой пшеницы. Гибриды F_1 имели яровой тип развития. В F_2 получили 1210 растений: 80 растений были озимыми, а остальные - яровыми.

20. От скрещивания двух сортов яровой пшеницы получены гибриды F_1 с яровым типом развития. В F_2 получили 1320 растений: 102 растений были озимыми, а остальные - яровыми.

20. Скрещивали гибриды F_1 томата высокорослого с шаровидными плодами с рецессивной гомозиготой, имеющей карликовый рост и грушевидные плоды. В F_2 получили 510 растений: 260 растений имели оба доминантных признака, а остальные оба рецессивных признака.

21. Скрещивали гибриды F_1 ячменя, у которых были пленчатые зерна и восковой налет на растениях, с рецессивной гомозиготой, имеющей голые зерновки и отсутствие воскового налета. В F_2 получили 360 растений: 178 растений имели вдавленные зерна, но у них отсутствовал восковой налет на растениях, остальные растения имели голые зерна и восковой налет на растениях.

22. Скрещивали гибриды F_1 кукурузы с зелеными проростками и матовыми листьями (доминантные признаки) с рецессивной гомозиготой, имеющей желтые проростки и блестящие листья. В F_2 получили 208 растений: 102 растений кукурузы имели зеленые проростки и матовые листья, а остальные растения имели желтые проростки и блестящие листья.

23. У томатов шаровидные и двухкамерные плоды являются доминантными признаками, а рецессивными - клювовидные и многокамерные плоды. От скрещивания гетерозиготных растений томата с шаровидными и двухкамерными плодами признаками с растениями-анализаторами (имеющими рецессивные признаки) F_2 получили 160 растений с шаровидными и двухкамерными плодами, а 150 с клювовидными и многокамерными плодами, тогда как 35 растений имели и доминантные и рецессивные признаки.

Тема III. ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Достижения цитологии второй половины XIX века, как открытие процессов деления клеток митоза и мейоза, хромосом и их особенностей, а так же закономерностей наследования признаков Г. Менделем и его последователями дали основание большинству биологов считать самовоспроизводящиеся хромосомы материальными носителями наследственности. В 1902-1903 г.г. У Сеттон установил связь между поведением хромосом при редукционном делении и оплодотворении с независимым расщеплением признаков у гибридов открытым Г. Менделем. В 1905 г. Э. Вильсон сформулировал основные положения хромосомной теории определения пола.

Однако прямые экспериментальные данные подтверждающих локализацию наследственных факторов (генов) в хромосомах были получены в 1910-1913 г.г. Т. Морганом и его сотрудниками, которые на основании изучения сцепленного наследования признаков у дрозофилы сформулировали хромосомную теорию наследственности. Хромосомная теория наследственности легла в основу разработки вопросов определения и развития пола.

Практическое занятие 8

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ СЦЕПЛЕННЫХ С ПОЛОМ

Цель занятия. Освоить хромосомный механизм определения пола, наследования признаков сцепленных с полом.

Задание. Изучить особенности наследования пола и сцепленных с полом признаков. Решение задач.

Материалы для занятий. Схемы, рисунки. Типовые задачи.

Литература

1 – С. 157-165; 6 - С. 89 -96; 9 - С. 56 -62; 11 – С. 142-173; 13 – С. 181-199; 14 - С. 35 -37.

Пояснение к заданию. Согласно хромосомной теории определения пола мужские и женские организмы отличаются лишь по одной паре хромосом, которые у одного пола представлены гомологичными, а у другого негомологичными хромосомами. Хромосомы данной пары называются **половыми**, тогда как остальные, одинаковые у обоих полов **аутосомами**. (рис. 22).

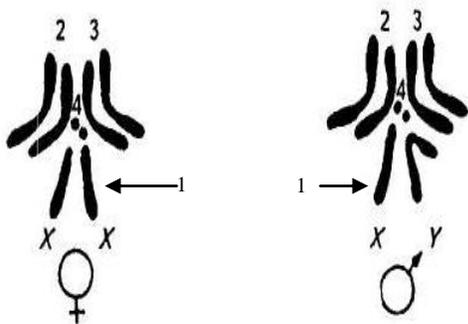


Рис. 22. Хромосомный набор дрозофилы: 1 – половые хромосомы, 2 - 4 аутосомы.

скрещивании моногетерозиготы (Aa) и рецессивной гомозиготы (aa). Соответственно один пол должен быть гомозиготным (точнее гомогаметным) и продуцировать один тип гамет, а другой гетерозиготным (гетерогаметным) и давать уже два типа гамет.

Цитологические исследования показали, что у одних организмов (тип *Lygaeus*) половые хромосомы мужских форм различаются по форме и размеру, одна хромосома похожа на женскую (за ней сохранили название X -хромосома), а другая была значительно короче (ей дали название Y -хромосома). Однако у некоторых организмов (тип *Protenor*) было обнаружено неравное количество хромосом в зависимости от пола. Так в кариотипе самцов клопов рода *Protenor* имеется 13 хромосом, половые хромосомы которых только X -хромосомой. Самки этого рода в соматических клетках имели 14 хромосом, в том числе две половые – XX . Считается, что у мужского пола таких организмов Y -хромосома в процессе эволюции элиминировала, ее стали обозначать как O .

Пол, имеющий пару XX -хромосом, назвали гомогаметным так как в процессе мейоза у него образуются гаметы одного типа – X , тогда как пол с XU или XO -хромосомами, гетерогаметным, так как у него образуется два типа гамет – X и U или X и O . У разных групп организмов гомо- или гетерогаметным может быть как мужской так и женский пол (табл. 8).

У гетерогаметных организмов гены, локализованные в X -хромосоме не имеют гомологичных аллелей в Y -хромосоме вследствие ее генетической инертности или отсутствия. Соответственно многие гены, расположенные в половых хромосомах представлены в одинарном, так называемом *гемизиготном* состоянии и проявляется по одной

Для большинства организмов **сингамный** тип определения пола, когда преобладание мужской или женской тенденции определяется в момент слияния гамет и образования зиготы.

Еще Г. Мендель предположил, что пол наследуется как любой другой признак, а наблюдаемое соотношение полов 1 : 1, характерно для расщепления при анализирующем

«материнской» аллели. Признаки, детерминируемые генами половых хромосом, проявляют своеобразный характер наследования, который принято называть *сцепленное с полом наследование*. Если при ауто-сомной локализации генов реципрокные скрещивания дают одинаковые результаты (см. глава 2), то при сцепленном с полом наследовании совершенно разные.

Таблица 8

Характеристика основных типов определения пола при сингамии

Тип определения пола	Организмы	Соматические клетки		Гаметы		Гетерогаметный пол
		♀	♂	♀	♂	
Lygaeus XY	Человек, млекопитающие, насекомые, ракообразные, большинство земноводных, некоторые рыбы, большинство двудомных растений	XX	XY	X	X Y	♂
	Птицы, бабочки и ручейники, пресмыкающиеся, часть рыб, некоторые земноводные, отдельные растения (клубника)	XY	XX	X Y	X	♀
Protenor XO	Кузнечики, клопы Protenor	XX	XO	X	XO	♂
	Моль	XO	XX	XO	X	♀

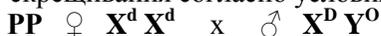
У дрозофилы имеется ген whit (W) определяющий окраску глаз, расположенный в X- хромосоме и отсутствующий в Y - хромосоме. Красная окраска детерминируется доминантным аллелем W, белая рецессивным w. При скрещивании красноглазых самок с белоглазыми самцами и реципрокных скрещиваниях белоглазых самок с красноглазыми самцами получают следующие результаты (см. стр. 98).

Необходимо отметить закономерность - рецессивный признак проявившийся у гомогаметного пола передается от матери к сыновьям и от отца к дочерям т.е. крест на кресс или крис-крес.

Своеобразное наследование характерно для всех признаков гены которых представлены в половых хромосомах и могут находиться в гемизиготном состоянии. Например, у человека более 60 генов наследуются сцеплено с X – хромосомой, в том числе гены ответственные за такие заболевания, как гемофилия, дальтонизм и др. Данные болезни значительно чаще встречаются у мужчин, чем у женщин. Это обуслов-

2. Определите генотип, пол и фенотип растений F_1
3. Можно ли в F_1 выбраковывать мужские растения до наступления генеративной фазы?
4. Сколько женских растений можно ожидать в F_2 ?
5. Сколько мужских растений можно ожидать в F_2 ?

1. Запишем схему скрещивания согласно условиям задачи:



Материнскую форму обозначили $X^d X^d$, так как в условии сказано, растение с продолговатыми листьями. Отцовскую форму (опылитель) обозначили $X^D Y^O$, так как растение с округлыми листьями, в Y-хромосоме не содержится ген формы листьев поэтому индекс будет ноль.

2. Определяем продуцируемые типы (сорта) гамет. Материнское растение дает один тип гамет (X^d) , а отцовское два $(X^D) (Y^O)$.

3. Определяем генотип, пол и фенотип гибридов первого поколения, объединив гаметы родительских форм:

$X^D X^d$ женская форма с округлыми листьями

$X^d Y^O$ мужская форма с продолговатыми листьями

4. Для получения второго поколения необходимо провести самоопыление гибридов F_1 . Схема скрещиваний будет выглядеть так.



5. Определяем продуцируемые типы (сорта) гамет. Материнское растение дает два типа гамет $(X^D) (X^d)$ и отцовское тоже два $(X^d) (Y^O)$

6. Используя решетку Пиннета, определим генотип потомства F_2

♀ \ ♂	X^d	Y^O
X^D	$X^D X^d$	$X^D Y^O$
X^d	$X^d X^d$	$X^d Y^O$

7. Определяем фенотип и пол потомства F_2 :

$\frac{1}{4} X^D X^d$ женская форма с округлыми листьями

$\frac{1}{4} X^d X^d$ женская форма с продолговатыми листьями

$\frac{1}{4} X^D Y^O$ мужская форма с округлыми листьями

$\frac{1}{4} X^d Y^O$ мужская форма с продолговатыми листьями

Ответы на вопросы задачи:

а) ♀ $X^d X^d$ и ♂ $X^D Y^O$;

б) $\frac{1}{2} X^D X^d$ женские формы с округлыми листьями и $\frac{1}{2} X^d Y^O$ мужские формы с продолговатыми листьями;

в) да, с продолговатыми листьями будут только мужские растения;

г) 62.

Практическое занятие 9а

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ ПРИ СЦЕПЛЕНИИ ГЕНОВ

Цель занятия. Ознакомится с явлениями сцепленного наследования генов и кроссинговера.

Задание. Изучить особенности наследования признаков при сцеплении генов. Решение задач.

Материалы для занятий. Схемы, рисунки. Типовые задачи.

Литература

1 – С. 138-148; 9 - С. 52 -70; 11 – С. 173-209; 14 - С. 35 -37.

Пояснение к заданию. Открытое Г. Менделем независимое наследование признаков возможно только в том случае, если гены локализованы в разных хромосомах. Число пар хромосом для каждого биологического вида относительно мало и постоянно, а число признаков и свойств организмов, контролируемых генами относительно велико. Соответственно в одной хромосоме локализовано большое число генов, например у дрозофилы известно около 7000 генов которые расположены лишь в четырех парах хромосом. Согласно

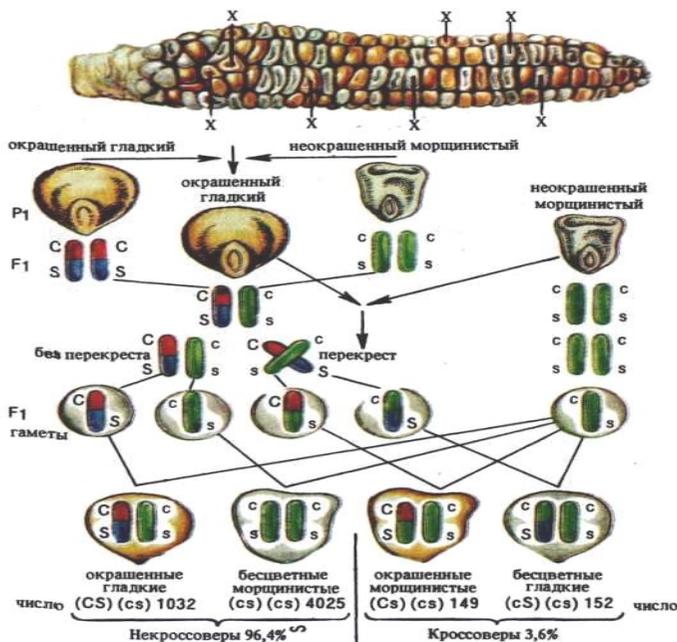


Рис. 23. Неполное сцепление у кукурузы.

цитологическому механизму мейоза гены расположенные в одной хромосоме, будут наследоваться совместно (сцепленно).

Впервые явление сцепленного наследования было открыто в 1906 г. У. Бетсоном и Р. Пиннетом, однако природу данного явления выяснил в 1910 г. Т.Морган и его сотрудники К. Бриджест и А. Стертевант. Они сделали вывод, что гены расположенные в одной хромосоме представляют собой группу сцепления. Данный вывод был сформулирован в одно из положений хромосомной теории наследственности. *Гены, расположенные в одной паре гомологичных хромосом, наследуются целой группой, образуя одну группу сцепления.* Групп сцепления в организме столько, сколько хромосом в гаплоидном наборе. Например, у кукурузы $2n=20$, групп сцепления у нее - 10 ($n=10$), у гороха $2n=14$, групп сцепления - 7 и т.д. Следует особо отметить, что гены одной группы сцепления наследуются независимо от другой, что вносит существенные ограничения в третий закон Менделя

Существует различная степень сцепления между генами одной и той же группы. Выделяют случаи **полного** сцепления, когда гены всегда или почти всегда наследуются совместно и **неполного** сцепления, когда совместно наследуются лишь часть генов. Полное сцепление генов в природе встречается редко Оно отмечено у самок тутового шелкопряда, у самцов мушки-дрозофилы, когда гетерозиготы дают всего лишь два типа гамет. У большинства видов растений и животных сцепление генов неполное.

В зависимости от степени сцепления существует и различный характер расщепления гибридов в потомстве. В случаях полного сцепления при мейозе полигибридные (ди-, три-, тетра – и т.д.) особи образуют только два типа гамет, как моногибридные. Соответственно расщепление при полном сцеплении независимо от количества анализируемых генов соответствует моногибридному, так в F_2 при полигибридных скрещиваниях образуется только два фенотипических класса в соотношении **3 : 1** и три генотипических в соотношении **1 : 2 : 1**. В результате анализирующего скрещивания наблюдается расщепление **1 : 1**. Соответственно все сцепленные гены наследуются в потомстве как одна пара аллельных генов.

При неполном сцеплении скрещивании полигибридный организм в мейозе образует столько типов гамет, как и при независимом наследовании, например дигибрид - четыре типа гамет, тригибрид – восемь, но изменяется их соотношение. Так при дигибридном скрещивании в F_2 в случаях неполного сцепления расщепление по фенотипическим и гено-

типическим классам соответствует независимому наследованию, но нарушается соотношение классов. Как видим из рис. 23, в результате анализирующего скрещивания образовалось четыре фенотипических класса, как при независимом наследовании, но предполагаемого расщепления в соотношении **1 : 1 : 1 : 1** не обнаружено. При этом выделяются два преобладающих класса (96,4%), потомство которых похоже на родителей, где сцепление генов не претерпело кроссинговера. Два других класса образовали потомство (3,6%) непохожее на родителей с новой комбинацией генов и признаков. Следует отметить, что доля кроссоверных особей не превышает 50 %, так как при очень больших расстояниях следствии двойных кроссинговеров часть рекомбинантных особей остается неучтенной, а к тому же сложно судить имеем ли дело со сцепленными или независимым наследованием.

Если в случаях независимого наследования новые сочетания признаков образуются вследствие случайного расхождения целых хромосом в анафазе I мейоза, то при сцепленном наследовании новые комбинации это результат обмена отдельных участков хромосом в профазе I мейоза. Следовательно, причиной нарушения сцепления генов в группе, а соответственно появления новых сочетаний признаков в потомстве является кроссинговер. Гаметы и особи с новыми сочетаниями признаков, появившимися в результате кроссинговера, называют **кроссоверными**, а не претерпевшие изменения **некроссоверными**.

Количество образовавшихся кроссоверных особей характеризует «силу сцепления» генов, т.е. относительное расстояние между генами в хромосоме. За условную единицу сцепления или расстояния между генами принят 1 % кроссинговера (частоты рекомбинации). В честь Т. Моргана эта единица была названа **морганидой** или **сантиморганидой** (сМ), и она определяет масштаб генетической карты. Величина кроссинговера измеряется отношением числа кроссоверных особей (N) в потомстве анализирующего скрещивания к общему числу особей (M), принятому за 100% и рассчитывается по формуле:

$$x = \frac{N}{M} * 100$$

При решении задач на сцепленное наследование особое внимание следует уделять правилам записи генных формул. В случае сцепленного наследования генотип гетерозиготной и гомозиготной особи записывают следующим образом:

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

Соответственно у этих генотипов будут образовываться следующие типы гамет:

AB Ab ab

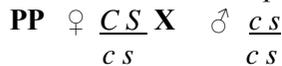
Для обозначения сцепленного наследования (нахождения генов в одной хромосоме) под их латинскими символами принято ставить непрерывную горизонтальную черту.

Пояснения к решению задач

Для примера разберем решение задачи. У кукурузы доминантные гены, контролирующие окрашенный эндосперм *C* и гладкий алейрон *S* семени, локализованы в одной хромосоме. При опылении дигетерозиготных растений, имеющих окрашенный и гладкий эндосперм семени (*CcSs*) пыльцой растений линии анализатора, имеющих неокрашенный и морщинистый эндосперм (*ccss*), получено в F_a семян: 599 с окрашенным и гладким эндоспермом, 626 - с неокрашенным морщинистым, 141 - с окрашенным морщинистым 137 - с неокрашенным гладким. Определите:

1. Количество образуемых типов гамет материнскими растениями
2. Количество фенотипических классов в F_a
3. Характер расщепления по фенотипу в F_a
4. Количество кросоверных растений в F_a
5. Тип наследования признаков (сцепленное или независимое)
6. Относительное расстояние между генами в хромосоме

1. Запишем данные задачи в виде схемы скрещивания:



В данной задаче использовали правила записи генных формул как при сцепленном наследовании

2. Учитывая, что в условии задачи указан фенотип образовавшегося в F_a потомства, проанализируем характер расщепления и сделаем выводы:

а) Общее количество образовавшихся растений будет равно 1503 (599 + 626 + 141 + 137);

б) количество некросоверных растений (похожих на родительские формы) 1225 (599 + 626), а их доля в потомстве составит 81,5 %;

в) количество кросоверных растений (непохожих на родительские формы) 278 (141 + 137), а их доля в потомстве составит 18,5 %;

Следовательно в данном скрещивании образовалось как при независимом наследовании четыре фенотипических класса в соотношении 4,6 : 4,8 : 1,1 : 1,0. Такое расщепление характерно для сцепленного наследования, когда гены расположены в одной хромосоме на опреде-

ленном расстоянии и дигетерозиготы образуют не два типа гамет, а четыре, но в разном соотношении (81,5 % гамет будут некросоверными, а 18,5% кроссоверными). Используя формулу расчета величины кроссинговера (см. стр.), подставив в нее данные задачи можно вычислить данное расстояние ($X = 278 / 1503 * 100 = 18,5$ сМ), т.е гены кукурузы С и S, расположены в одной хромосоме на расстоянии 18,5 сМ.

Ответы на вопросы задачи:

- а) четыре, но в разном соотношении
- б) четыре
- в) 4,6 : 4,8 : 1,1 : 1,0
- г) 278
- д) сцепленное
- е) 18,5 сМ.

Практическое занятие 96

МЕТОДИКА СОСТАВЛЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКИХ КАРТ ХРОМОСОМ

Цель занятия. Освоить метод составления генетических карт.

Задание. Составить генетическую карту участка хромосомы по результатам гибридологического анализа.

Материалы для занятий. Данные гибридологического анализа. Типовые задачи.

Литература

1 – С. 148-157; 10 - С. 124 -134; 11 – С. 180-184.

Пояснение к заданию. Благодаря явлению кроссинговера генетики получили возможность исследовать порядок расположения генов в хромосомах и строить генетические карты. *Генетической картой хромосом называется схематическое изображение относительного положения генов, находящихся в одной группе сцепления.* Расстояние между генами в генетической карте хромосомы определяют в процентах кроссинговера, единицах рекомбинации (или сантиморганидах), которые определяют согласно данным гибридологического анализа, в частности, анализирующего скрещивания. *Принцип построения генетических карт* прост. В его основе лежит положение о том, что если кроссинговер между генами происходит редко, то сила сцепления большая, если часто - сцепление слабое. Данный принцип подтверждает закон линейного расположения генов в хромосоме Т. Моргана.

По частоте кроссинговера (силе сцепления) судят о расстоянии между генами, однако определить порядок расположения генов в хромосоме можно, только изучив взаимоотношения минимум между тремя генами. На основании таких экспериментов в настоящее время для многих организмов составлены генетические карты хромосом. Наиболее подробные карты известны для дрозофилы, душистого горошка, кукурузы, мыши, кролика, курицы, нейроспоры и др. Карту хромосом по всей ее длине строят постепенно, складывая данные о частоте перекреста между двумя последовательно расположенными наиболее близкими генами. В результате генетическая длина карты хромосом может достигать до 100 и более единиц.

Последовательность действий при составлении генетических карт хромосом.

1. Скрещиваем, гомозиготные особи с альтернативными признаками гены, которых находятся в одной группе сцепления для получения гетерозиготных гибридов первого поколения;

2. Дигетерозиготные гибриды скрещивают с линией анализатором, имеющей данные гены в рецессивном гомозиготном состоянии (применяют тригибридные скрещивания в случаях необходимости обнаружения двойных кроссинговеров);

3. Среди потомства анализирующего скрещивания устанавливаем количество кроссоверных и некроссоверных особей;

4. Используя формулу расчета «силы сцепления» генов (стр. 70) и данные количества кроссоверных и некроссоверных особей определяем относительное расстояние между анализируемыми локусами в группе сцепления;

5. На прямой линии согласно выбранного масштаба последовательно располагаем исследованные гены с соблюдением относительных расстояний между ними. За начало хромосомы условно принимаем один из локусов.

Примечание: Для определения порядка расположения трех генов необходимо иметь данные анализирующих скрещиваний трех дигибридов или одного тригибрида.

В качестве примера определим расстояние между тремя генами и построим для них генетическую карту в IX группе сцепления кукурузы, где локализованы гены, контролируемые развитие следующих признаков: *C* – окрашенный алейроновый слой в зерновке (O), *c* – неокрашенный алейрон (H); *S* – гладкие семена (Г), *s* – морщинистые семена (М), *W* – крахмалистый эндосперм (К), *w* – восковидный эндосперм (В).

В результате анализирующих скрещиваний трех дигбридов F_1 с линиями анализаторами получены следующие результаты (табл. 9).

Таблица 9

Результаты анализирующих скрещиваний у кукурузы

F_1		линия-анализатор		F_a	
генотип	фенотип	генотип	фенотип	фенотип	количество растений
$\frac{CW}{cw}$	О. К.	$\frac{cw}{cw}$	Н. В.	О. К.	2538
				Н. В.	2708
				О. В.	717
				Н. К.	737
Всего растений в скрещивании					6700
$\frac{CS}{cs}$	О. Г.	$\frac{cs}{cs}$	Н. М.	О. Г.	6278
				Н. М.	6668
				О. М.	340
				Н. Г.	304
Всего растений в скрещивании					13416
$\frac{SW}{sw}$	Г. К.	$\frac{sw}{sw}$	М. В.	Г. К.	2924
				М. В.	3151
				М. К.	603
				Г. В.	630
Всего растений в скрещивании					7308

В результате анализирующего скрещивания дигбрида $CsWw$ имеющего окрашенный алейроновый слой и крахмалистый эндосперм с линией-анализатором $ccww$ с неокрашенным алейроном и восковидным эндоспермом получено 6700 растений, в том числе кроссоверных 1454. Подставив полученные данные в формулу расчета «силы сцепления» (стр.) расстояния между генами C и W в IX группе сцепления кукурузы составит:

$$1) X_c - w = \frac{1454}{6700} * 100 = 21,7 \text{ сМ}$$

Аналогичным образом, используя данные гибридологического анализа, рассчитываем расстояние между другими анализируемыми генными локусами в хромосоме:

$$2) X_c - s = \frac{644}{13416} * 100 = 4,8 \text{ сМ}$$

$$3) X_s - w = \frac{1233}{7308} * 100 = 16,9 \text{ сМ}$$

Основываясь на полученных данных, выстраиваем генетическую карту участка хромосомы с локализованными генами, условно приняв за точку отсчета локус с геном *C*, которая будет выглядеть следующим образом:



Для определения расположения в хромосоме следующих локусов необходимо определить силу их сцепления с какими-нибудь двумя уже нанесенными на карту, используя анализирующее скрещивание. Следует отметить, что такой упрощенный способ применим при сравнительно небольших расстояниях между генами. Если сцепленные гены расположены на сравнительно больших расстояниях друг от друга будет наблюдаться несоответствие перекреста между ними и суммы промежуточных перекрестов. Это несоответствие объясняется происходящими двойными и множественными перекрестами, происходящими между отдаленными локусами, которые искажают данные гибридологического анализа. Необходимо учитывать и явление *интерференции*, когда осуществившийся кроссинговер препятствует возникновению других на близлежащих участках. Сила интерференции зависит от расстояния между генами и увеличивается по мере его уменьшения. При составлении генетических карт все эти обстоятельства тщательно учитываются.

Задачи

1. У кукурузы признаки блестящих (ген *gl*) и надрезанных листьев (*st*) являются рецессивными по отношению к матовым (*Gl*) и нормальной формы (*St*) и наследуются сцепленно. От скрещивания гетерозиготных гибридов F_1 с доминантными признаками с линией-анализатором имеющей рецессивные признаки в F_2 получили 726 гибридов, из которых 92 были кроссоверными по анализируемым признакам. Определите расстояние между генами *Gl* и *St*, а также постройте генетическую карту данного участка хромосомы.

2. У кукурузы в III группе сцепления локализованы гены, детерминирующие признаки листовой пластинки нормальные листья (*Cr*) и скрученные (*cr*), а так же гены высоты растений высокорослость (*D*) и карликовость (*d*). От скрещивания гетерозиготных гибридов F_1 с доминантными признаками (*CrCrDd*) с линией-анализатором имеющей рецессивные признаки в F_2 получили 800 гибридов, из которых 36 бы-

ли карликовыми с нормальными листьями. Определите расстояние между генами *Cr* и *D*, а также постройте генетическую карту данного участка группы сцепления.

3. У кукурузы в одной группе сцепления локализованы гены, детерминирующие признаки: зеленые проростки (*U*), желтые проростки (*u*); матовые листья (*Gl*) и глянцевые (*gl*); листья нормальной формы (*St*) и надрезанные листья (*st*). От скрещивания тригетерозиготных гибридов F_1 с доминантными признаками (*Uu Glgl Stst*) с линией-анализатором имеющей только рецессивные признаки в F_a получили 726 гибридов. Из них 235 имели зеленые проростки, матовые листья нормальной формы, 270 желтые проростки, глянцевые листьями надрезанной формы, 49 зеленые проростки, матовые листья надрезанной формы и 172 зеленые проростки, глянцевые листья нормальной формы. Определите расстояние между анализируемыми генами, а также постройте генетическую карту данного участка хромосомы.

4. У кукурузы в IX в хромосоме локализованы гены, детерминирующие признаки: неокрашенный алейрон (*C*) и окрашенный алейрон (*c*); гладкую форму зерновки (*S*) и морщинистую (*s*); коричневый перикарп (*B*) и светлый (*b*). Для установления относительного расстояния между этими генами был проведен гибридологический анализ, результаты которого были следующие:

1) в скрещивании гибридов *CcSs* с линией *ccss* получено потомство, 789 растений имели неокрашенный алейрон и гладкие зерновки, 915 окрашенный алейрон и морщинистые зерновки, 25 неокрашенный алейрон и морщинистые зерновки, 47 окрашенный алейрон и гладкие зерновки;

2) в скрещивании гибридов *CcBb* с линией *ccb b* получено потомство, 915 растений имели неокрашенный алейрон и коричневый перикарп, 854 окрашенный алейрон и светлый перикарп, 134 неокрашенный алейрон и светлый перикарп, 142 окрашенный алейрон и коричневый перикарп;

3) в скрещивании гибридов *SsBb* с линией *ssbb* получено потомство, 2140 растений имели гладкие зерновки и коричневый перикарп, 2058 морщинистые зерновки и светлый перикарп, 120 морщинистые зерновки коричневый перикарп, 107 гладкие зерновки и светлый перикарп.

Проведите анализ результатов гибридизации, определите относительное расстояние между генами и нанесите их на карту хромосомы.

Тема IV. ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

Практическое занятие 10

ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ МУЖСКАЯ СТЕРИЛЬНОСТЬ

Цель занятия. Изучить особенности цитоплазматической наследственности.

Задание. Разобрать механизм наследования плазмогенов. Освоить схемы закрепления и восстановления ЦМС, получения стерильных аналогов и аналогов восстановителей.

Материалы для занятий. Схемы, рисунки. Типовые задачи.

Литература

1 – С. 165-173; **6** - С. 114 -123; **10** - С. 135 -153; **11** – С. 210-234.

Хромосомная теория наследственности установила ведущую роль ядра и находящихся в нем хромосом в явлениях наследственности. Между тем были известны факты, что наследование некоторых признаков не подчиняется менделеевским закономерностям, основанным на распределении хромосом во время мейоза. Было установлено, что наследование некоторых признаков связано с нехромосомными компонентами клетки – пластидами, митохондриями и хлоропластами. Впоследствии такую наследственность стали называть внеядерной, материнской или цитоплазматической.

Впервые внеядерная наследственность была описана в 1909 г. Корренсом и Бауэром у растений ночной красавицы (*Mirabilis jalapa*) которая обусловлена цитоплазмой. В дальнейшем подобные наблюдения были сделаны и на других объектах. Результаты изучения внеядерной наследственности привели к тому, что клетку стали рассматривать как единую целостную систему, определяющую передачу и воспроизведение признаков в потомстве благодаря взаимодействию ядра и цитоплазмы. В 1964 году Д. Джинкс наследственный аппарат клетки изобразил в виде схемы:



Схема 1. Наследственный аппарат клетки (по Джинксу)

Согласно схемы Джинкса гены, локализованные в хромосомах называются *ядерными*, а гены расположенные в элементах цитоплазмы - *плазмогенами*. Совокупность генов хромосомного набора клетки называется *геном*, а система генетических элементов цитоплазмы - *плазмон* (плазмотип). Установлено наличие ДНК в пластидах, митохондриях и кинетосомах, обладающей способностью к самовоспроизведению. Гены, локализованные в элементах органоидов цитоплазмы, принято называть *плазмагенами*.

Для изучения роли плазмогенов и ядерных генов в реализации свойств и признаков организмов чаще всего используют рецiproкные скрещивания. Если признак определяется только ядерными генами, то он будет проявляться одинаково, независимо от того какая форма будет материнской. Если наследование признака обусловлено плазмогенами, то передается он только по материнской линии, и результаты рецiproкных скрещиваний будут существенно различаться. Это связано с тем, что мужские гаметы содержат очень мало цитоплазмы и не могут передавать плазмогены. Стойкое наследование признака по материнской линии в насыщающих скрещиваниях также подтверждает его обусловленность генетическими элементами цитоплазмы. Например, у пшеницы стерильность пыльцы контролируется плазмогенами и если этим свойством обладает материнская форма, у гибридов так же будет стерильная пыльца, сохранится это свойство и при возвратных скрещиваниях это свойство сохраняется до F_{15} .

Нехромосомная наследственность характеризуется следующими особенностями:

1. Признаки и свойства, детерминируемые цитоплазмой, наследуются только по материнской линии;
2. Распределение органоидов цитоплазмы между дочерними клетками происходит неравномерно, поэтому сложно установить характер расщепления признаков;
3. Цитоплазматическая наследственность, как правило, проявляется при взаимодействии ядерных генов и плазмогенов;
4. Плазмогены подвержены мутационной изменчивости, что обуславливает наследственную изменчивость признаков и свойств.

В настоящее время наиболее полно изучены три формы внеядерной наследственности: пластидная, митохондриальная и цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС). Однако широкое использование в генетике и селекции получила цитоплазматическая наследственность, обуславливающая стерильность пыльцы (ЦМС).

Впервые мужскую стерильность обнаружил в 1904 г. К. Коренс

у растения летний чабер, затем и у некоторых других растений, а в 1932 г. М.И. Хаджинов в СССР и М. Родс в США независимо друг от друга открыли ЦМС у кукурузы. В настоящее время ЦМС обнаружена у многих видов культурных растений - кукурузы, сорго, пшеницы, льна, свеклы, лука, томата и др. Свойство ЦМС широко используется в селекции на гетерозис и производстве семян гетерозисных гибридов у кукурузы, сорго, подсолнечника, томата и других культур.

Мужская стерильность – это явление когда обоеполое растение развивает нормальные, способные к оплодотворению и формированию семян женские генеративные органы и функционально недееспособные мужские, что проявляется в отсутствии пыльцы или неспособности ее к оплодотворению. При мужской стерильности растение способно завязывать семена только от перекрестного опыления. Генетически, это свойство определяется взаимодействием рецессивных ядерных генов и плазмогенов и наследуется только по материнской линии, в связи с чем обозначается термином – ЦМС.

Разберем механизм наследования ЦМС на примере молдавского типа стерильности у кукурузы. Цитоплазма, обуславливающая стерильность пыльцы обозначается символом $ЦИТ^S$, а цитоплазма растений с фертильной (дееспособной) пыльцой - символом $ЦИТ^N$. Однако плазмогены $ЦИТ^S$ могут обусловить стерильность пыльцы только при наличии в генотипе растения ядерных рецессивных генов rf в гомозиготном состоянии (генотип растения можно записать следующим образом $цит^s rfrf$) Если же ядерный ген представлен хотя бы одной доминантной аллелью Rf , то растение $ЦИТ^S$ или $ЦИТ^N$ имеет нормальную пыльцу. Ядерный ген Rf является, таким образом, восстановителем фертильности пыльцы. Фертильная пыльца образуется на основе нормальной цитоплазмы в следующих сочетаниях - $ЦИТ^N RfRf$, $ЦИТ^N Rfrf$ и $ЦИТ^N rfrf$ и на основе стерильной цитоплазмы в сочетаниях $ЦИТ^S RfRf$ и $ЦИТ^S Rfrf$. Таким образом, наследование ЦМС по материнской линии (закрепление в потомстве) возможно только в скрещиваниях растений со следующими генотипами (схема закрепления стерильности):

PP	♀ $ЦИТ^S rfrf$	x	♂ $ЦИТ^N rfrf$
	стерильная пыльца		фертильная пыльца
гаметы	♀ $ЦИТ^S rf$		♂ rf

F₁ $ЦИТ^S rf rf$
стерильная пыльца, свойство ЦМС закрепляется в потомстве
Линия $ЦИТ^N rfrf$ называется **закрепителем** стерильности.

PP ♀ F₁ *ЦИТ^Srf rf* x ♂ *ЦИТ^Nrf rf*
 растение с ЦМС, фертильное растение
 50% генов материнской формы
 50% отцовской

гаметы ♀ *ЦИТ^Srf* ♂ *rf*

F_{B1} *ЦИТ^Srf rf*

Растение с ЦМС, где 25% генов от женской формы и 75% мужской

F_{B2} *ЦИТ^Srf rf*

Растение с ЦМС, где 12,5% генов от женской формы и 87,5% мужской

F_{B6} *ЦИТ^Srf rf*

Растение с ЦМС, где < 1% генов от женской формы и >99% мужской

После шестикратного возвратного скрещивания гибридов с отцовской линией получим стерильный аналог (*ЦИТ^Srf rf*) фертильной линии (*ЦИТ^Nrf rf*).

Аналог – восстановитель (ресторер) это сорт или линия по комплексу признаков сходная с линией-закрепителем, но обладающая доминантными генами восстановления фертильности и плазмогенами стерильности. Схему получения ресторера можно записать в таком виде:

PP ♀ *ЦИТ^SRfRf* x ♂ *ЦИТ^Nrf rf*
 фертильное растение дозор доминантных ядерных генов фертильное растение

гаметы ♀ *ЦИТ^SRf* ♂ *rf*

F₁ *ЦИТ^SRf rf*
 фертильная форма

Методом насыщающих скрещиваний и отбора по фертильности на фоне плазмогенов мужской стерильности получаем восстановительный аналог (*ЦИТ^SRfRf*), фертильной линии *ЦИТ^Nrf rf*. При этом в качестве донора генов восстановления фертильности берется линия обладающая плазмогенами мужской стерильности, что позволяет иметь надежный маркерный признак (ЦМС) для выбраковки стерильных форм.

PP ♀ F₁ *ЦИТ^SRf rf* x ♂ *ЦИТ^Nrf rf*
 фертильная фертильная

гаметы ♀ *ЦИТ^SRf* и *ЦИТ^Srf* ♂ *rf*
 F_{B1} *ЦИТ^SRf rf* и ~~*ЦИТ^Srf rf*~~ выбраковка
 фертильная стерильная

F_{B2}

F_{B3}

F_{B4} *ЦИТ^SRf rf* и ~~*ЦИТ^Srf rf*~~ выбраковка
 фертильная стерильная

Для перевода генов из гетерозиготного состояния в гомозиготное следует провести двукратное самоопыление:

PP	♀ F ₁	<i>ЦИТ^S Rfrf</i>	x	♂	<i>ЦИТ^S Rfrf</i>	
		фертильная			фертильная	
гаметы	♀	<i>ЦИТ^S Rf</i> и <i>ЦИТ^S rf</i>			♂	<i>Rf</i> и <i>rf</i>
F ₂		<i>ЦИТ^S Rf Rf</i> + <i>ЦИТ^S Rf rf</i> + <i>ЦИТ^S Rf rf</i>			<i>rf rf</i>	выбраковка
		фертильная			фертильная	стерильная

Линия с генотипом *ЦИТ^S Rf Rf* является по комплексу ядерных генов аналогом первоначальной линии *ЦИТ^N rfrf*, но обладает доминантными генами восстановления фертильности и плазмогенами мужской стерильности.

В настоящее время систему стерильных аналогов и аналогов восстановителей широко используют в селекции на гетерозис не только у кукурузы, но и сорго, лук, томат, подсолнечник и других культур.

Задачи

1. У кукурузы от скрещивания линии А, обладающей мужской стерильностью, с линией Б возникают гибриды со стерильными метелками. От скрещивания линии А с линией В возникают фертильные гибриды. От скрещивания линии В с линией Б получают только фертильные растения в первом и во втором гибридных поколениях. Определите генотипы этих линий.
2. От скрещивания линии А, обладающей мужской стерильностью, с линией Б получают гибриды первого поколения со стерильными метелками. От скрещивания линии А с линией В возникают фертильные гибриды. От скрещивания линии В с линией Б получают фертильные гибриды, выщепляющие в F₂ растения с мужской стерильностью. Определите генотип линий А, Б, В.
3. Растение кукурузы со стерильной метелкой было опылено пыльцой фертильного растения. В F₁ возникли фертильные растения, а в F₂ - 78 нормальных и 26 - со стерильными метелками. Определить генотип исходных растений, гибридов F₁ и F₂. Запишите схему скрещивания с использованием генетической символики.
4. Размножьте семена линии кукурузы с цитоплазматической стерильностью. Каким генотипом при этом должны обладать отцовские растения мужской линии, чтобы в F₁ вновь были получены семена, несущие в генотипе мужскую стерильность?
5. У селекционера в распоряжении имеются семена линии кукурузы с генотипом *ЦИТ^N rfrf*. Каким образом можно имеющуюся линию

переделать в стерильный аналог и в аналог восстановитель. Запишите схемы их получения. С каким генотипом необходимо при этом использовать семена?

6. У лука ЦМС обусловлена сочетанием плазмогенов $ЦИТ^S$ и рецессивных ядерных генов $msms$. В остальных случаях образуется фертильная пыльца. Растение лука с мужской стерильностью было опылено пылью фертильного растения. В F_1 возникли фертильные растения, а в F_2 - 124 нормальных и 39 – с стерильными соцветиями. Определить генотип исходных растений, гибридов F_1 и F_2 . Запишите схему скрещивания с использованием генетической символики.

7. У пшеницы ЦМС обусловлена сочетанием плазмогенов $ЦИТ^S$ и двумя парами комплементарных ядерных генов находящихся в рецессивном состоянии. При наличии в генотипе плазмогенов $ЦИТ^S$ и одного их доминантных комплементарных ядерных генов Rf_1 или Rf_2 растения будут полустерильными. Полностью фертильные растения должны иметь в генотипе $ЦИТ^N$ и оба доминантных ядерных гена Rf_1 -и Rf_2 . Стерильный аналог сорта Безостая 1 опылили пылью растений с генотипом $ЦИТ^N Rf_1 Rf_1 Rf_2 Rf_2$. Определите фенотип и генотип растений F_1 и F_2 .

Пояснения к решению задач

Для примера разберем решение задачи 2.

При скрещивании линии А, обладающей ЦМС, с линией Б получаются гибриды F_1 со стерильными метелками, т.е происходит закрепление ЦМС. Схему закрепления будет выглядеть так (см. выше):

PP	♀ $ЦИТ^S rfrf$	x	♂ $ЦИТ^N rfrf$
	линия А с ЦМС		фертильная линия Б
гаметы	♀ $ЦИТ^S rf$		♂ rf
F_1	$ЦИТ^S rf rf$		
	линия АВ с ЦМС		

Согласно данной схеме генотип линии А можно записать как $ЦИТ^S rfrf$, а линии Б - $ЦИТ^N rfrf$.

При скрещивании линии А, обладающей ЦМС, с линией В получаются фертильные гибриды F_1 , т.е. происходит восстановление фертильности. Схему скрещивания можно представить так (см. выше):

PP	♀ $ЦИТ^S rfrf$	x	♂ $ЦИТ^S RfRf$
	линия А с ЦМС		фертильная линия В
гаметы	♀ $ЦИТ^S rf$		♂ Rf
F_1	$ЦИТ^S Rf rf$		
	фертильная линия АВ		

Согласно этой схеме генотип линии В – $ЦИТ^S RfRf$.

Проверим принятые схемы гибридизации скрещиванием линии В и Б.

РР ♀ $ЦИТ^S RfRf$ х ♂ $ЦИТ^N rfrf$

линия В линия Б

гаметы ♀ $ЦИТ^S Rf$ ♂ rf

F₁ $ЦИТ^S Rf rf$

фертильная

РР ♀ $ЦИТ^S Rf rf$ х ♂ $ЦИТ^S Rf rf$

F₂ $\frac{1}{4} ЦИТ^S Rf Rf$ $\frac{1}{2} ЦИТ^S Rf rf$ $\frac{1}{4} ЦИТ^S rf rf$

фертильная фертильная стерильная

Результаты гибридизации линии В и Б согласуются с условиями задачи, соответственно генотип линий А, Б и В запишем следующим образом: А - $ЦИТ^S rfrf$, Б - $ЦИТ^N rfrf$, В - $ЦИТ^S RfRf$.

Тема V. МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Практическое занятие 11

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОД

Цель занятия. Ознакомиться с молекулярными основами наследственности.

Задание. Изучить строение нуклеиновых кислот, процессы репликации, транскрипции и трансляции. Освоить механизм реализации генетического кода.

Материалы для занятий. Схемы, рисунки, таблица генетических кодов. Типовые задачи.

Литература

1 – С. 174-192; **6** - С. 125-173; **10** - С. 37 -59; **11** – С. 66-100.

Пояснения к заданию. Хромосома представляет собой нуклеопротеидную структуру, состоящую из нуклеиновой кислоты и гистоновых белков. В качестве нуклеиновой кислоты в хромосомах подавляющего большинства организмов содержится ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота), которой и принадлежит ведущая роль в явлениях наследственности и изменчивости. Помимо ДНК в реализации генетической информации принимает участие РНК (рибонуклеиновая кислота). Количество ДНК в клетках каждого организма относительно постоянно, причем в половых клетках (гаметах) ее содержится в два раза меньше, чем в соматических, что соответствует поведению хромосом в мейозе и при оплодотворении. ДНК исключительно многообразна и вместе с тем обладает видовой специфичностью, способна самоудваиваться (реплицироваться) в процессе митотического цикла, благодаря чему в организме обеспечивается сохранение наследственной информации в онтогенезе. Изменение в строении молекулы ДНК обуславливает изменение соответствующего признака или свойства организма.

Строение и свойства дезоксирибонуклеиновой кислоты. ДНК — сложный биополимер, состоящий из более простых соединений (нуклеотидов). Каждый нуклеотид включает три компонента — *остаток фосфорной кислоты* (Ф), пентозный сахар *дезоксирибозу* (Д) и *азотистое основание* (А), представленное четырьмя типами: пурины — *аденин* или *гуанин* либо пиримидины — *тимин* или *цитозин*. Строение одного нуклеотида схематически можно представить следующим образом (рис. 24).

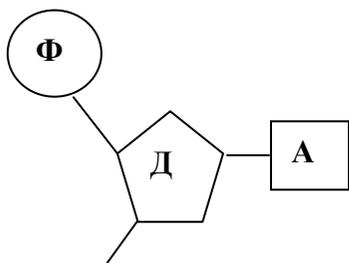


Рис. 24. Строение отдельного нуклеотида ДНК

Специфичность каждого нуклеотида в молекуле ДНК определяется наличием соответствующего азотистого основания, поэтому их принято обозначать начальными буквами азотистых оснований: А – аденин, Г - гуанин, Т - тимин, Ц - цитозин. Молекула ДНК состоит из двух цепочек нуклеотидов, соединенных комплементарно. Каждый нуклеотид одной цепочки соединяется водородными

связями строго закономерно: аденин с тимином, гуанин с цитозином, причем аденин и тимин соединяются двумя, а цитозин и гуанин - тремя водородными связями. Расстояние между нуклеотидами равняется $3,4 \text{ \AA}$ (1 \AA – ангстрем равен десятиллионной доли миллиметра или $0,34 \text{ нм}$ – нанометра). Так как длина пуриновых оснований равна 12 \AA , а пиримидиновых 8 \AA , то диаметр двойной цепи ДНК по всей длине составляет 20 \AA . Любая молекула ДНК имеет собственное нуклеотидное соотношение, подчиняющееся правилу эквивалентности Э. Чаргаффа. В каждой ДНК содержание тимина равно содержанию аденина ($A = T$), а содержание гуанина равно содержанию цитозина ($G + C$) и в зависимости от видовой принадлежности ДНК меняется лишь отношение ($A + T / G + C$). Например, в ДНК человека это отношение (асимметрия) составляет 1,52, у курицы 1,38, а у пшеницы 1,19. Эта величина получила название коэффициента видовой специфичности.

Пространственную модель молекулы ДНК установили в 1953 г. Д. Уотсон и Ф. Крик. Они установили, что молекула ДНК, состоит из двух комплементарных цепочек нуклеотидов, имеет вид правовинтовой спирали диаметром 20 \AA (2 нм). Азотистые основания ориентиро-

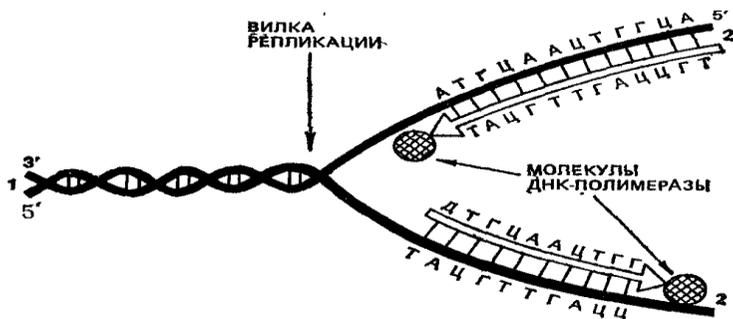


Рис. 25. Схема репликации молекулы ДНК
1 - исходная ДНК; 2 - дочерние ДНК

ваны к центру спирали, расстояние между нуклеотидами равно 3,4 Å. Молекулы ДНК состоят из нескольких тысяч нуклеотидов, последовательность которых уникальна.

Одним из важнейших свойств молекулы ДНК является ее способность к самовоспроизведению или **репликации**. Этот процесс происходит в период синтеза (S-период) интерфазы митотического цикла: на отдельных участках молекулы ДНК образуются так называемые вилки репликации, водородные связи между азотистыми основаниями разрываются, цепочки нуклеотидов разъединяются, и каждая из них становится матрицей, на которой происходит синтез дочерних нитей (рис. 25). На нитях-матрицах строятся две дочерние молекулы ДНК - точные копии исходной. Такой тип репликации получил название полуконсервативного. Процесс репликации осуществляется при участии ферментов, получивших название ДНК-полимеразы. Он всегда протекает в направлении от 5' атома углерода в молекуле сахара к атому 3'.

Строение и функции РНК. Рибонуклеиновая кислота – это сложный биологический полимер состоящий, как и ДНК из отдельных нуклеотидов. В строение ДНК и РНК имеются следующие принципиальные различия:

1. В качестве молекулы сахара в РНК представлена рибоза;
2. Вместо азотистого основания тимин включен другой пиримидин - урацил;
3. Молекулы РНК, как правило, имеют только одну нуклеотидную цепочку.

Оказывается, что эти незначительные различия имеют чрезвычайно важное значение в биологической роли, выполняемой РНК. Все имеющиеся в клетке РНК по своим функциям разделены на три типа: мРНК, тРНК и рРНК. Все типы РНК синтезируются на ДНК-матрицах при помощи фермента РНК-полимераза.

Матричная РНК (мРНК) считывает (транскрипция) наследственную информацию с участка ДНК (гена) в форме последовательности азотистых оснований и переносит (трансляция) ее в рибосомы, где происходит синтез белка. При этом мРНК служит матрицей, на которой согласно скопированной с ДНК последовательности нуклеотидов выстраивается определенная последовательность аминокислот. Можно сказать, что мРНК является «посредником» между ДНК ядра клетки заключена генетическая информация и рибосомами цитоплазмы, где генетическая информация реализуется в последовательность аминокислот (белок).

Транспортная РНК (т-РНК) переносит активированные аминокислоты к рибосомам.

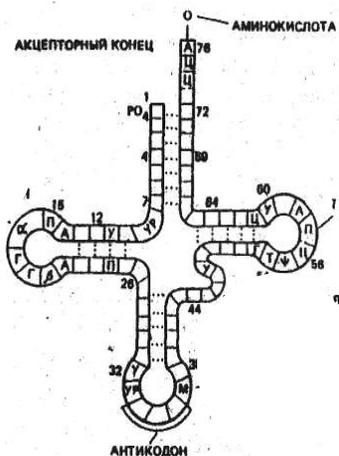


Рис. 26. Строение тРНК

кислоты к рибосомам и участвует в синтезе белка. Каждая аминокислота присоединяется только к определенной тРНК, т.е. для каждой аминокислоты существует свой тип тРНК. Вторичная структура у всех тРНК представлена в виде клеверного листа с тремя функционально важными участками (рис. 26). На конце одной из цепей находится *акцепторный участок* - триплет ЦЦА, к аденину которого под действием фермента аминоксил-тРНК-синтетазы присоединяется специфическая аминокислота. В одной из петель имеется

участок, определяющий специфичность тРНК, его способность прикрепляться к

определенной аминокислоте. В средней петле тРНК находится участок *антикодон* — триплет, состоящий из трех нуклеотидов, комплементарных определенному участку (кодону) мРНК. При помощи антикодона тРНК «узнает» соответствующий кодон в мРНК, т.е. определяет место, куда должна быть поставлена специфическая данной тРНК аминокислота в синтезируемой молекуле белка.

Рибосомальная РНК (рРНК) участвует в процессе синтеза белка, являясь инициатором первоначального связывания мРНК и рибосомы. В комплексе с белками рРНК создают структуру рибосом (служат как бы каркасом рибосом).

Генетический код. Известные формы живой материи содержат в качестве важнейшего компонента белки. Любой белок представляет собой только ему свойственную последовательность аминокислот, способную к локальным изменениям. Широко распространены 20 основных аминокислот (табл. 10). Генетическим кодом (кодом наследственности) называют процесс перевода последовательности нуклеотидов ДНК в последовательность аминокислот полипептидной цепи. Генетический код обладает рядом основных свойств.

1. Код триплетен. Местоположение каждой аминокислоты кодируется сочетанием трех (триплета) строго определенных нуклеотидов мРНК, образующих функциональную ячейку кода или *кодон*.

Таблица 10

Основные аминокислоты, встречающиеся в белках

Название	Сокращенное обозначение	Название	Сокращенное обозначение
1. Аланин	Ала	11. Лейцин	Лей
2. Аргинин	Арг	12. Лизин	Лиз
3. Аспарагин	Асн	13. Метионин	Мет
4. Аспарагиновая кислота	Асп	14. Глутаминовая кислота	Глут
5. Цистеин	Цис	15. Пролин	Про
6. Фенилаланин	Фен	16. Серин	Сер
7. Глутамин	Глу	17. Треонин	Тре
8. Глицин	Гли	18. Триптофан	Три
9. Гистидин	Гис	19. Тирозин	Тир
10. Изолейцин	Илей	20. Валин	Вал

2. Код универсален. Кодоны мРНК едины для строго определенной аминокислоты любого организм (от вируса до человека).

3. Код специфичен. Любой кодон определяет лишь только одну аминокислоту.

4. Код вырожден (избыточен). Одна аминокислота может кодироваться несколькими (от одного до шести) триплетами.

5. Код однопослужен и неперекрывающийся. При синтезе белка кодоны «считываются» только одном направлении подряд, триплет за триплетом.

6. Кодоны УАГ, УАА, УГА (стоп коды или нонсенс коды) не кодируют аминокислоты, а являются сигналом завершения синтеза полипептида. Кодоны ГУГ и АУГ если стоят в начале мРНК, являются инициаторами начала синтеза белка, если не стоят первыми, то обеспечивают включение специфической аминокислоты.

В 1962 г. Ниренберг и Очао разработали метод расшифровки генетического кода, а в 1965 г. уже был составлен кодовый словарь (таб. 11).

Код можно представить в виде сочетаний нуклеотидов либо РНК, либо ДНК. При синтезе полипептидной цепочки информация считывается непосредственно с матричной РНК (мРНК). По этой причине, а также в силу того, что код был раскрыт главным образом в экспериментах на этапе трансляции мРНК, принято представлять кодоны в виде триплетов нуклеотидов РНК. Однако следует иметь в виду, что та же информация в форме комплементарных триплетов заключена в цепи ДНК, которая служит матрицей для образования мРНК, но вместо остатков урацила фигурируют остатки тимина.

Последовательность кодонов образует ген, согласно которому в процессе синтеза белка выстраивается своеобразная последовательность аминокислот (полипептидная цепь) определяющая, в конечном счете, специфические признаки и свойства организма.

Таблица 11

Кодовый словарь (на основе кодонов мРНК)

Первая буква кодона (5')	Вторая буква кодона				Третья буква кодона (3')
	У	Ц	А	Г	
У	Фен	Сер	Тир	Цис	У
	Фен	Сер	Тир	Цис	Ц
	Лей	Сер	Терминац.	Терминац.	А
	Лей	Сер	Терминац.	Три	Г
Ц	Лей	Про	Гис	Арг	У
	Лей	Про	Гис	Арг	Ц
	Лей	Про	Гис	Арг	А
	Лей	Про	Гис	Арг	Г
А	Илей	Тре	Асн	Сер	У
	Илей	Тре	Асн	Сер	Ц
	Илей	Тре	Лиз	Арг	А
	Мет (иниц)	Тре	Лиз	Арг	Г
Г	Вал	Ала	Асп	Гли	У
	Вал	Ала	Асп	Гли	Ц
	Вал	Ала	Глу	Гли	А
	Вал (иниц)	Ала	Глу	Гли	Г

Синтез белка. Трансляция мРНК (синтез белка) осуществляется на рибосомах, где генетическая информация, записанная на мРНК в виде последовательности азотистых оснований реализуется в последовательности аминокислот полипептида. Это сложный процесс состоит из трех этапов.

1. **Активирование свободных аминокислот.** Имеющиеся в клетке свободные аминокислоты, в результате взаимодействия с АТФ (аденозинтрифосфорной кислотой) и ферментами *аминоцил-тРНК-синтеазы* становятся активными, т.е. способными присоединяться к тРНК и связываться в полипептидную цепь.

2. **Аминоацилирование тРНК.** Присоединение активизированных аминокислот к тРНК, при этом каждый аминокислотный остаток прикрепляется только к своему специфическому классу тРНК.

3. Полимеризация аминокислот. Этот этап связан с построением аминокислот в полипептидную цепь на матрице мРНК в порядке

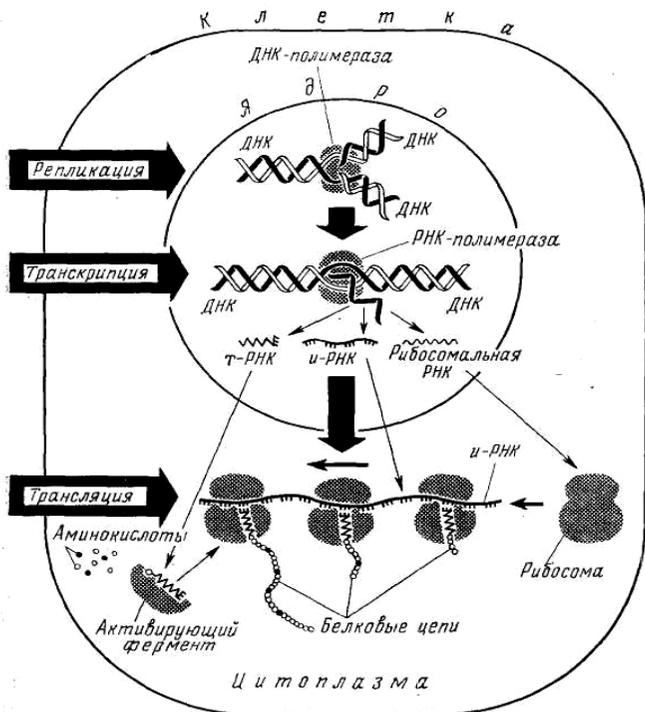


Рис. 27. Общая схема реализации генетического материала в клетке предопределенном чередованием нуклеотидов ДНК, на которой была синтезирована данная мРНК и состоит из трех стадий.

Инициация. К малой субъединице рибосомы прикрепляется одна молекула мРНК, к стартовым кодонам которой АУГ или ГУГ присоединяются специальные иницирующие тРНК. Взаимодействие стартовых кодонов мРНК, малой субъединицы рибосомы и иницирующей тРНК образует *комплекс инициации*, к которому присоединяется большая субъединица рибосомы.

Элонгация. мРНК передвигается в рибосоме на следующий кодон, который «распознает» только тРНК с соответствующим антикодоном. Противоположный участок распознанной тРНК с соответствующей аминокислотой прикрепляет ее к большой субъединице рибосомы. Далее мРНК передвигается в рибосоме на следующий кодон, который «распознает» уже другая тРНК, несущая свою аминокислоту.

Предшествующая аминокислота с помощью пептидной связи присоединяется к вновь доставленной аминокислоте и т.д.

Терминация. Процесс соединения аминокислот в полипептид происходит до тех пор, пока в рибосому не поступит один из трех терминирующих кодонов (нонсенс-кодов УАА, УАГ или УГА). Нонсенс коды не распознаются антикодами тРНК, что приводит к блокированию элонгации полипептидной цепи. Сформировавшаяся последовательность аминокислот, линейный полипептид (первичная структура) отделяется от рибосомы, после чего приобретает свойственную данному белку биологически активную конфигурацию (вторичную, третичную или четвертичную структуру), т.е происходит **процессинг**.

Общую схему реализации генетического материала в клетке можно представить как совокупность последовательно идущих процессов: репликации ДНК, транскрипции или синтеза РНК и трансляции мРНК или собственно синтеза белка (рис. 27).

Вопросы для самоконтроля

1. Схема строения отдельного нуклеотида ДНК.
2. Какие азотистые основания относятся к пуринам, а какие к пиримидинам?
3. Какие ученые расшифровали структуру ДНК, и в каком году?
4. В чем заключается видовая специфичность молекул ДНК?
5. Какими биологическими свойствами обладает молекула ДНК, как вещество наследственности?
6. Между какими азотистыми основаниями способны образовываться водородные связи? Возможны ли другие сочетания и почему?
7. В чем заключается молекулярный механизм мутирования предложенный Дж. Уотсоном и Ф. Криком.
8. В какой период митотического цикла происходит репликация молекулы ДНК?
9. Какой тип репликации характерен ДНК и его принцип?
10. Почему генетический код образуется сочетанием именно трех нуклеотидов?
11. Перечислите основные свойства генетического кода.
12. Какое свойство генетического кода является теоретической основой генной инженерии. Почему?
13. Какое свойство генетического кода снижает количество мутационных изменений на генном уровне?
14. Объясните сущность процесса сплайсинга.
15. В чем сходство и различие трансформации и трансдукции?

Задачи

1. Начальный участок полипептидной цепи бактерии *E. coli* состоит из 9-ти аминокислот, расположенных в следующем порядке: метионин - глицин - аргинин - тирозин - глутамин - серин - лейцин - фенилаланин - глицин. Какова последовательность нуклеотидов на участке ДНК, кодирующей полипептидную цепь?
2. Участок гена, кодирующего белок, состоит из последовательно расположенных нуклеотидов ТАЦ ААЦ ТАТ-ГАЦ-АЦЦ-ГАА-ААА ГАЦ ТАТ ЦАЦ ГАТ АЦЦ ААЦ ГАА АТТ. Определите состав и последовательность аминокислот в полипептидной цепи, закодированной в этом участке гена. Выделите основные этапы реализации генетической информации.
3. В результате мутации на участке гена, содержащем 6 триплетов: ААЦ-ТАТ-ГАЦ-АЦЦ-ГАА-ААА, произошло замещение в третьем триплете: вместо гуанина обнаружен цитозин. Напишите состав аминокислот в полипептиде до мутации и после нее.
4. Фрагмент одной из цепей ДНК имеет следующую последовательность нуклеотидов: АААГАТЦАЦАТАТТТЦТПТАЦТА. Напишите строение молекулы м-РНК, образующейся в процессе транскрипции на этом участке молекулы ДНК.
5. Полипептид состоит из 14-ти аминокислот, расположенных в следующей последовательности: глутамин - глицин - аспарагиновая кислота - пролин - тирозин - валин - пролин - валин - гистидин - фенилаланин - аспарагин - аланин - серин - валин. Определите структуру участка и-РНК, кодирующего данный полипептид.
6. Какие изменения произойдут в строении белка, если в фрагменте молекулы мРНК, имеющем состав АУА ГУЦ АУГ УУА ЦУГ, произойдет замена нуклеотида в положении 11 на аденин?
7. Образовавшийся участок молекулы мРНК имеет следующий состав кодонов: ГЦГ-АЦА-УУУ-УЦГ-ЦГУ-АГУ-АГА-АУУ. Определите, какие кодоны ДНК будут кодировать эту и-РНК и в какой последовательности они будут располагаться.
8. Фрагмент цепи мРНК состоит из последовательно расположенных кодонов: ГУГУУГУУЦУГТУУУАУААУЦУГАУАА. Какие аминокислоты должны принести тРНК к месту синтеза белка, закодированного в этом участке мРНК, и какие антикодоны должны иметь тРНК?
9. Напишите первичную структуру белка, который строится на молекуле мРНК, имеющей следующий состав нуклеотидов: АУГ ГУУ ЦУЦ УАУ АУА ГУГ УУА УАА. Изменится ли аминокислотный состав, если в результате мутации во втором кодоне урацил заменится на аденин, а в

седьмом аденин на гуанин? Произойдет ли синтез нужного белка, если четвертом кодоне последний урацил заменится аденином?

10. Фрагмент молекулы белка состоит из следующих 8 аминокислот: валин - лейцин - серин - тирозин - пролин - аланин - аспарагин - валин. Сколько типов тРНК могли быть использованы клеткой для синтеза этого белка и почему?

Тема VI. ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Генетика изучает одно из важнейших проявлений жизни - *изменчивость*, которая выражается в различиях между особями по признакам (размеры, форма, окраска и т.д.) и свойствам. Изменчивость выражается в двух формах наследственной и ненаследственной. К *наследственной* (генотипической) изменчивости относятся такие изменения организма, которые определяются генотипом и сохраняются как в ряду поколений, так и при смене условий среды. К *ненаследственной* (модификационной) относятся такие изменения организма, которые связаны с его реакцией на изменения внешних условий и не наследуются при половом размножении и смене условий среды.

Наследственная изменчивость делится на *комбинационную* (гибридную), когда новообразования возникают в результате сочетания и взаимодействия генов родительских форм и *мутационную* при которой новообразования являются следствием структурных преобразований генов и хромосом, а так же изменением числа хромосом.

Лабораторно-практическое занятие 12

МОДИФИКАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Цель занятия. Изучить особенности модификационной изменчивости.

Задание. Освоить биометрию. Провести анализ изменчивости количественных признаков.

Материалы для занятий. Сноповой материал растений пшеницы, ячменя, початки кукурузы. Типовые задачи.

Литература

1 – С. 193-206; 2. – С. 124-130; 6 - С. 175-181.

Пояснения к заданию. Модификационная (фенотипическая) изменчивость возникает под влиянием условий внешней среды как следствие приспособительной (адаптивной) реакции генотипа на изменяющиеся условия произрастания. Модификационная изменчивость имеет ряд особенностей, она носит массовый характер: одно и то же воздействие вызывает одинаковую изменчивость у всех особей сходного генотипа. Например, все растения одного сорта генотипа под влиянием хорошего минерального питания будут иметь мощно развитые листья с темно-зеленой окраской или интенсивное кущение в разреженных посевах. Следующей особенностью такой изменчивости является ее адаптивный (приспособительный) характер. Так в условиях низкой влагообеспечен-

ности у растений уменьшаются листья, сокращается число устьиц и т.д. что обуславливает их лучшую приспособительность к засухе.

Характер модификационной изменчивости определяется и самим признаком. Наименее изменчивыми являются качественные (менделирующие) признаки – например, окраска семян или венчика цветка гороха, окраска колоса или наличие остей у пшеницы и др. Наоборот количественные признаки - высота растений, кустистость, количество зерен в колосе, длина колоса, размеры листьев и т.д. наиболее сильно подвержены влиянию условий среды, а соответственно регулированию агротехническими мероприятиями. Большинство хозяйственно ценных признаков относится к категории количественных и поэтому изучение их изменчивости имеет большое значение. Для установления характера модификационной изменчивости количественных признаков используют *биометрию* – статистический метод позволяющий охарактеризовать изучаемый признак. Основными этапами проведения статистического анализа является построение вариационного ряда и вычисление его основных показателей.

Для изучения модификационной изменчивости признака выборочная совокупность n должна составлять 25-100 растений. Для удобства расчетов строят вариационный ряд, в котором указывают значения варьирующего признака (*варианты*) в возрастающем или убывающем порядке, а также указывают их частоту. Например, у каждого из 100 растений изучаемого сорта озимой пшеницы Боровичская по признаку число колосков в колосе получены следующие данные (варианты – x).

20, 18, 17, 22, 19, 19, 20, 21, 20, 21, 18, 19, 17, 22, 21, 18, 18, 20, 19, 21, 19, 20, 18, 21, 20, 19, 19, 17, 20, 22, 18, 21, 19, 18, 21, 20, 18, 19, 18, 20, 21, 21, 18, 19, 21, 18, 20, 22, 17, 19, 20, 19, 18, 21, 20, 20, 19, 17, 22, 19, 20, 18, 19, 19, 20, 20, 17, 19, 21, 20, 19, 20, 18, 22, 20, 19, 19, 20, 20, 20, 17, 19, 18, 21,



Рис. 28. Вариационная кривая по признаку число колосков в колосе пшеницы

Построение вариационного ряда. Полученные варианты располагают в порядке их возрастания (или убывания). Так, в вышеприведенном примере число колосков в колосе варьирует от 17 до 22, и в возрастающем порядке их можно записать таким образом (см. табл. 12). Числа, указывающие, сколько раз повторяется каждое значение признака у данного вариационного ряда, называется *частотой* и обозначается буквой *f*. Графически изображается вариационный ряд в виде вариационной кривой (рис. 28). При анализе рис. 28, можно заметить наиболее высокую частоту вариантов со средним выражением признака – 19-20 колосков в колосе (большинство особей среднего типа). Такая закономерность в целом характерна для модификационной изменчивости.

Составив вариационный ряд, можно получить количественную характеристику изучаемого признака. Для этого необходимо вычислить следующие статистические показатели: среднюю арифметическую, стандартное отклонение (или среднее квадратное отклонение), ошибку средней арифметической и коэффициент вариации, или изменчивости.

Вычисление средней арифметической. Средняя арифметическая характеризует величину признака всей совокупности изучаемых растений и обозначается \bar{x} . Вычисляют среднюю арифметическую вариационного ряда по формуле.

$$\bar{x} = \frac{\sum f * x}{n}$$

где \bar{X} - средняя арифметическая; *f* - частота встречаемости варианты; *X* - варианта; \sum - знак суммы; *n* - сумма частот, т. е. общий объем выборки.

Для подсчетов следует воспользоваться таблицей (табл. 12). В рассмотренном примере среднее арифметическое значение равно 19,4 колоска. Близкая к этому значению величина наиболее характерна для данной выборки растений.

Таблица 12

Вычисление среднего арифметического значения
(по признаку число колосков в колосе)

Варианты <i>X</i> (число колосков в колосе)	Частоты <i>f</i> (число колосьев)	<i>Xf</i>	<i>X - x</i>	$(X - x)^2$	$(X - x)^2 f$
17	8	136	-2,4	5,76	46,08
18	17	306	-1,4	1,96	33,32
19	26	494	-0,4	0,16	4,16
20	28	560	0,5	0,36	10,08
21	14	294	1,6	2,56	35,84
22	7	154	2,6	6,76	47,32
	$n = \sum Xf = 100$	1944	-	-	176,80

$$\bar{x} = \frac{\sum f^* x}{n} = \frac{1944}{100} = 19,44; \quad \bar{X} = 19,4 \text{ колоска в колосе}$$

Вычисление стандартного отклонения. Среднее арифметическое не отражает степени изменчивости признака у данной группы особей, сорта и т. д. Для характеристики изменчивости используют стандартное (среднее квадратическое) отклонение. Оно обозначается буквой σ ; и выражается в тех же единицах, что и среднее арифметическое значение. Стандартное отклонение вычисляют по формуле

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum (X - \bar{x})^2 f}{(n - 1)}}$$

Соответственно в нашем примере

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\sum (X - \bar{x})^2 f}{(n - 1)}} = \sqrt{\frac{176,8}{99}} = \pm \sqrt{1,787} = 1,34 \text{ колоска}$$

Стандартное отклонение называют ошибкой отдельного варианта, так как, зная значения \bar{x} и σ для данного вариационного ряда, можно определить, относится ли данная особь к этому ряду. Она может относиться к данному ряду, если ее отклонение от средней арифметической не превышает 3σ . В рассматриваемом примере $\bar{x} = 19,4$, $\sigma = 1,34$, наибольшее значение варианты равно 22, наименьшее 17. Отклонение составит: $22 - 19,4 = +2,6$; $17 - 19,4 = -2,4$.

Так как отклонения наибольшего и наименьшего вариантов от средней арифметической не превышают 3σ , т. е. $\pm 4,02$, то все особи относятся к данному вариационному ряду. Пределы модификационной изменчивости определяются как $\pm 3\sigma$.

Вычисление коэффициента вариации. Для сравнения изменчивости разных признаков у особей одной выборки (например, у растений одного сорта) или изменчивости одного и того же признака у разных сортов, а также, чтобы иметь возможность судить о степени выравниваемости изучаемого материала, вычисляют коэффициент вариации C_v . Коэффициент вариации вычисляют по формуле $C_v = (\sigma / \bar{x}) \times 100$ и выражают в %. В нашем примере $C_v = (1,34 / 19,4) \times 100 = 6,9 \%$.

Чтобы сравнить размах изменчивости различных признаков у растений одного и того же сорта, следует вычислить стандартное отклонение σ и коэффициент вариации C_v для этих признаков (таб. 13).

Анализ основных показателей вариационного ряда для трех количественных признаков растений пшеницы: число колосков в главном колосе, число зерен в главном колосе и масса зерна с одного растения (таб. 13) позволяет сделать следующий вывод.

Таблица 13

Результаты статистической оценки модификационной изменчивости элементов структуры урожая пшеницы

Изучаемый признак	\bar{x}	σ	C_v
Число колосков в главном колосе	19,4	1,34	6,9
Число зерен в главном колосе	41,0	8,0	19,5
Масса зерна с одного растения	3,2	1,4	43,8

Меньше всего варьирует число колосков в главном колосе ($C_v = 6,9\%$). Наиболее изменчивый признак - масса зерна с одного растения ($C_v = 43,8\%$). Следовательно, число колосков в колосе мало изменяется под воздействием внешних условий; масса же зерна с растения и число семян в главном колосе в большей степени зависят от условий произрастания и подвержены сильной изменчивости.

Задачи

1. При анализе выборочной совокупности объемом 100 растений кукурузы сорта Одесская по трем важнейшим элементам продуктивности были получены вариационные ряды:

а) по признаку – число рядов зерен в початке

варианты x - 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17 частоты f - 2, 10, 11, 48, 13, 12, 4

б) по признаку – длина початка

варианты x - 9-10 10,1-11 11,1-12 12,1-13 13,1-14 14,1-15 15,1-16
частоты f - 3 8 16 36 28 6 3

в) по признаку – число зерен в початке

варианты x - 440-450 451-460 461-470 471-480 481-490 491-500 501-510
частоты f - 1 5 9 26 34 22 3

Постройте вариационную кривую и вычислите основные показатели вариационных рядов. Сделайте выводы.

2. У озимой пшеницы сорта Мироновская 808 длина главного колоса колеблется от 5 до 12 см. При анализе выборочной совокупности равной 100 растениям был составлен следующий вариационный ряд по признаку длины колоса:

варианты x - 5-6 6,1-7,0 7,1-8,0 8,1-9,0 9,1-10,0 10,1-11,0 11,1-12
частоты f - 3 8 22 34 26 6 1

Вычислите основные показатели вариационного ряда.

3. У гороха число междоузлий до первого боба у ранних сортов изменяется от 6 до 10. На основе анализа выборочной совокупности по данному признаку был составлен следующий вариационный ряд:

варианты x - 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11 частоты f - 2, 17, 19, 25, 21, 11, 6

Сделайте заключение о соответствии растений с 5-ю и 11-ю междоузлиями данному вариационному ряду.

Практическое занятие 13

МУТАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Цель занятия. Изучить основные положения мутационной изменчивости.

Задание. Классификация и методы получения мутаций. Построить гомологичные ряды наследственной изменчивости.

Материалы для занятий. Схемы, рисунки.

Литература

1 – С. 206-226; 2. – С. 89-98; 6 - С. 185-216; 11 – С. 236-258.

Одной из форм наследственной изменчивости является *мутационная изменчивость* возникающая в результате структурных преобразований отдельных генов, хромосом и геномов. **Мутациями** называются наследственные изменения признака, органа или свойства, обусловленные изменениями в строении хромосом или генов. Растения или животные, у которых произошли мутации, называются мутантами, процесс возникновения мутаций мутагенезом. Он бывает спонтанный, когда мутации возникают в природе без вмешательства человека, и индуцированный, когда мутационные изменения вызывают искусственно, воздействуя на организм специальными факторами - мутагенами.

Термин «мутация» был предложен в 1901 г. де Фризом, который впервые установил основные закономерности мутационной изменчивости, которые сводятся к следующему:

1. Мутации возникают внезапно как дискретные изменения признаков, передающиеся потомству;
2. Мутации в отличие от модификаций не образуют непрерывных рядов, не группируются вокруг среднего типа;
3. Мутации носят случайный разнонаправленный характер, могут быть полезными или вредными, рецессивными или доминантными.

Фенотипически все мутационные изменения могут проявляться в следующих формах.

Морфологические мутации изменяют внешнее проявление признаков, формирование органов, рост и развитие организмов, очень часто проявляются в виде различных уродств.

Физиологические мутации обуславливают понижение или повышение продуктивности и жизнеспособности особей их устойчивость или восприимчивость к болезням, к неблагоприятным факторам внешней среды (засухе, морозу).

Биохимические мутации обуславливают нарушение и изменение

синтеза веществ необходимых для нормальной жизнедеятельности. У растений наиболее распространенными являются хлорофильные мутации, когда из-за нарушения синтеза хлорофилла растения приобретают желтую окраску и погибают на ранних этапах онтогенеза.

Существует несколько принципов классификации мутаций, основной из которых является классификация по характеру изменения генетических структур (генома). Общую схему классификации мутаций по данному принципу можно представить следующим образом.



Характер мутационной изменчивости у растений определенного вида подчиняется **закону гомологических рядов в наследственной изменчивости** Н. И. Вавилова который был им сформулирован в 1920 году на основе изучения наследственных вариаций в пределах близких видов, родов и даже семейств. Закон гомологических рядов включает следующие положения.

1. Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и виды, тем полнее сходство в рядах их изменчивости.

2. Целые семейства растений, в общем, характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство (Н. И. Вавилов, 1935).

У растений семейства Мятликовых наблюдается четко выраженная гомологичность изменчивости различных признаков и свойств (таб. 14).

Таблица 14

Гомологичные ряды наследственной изменчивости признаков видов в семействе мятликовых

Признаки и свойства	рожь	пшеница	Ячмень	Овес	Просо	Сорго	Кукуруза	Рис	Пырей
остистость соцветий									
остистое	+	+	+	+	-	+	-	+	+
безостое	+	+	+	+	+	+	+	+	+
фуркатное	+	+	+	-	-	-	-	-	-
окраска зерна									
белая	+	+	+	+	+	+	+	+	-
красная	+	+	+	-	-	+	+	+	+
черная	+	+	+	-	-	+	+	+	-
антоциановая	+	+	+	-	-	-	+	+	+
форма зерна									
округлая	+	+	+	+	+	+	+	+	-
удлиненная	+	+	+	+	+	+	+	+	+
консистенция зерна									
стекловидная	+	+	+	+	+	+	+	+	+
мучнистая	+	+	+	+	+	+	+	+	+
восковидная	-	+	+	-	+	+	+	+	-
образ жизни									
озимый	+	+	+	+	-	-	-	+	-
яровой	+	+	+	+	+	+	+	+	-
холодостойкость									
низкая	+	+	+	+	+	+	+	+	-
высокая	+	+	+	+	+	-	+	+	+

Примечание: знаком «+» отмечены рода, у которых обнаружены формы с данными признаками или свойствами. Знаком «-» у которых таких форм пока не обнаружено.

Значительная часть мутационных изменений составляют генные мутации. **Генными (точковыми) мутациями** называются изменения структуры молекулы ДНК на участке определенного гена, кодирующего синтез соответствующей белковой молекулы. Генные мутации можно разделить на два больших класса. К первому относятся те из них, кото-

рые связаны с *заменой азотистых оснований*, например аденин заменяется гуанином или тиминном. Мутации второго класса обусловлены *сдвигом рамки считывания* и включают в себя вставки или потери одной или нескольких нуклеотидных пар.

Хромосомные мутации (абберации) – это изменения структуры хромосом в результате разрывов и различных перестроек. В зависимости от характера происходящих изменений абберации делят на делеции, инверсии, дупликации и транслокации (рис. 29).

Характер хромосомных аббераций зависит от состояния хромосомы в момент воздействия мутагенного фактора. Если хромосома находится в состоянии одиночной нити (периоды G_1 интерфазы, анафаза и телофаза митоза), то в период S интерфазы она удваивается и абберация сохраняется в обеих хроматидах, т. е. возникают хромосомные абберации. Если мутаген действует на хромосому, находящуюся в стадии двойной нити (периоды S и G_2 интерфазы, профазы и метафазы митоза), абберация может произойти в каждой нити отдельно. В этом

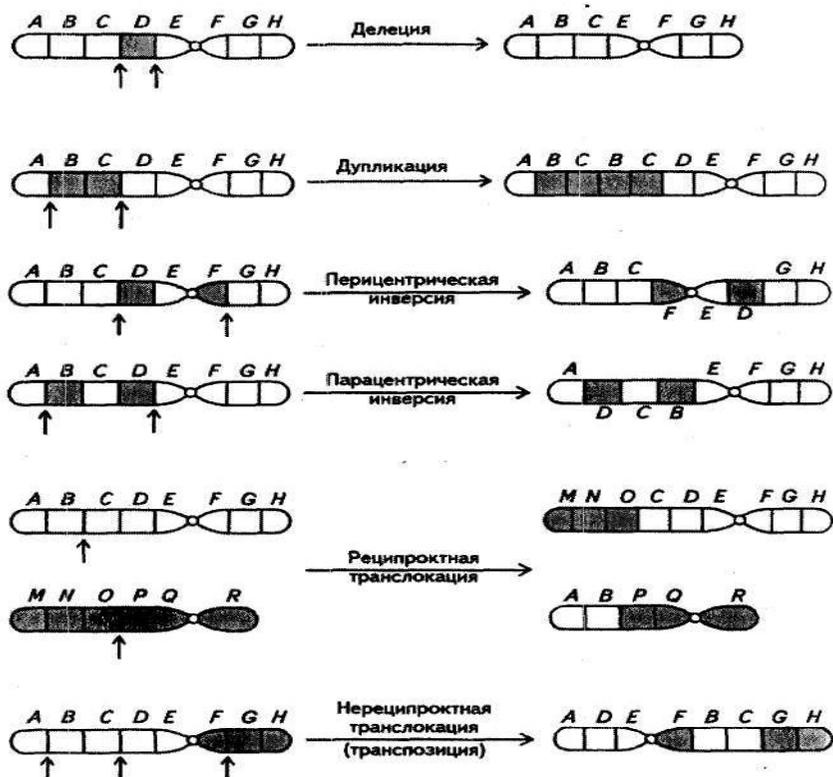


Рис. 29. Хромосомные абберации

случае возникают так называемые хроматидные аберрации.

Делеция - выпадение участка хромосомы, содержащего один или несколько генов. При утере хромосомой концевой участка возникает концевая или терминальная делеция - *дефшенси*, при утере внутреннего участка - интерстициальная делеция.

Инверсия возникает в результате разрыва хромосомы в двух местах одновременно с сохранением внутреннего участка, который воссоединяется с поворотом на 180°. Инверсия может быть парацентрической, если оба разрыва происходят в одном плече хромосомы, или перичентрической, если разрыв происходит по обе стороны от центромеры с включением ее в инвертированный участок.

Дупликация – двукратное или многократное повторение одного и того же участка хромосомы, содержащего одни и те же гены. При дупликациях создаются дополнительные участки генетического материала, в связи с чем играют значительную роль в эволюции.

Транслокация представляет собой реципрокный (взаимный) обмен участками между негомологичными хромосомами. Они относятся к межхромосомным аберрациям, так как структурные изменения происходят одновременно в двух или более негомологичных хромосомах. Транслокации способствуют изменению групп сцепления генов.

Транспозиции представляют собой не реципрокное перемещение небольших участков ДНК как в пределах одной хромосомы так и между разными хромосомами. Транспозиции бывают двух типов: *транспозоны* «прыгающие гены» когда происходит перемещение генетического материала кодирующего не только возможность перемещения, но и определенные фенотипические признаки и *инсерции* относительно короткие последовательности ДНК, кодирующие только возможность транспозиции.

Таблица 15

Некоторые методы получения мутаций у растений

Культура	Методы обработки
Кукуруза	семена в марлевых мешочках выдерживают в 0,05% растворе этиленimina в течение 24 ч, промывают в чистой воде и сразу же высевают в поле
Картофель	клубни обрабатывают нитрозометилмочевинной в концентрации 0,006-0,012 % или диметилсульфатом (0,05-0,25 %) в течение 24 часов
Горох	семена в марлевых мешочках выдерживают 11-12 часов в растворе мутагенов (этиленимин, диэтилсульфат) концентрацией от 0,01 до 0,3 %, промывают в чистой воде и высевают в поле
Ячмень	семена в марлевых мешочках замачивают в нитрозометилмочевине (0,01 %) в течение 18 часов, затем подсушивают и высевают в поле
Томаты	семена в марлевых мешочках замачивают в нитрозометилмочевине (0,025 или 0,05 %) в течение 18 часов, затем подсушивают и высевают в теплице

В настоящее время генные и хромосомные мутации широко используются в селекционной практике. Для индуцирования мутаций применяют как физические (источники ионизирующих излучений) так и химические методы. Методика получения мутаций у некоторых растений с помощью химических соединений дана в таблице 15.

Вопросы для самоконтроля

1. Что такое модификационная изменчивость? Подаются ли модификации изменения регулированию агрономическими приемами?
2. Какие используют метод для изучения характера модификационной изменчивости?
3. Почему при модификационной изменчивости большинство особей выборки имеет среднее выражение признака?
4. Что такое спонтанный и индуцированный мутагенез, и какие у них закономерности?
5. Какие существуют принципы классификации мутаций?
6. На какие типы подразделяют мутации по характеру изменения наследственных структур?
7. В чем сущность закона гомологических рядов наследственной изменчивости? Как он используется в селекционной практике.
8. Объясните что такое мутации типа нонсенс, миссенс и сайменс. Почему не все нарушения кодонов проявляются в виде мутаций?
9. В молекуле ДНК на участке гена, детерминирующего белок глобин гемоглобина А, наблюдается следующее чередование нуклеотидов: 5' Г-Г-А-Г-Т-Т-Г-Т-Т-Т-Т. Пятый с конца 5' нуклеотид тимин был заменен на аденин, в результате чего произошла мутация и гемоглобин А изменился на гемоглобин S. Выпишите последовательность нуклеотидов м-РНК и аминокислот белка до мутации и после нее. Укажите, какая аминокислота изменилась в результате точковой мутации.
10. На участке полипептидной цепи белковой молекулы чередование аминокислот 5' аланин-цистеин-гистидин-лейцин-метионин-тирозин. В результате точковой мутации 11-й нуклеотид аденин оказался замененным на цитозин, а в 12-м нуклеотиде тимин – на цитозин. Укажите последовательность аминокислот после мутации.
11. Объясните термины делеция, дупликация, инверсия, транслокация и транспозиции. Какими методами преимущественно вызываются хромосомные мутации?
12. Каким образом транспозиции могут быть использованы в практических целях?

Тема VII. ГЕНОМНЫЕ МУТАЦИИ

Согласно одному из наиболее распространенных принципов классификации мутаций, основанного на характере изменения генетических структур (генома) мутации связанные с изменением числа хромосом относятся к разряду **геномных**. В широком смысле все изменения числа хромосом организма, т.е. геномные мутации можно назвать **гетероплоидией**. Гетероплоиды в свою очередь принято разделять на **эуплоиды** (гаплоиды и истинные полиплоиды – особи с гаплоидным или кратно увеличенным набором хромосом) и **анеуплоиды** (особи у которых число хромосом изменилось некратно гаплоидному).

Практическое занятие 14

ПОЛИПЛОИДИЯ

Цель занятия. Ознакомится с основными положениями полиплоидии

Задание. Освоить принципы классификации и методы получения полиплоидов. Изучить особенности мейоза и схемы получения авто и аллополиплоидов. Дать их сравнительную характеристику

Материалы для занятий. Схемы, рисунки, сноповой материал пшеницы, диплоидной и тетраплоидной ржи, тритикале

Литература

1 – С. 226-240; **2.** – С. 98-109; **6** - С. 228-256; **11** – С. 267-297.

Пояснения к заданию. *Полиплоидия* (эуплоидия) это геномная мутация, обусловленная кратным изменением числа хромосом в ядре определенного организма. Полиплоидия - явление, широко распространенное в природе, более половины видов высших растений полиплоиды. Многие виды покрытосеменных растений в пределах одного рода образуют **полиплоидный ряд** (табл. 16), состоящий из видов одного рода, у которых число хромосом увеличивается кратно гаплоидному (основному). Например, полиплоидный ряд пшеницы (род *Triticum*) содержит серию видов, четко различимых по числу хромосом: **диплоидные** виды ($2n$ 14) - *T. monococcum*, *T. beolicum*, *T. urartu*, *T. sinskjae*; **тетраплоидные** ($2n$ -28) - *T. dicoccum*, *T. durum*, *T. turgidum*, *T. polonicum*, *T. timopheevi*; **гексаплоидные** ($2n$ - 42) - *T. aestivum*, *T. compactum*, *T. spelta*; **октоплоидные** ($2n$ – 56) *T. fungicidum*.

Наименьшее гаплоидное число хромосом в пределах полиплоидного ряда определенного рода называется его **основным числом** и обо-

значается буквой X. Совокупность хромосом с локализованными в них генами, заключенных в гаплоидном наборе называется **геномом**.

Полиплоиды принято разделять:

1. **по сбалансированности геномов** на *ортоплоиды* – у которых четное (сбалансированное) число геномов (тетраплоиды, гексаплоиды, октоплоиды и т.д.) и *анортоплоиды* у которых нечетное (несбалансированное) число геномов (гаплоиды, триплоиды, пентаплоиды и т.д.).

2. **по происхождению** на *автополиплоиды* полученные полиплоидизацией набора хромосом (генома) одного вида и *аллополиплоиды* образованные объединением и полиплоидизацией наборов хромосом разных видов.

3. **по количеству одинаковых геномов** (уровню пloidности) у эуплоидов выделяют *триплоиды* ($2n = 3X$), *тетраплоиды* ($2n = 4X$), *пентаплоиды* ($2n = 5X$), *гексаплоиды* ($2n = 6X$), *гектаплоиды* ($2n = 7X$), *октоплоиды* ($2n = 8X$) и т.д.

Таблица 16

Основное число хромосом и полиплоидный ряды некоторых родов растений

Род	Основное число X	Полиплоидный ряд							
		2n	3n	4n	5n	6n	8n	10n	12n
Пшеница	7	14		28		42	56		
Рожь	7	14		28					
Ячмень	7	14		28		42			
Овес	7	14		28		42			
Кострец	7	14		28		42	56	70	
Картофель	6	12		24		36	48	60	72
Роза	7	14	21	28	35	42	56		
Свекла	9	18	36	54					
Шавель	10	20		40		60	80	100	120
Слива	8	16		32		48			
Земляника	7	14		28		42	56		
Хлопчатник	13	26		52					

Автополиплоидами называются растения, полученные искусственно или спонтанно возникшие в природе в результате кратного увеличения числа хромосом в клетках растений *одного* вида. В зависимости от числа одинаковых геномов их называют триплоидами (3X), тетраплоидами (4X) или октоплоидами (8X).

Автополиплоидия обуславливает изменение признаков и свойств, присущих исходным диплоидным особям. В результате увеличения

числа хромосом в первую очередь увеличиваются размеры клеток и ядер, а также число органоидов цитоплазмы - пластид, митохондрий и др. У растений при оптимальном уровне плоидности увеличиваются размеры листьев, длина и толщина стебля. Чашелистики, лепестки венчика, пыльцевые зерна, плоды и семена у автополиплоидов бывают крупнее, чем у исходных диплоидных растений (рис. 30). Однако для каждого рода или семейства существует свой оптимальный уровень плоидности, для видов ячменя - диплоидный, свеклы – триплоидный пшеницы – гексаплоидный, многих кормовых злаков (овсяница, коострец) – октаплоидный.



Рис. 30. Диплоидная (А) и тетраплоидная (В) гречиха
1 – растения; 2 – плоды; 3 – хромосомы.

профазы I, *триваленты* - ассоциация трех, *тетраваленты* - четырех гомологичных хромосом. В результате такого нарушения конъюгации образуются микроспоры с числом хромосом, некратным гаплоидному.

Так, например, тетраплоидные растения сахарной свеклы ($4n = 36$) могут образовать микроспоры, содержащие от 13 до 23 хромосом. В спорах, содержащих несбалансированное число хромосом, нарушается гаметогенез, образуются стерильные пыльцевые зерна и зародышевые мешки. Таким образом, одним из существенных недостатков, искусственно получаемых автополиплоидов является пониженная семенная продуктивность - *череззерница*. При нормальной конъюгации хромосом и образовании бивалентов наследование признаков у полиплоидов протекает значительно сложнее, чем у обычных диплоидов (например наследование высоты растений у диплоидов и тетраплоидов гречихи). У диплоидов ген *D* обуславливает высокорослый тип с неограниченным

Особенности мейоза и наследования признаков у автополиплоидов.

У диплоидного организма в профазе I мейоза происходит нормальная конъюгация гомологичных хромосом и образование бивалентов. У тетраплоида в материнской клетке содержится четыре гомологичных хромосомы, что приводит к нарушениям процесса конъюгации и образованию наряду с бивалентами унивалентов, тривалентов и тетравалентов. *Унивалентами* называются оди-

ростом, а его рецессивный аллель d - детерминантный (карликовый) тип растения с ограниченным ростом. При скрещивании диплоидных гомозиготных растений $dd \times DD$ в F_1 все растения имеют неограниченный тип роста (высокорослые), в F_2 наблюдается расщепление **3 : 1**. При скрещивании тетраплоидных растений, имеющих генотипы $DDDD$ и $dddd$ без нарушений в мейозе, все растения первого поколения будут высокорослыми и их генотип будет $DDdd$.

У тетраплоидных растений F_1 в мейозе образуются диплоидные макро- и микроспоры на основе случайного равновероятного парного расхождения четырех гомологичных хромосом в анафазе I. Эти споры в процессе гаметогенеза могут образовывать три типа гамет в следующем соотношении $1 DD : 4Dd : 1dd$.

PP ♀ (высокорослые) **DDDD** X ♂ **dddd** (карликовые)
 гаметы ♀ **DD** и ♂ **dd**
 F_1 **DDdd** (высокорослые)
 гаметы $DD Dd Dd Dd dd$

При самоопылении растений F_1 с учетом возможности равновероятного слияния данных гамет в процессе оплодотворения у тетраплоидных растений F_2 могут образовываться следующие генотипы в соотношении: $1DDDD : 8DDDd : 18DDdd : 8Dddd : 1dddd$ (табл. 17).

При полном доминировании в F_2 у тетраплоидных растений может наблюдаться расщепление по фенотипу в соответствии **35 : 1**. В нашем примере на одно карликовое растение будет приходиться 35 высокорослых. При неполном доминировании фенотипическое проявление признака и характер расщепления в F_2 еще более сложный.

Таблица 17

Моногибридное расщепление у автотетраплоидов

♀ \ ♂	$1 DD$	$4 Dd$	$1 dd$
$1 DD$	1 DDDD	4 DDDd	1 DDdd
$4 Dd$	4 DDDd	16 DDdd	4 Dddd
$1 dd$	1 DDdd	4 Dddd	1 dddd

Тетраплоидные растения в зависимости от числа доминантных аллелей в генотипе имеют определенные названия. Растения с четырьмя доминантными аллелями ($DDDD$) называются *квадруплекс*, с тремя ($DDDd$) - *триплекс*, двумя ($DDdd$) - *дуплекс*, одним ($Dddd$) - *симплекс*. При полном доминировании все они будут практически неразличимы. Растения, имеющие все аллели в рецессивном состоянии

dddd, называются *нуллиплексами*.

Автополиплоиды обычно получают с использованием химическим методом с использованием колхицина $C_{22}H_{25}O_6N$ (таб. 18). Схему получения полиплоидных форм можно представить следующим образом

диплоидный сорт ржи ($2X = 14$) колхицинирование тетраплоидная форма ржи ($4X = 28$)

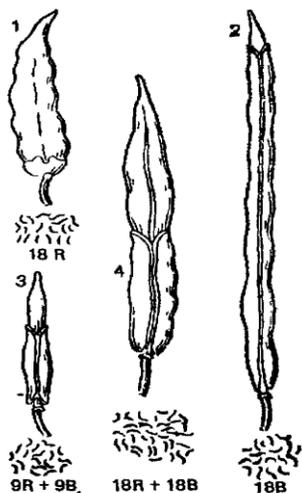
диплоидный сорт свеклы ($2X = 18$) колхицинирование тетраплоидная форма (4X = 28) X диплоидный сорт ($2X = 18$)

триплоидный гибрид ($3X = 27$)

Аллополиплоидами называются растения, в кариотипе которых содержатся удвоенные наборы хромосом (геномы) *разных видов*. Они могут возникать в природе или быть получены искусственно при удвоении числа хромосом у межвидовых или межродовых гибридов и могут содержать до трех-четырех различных геномов.

Аллополиплоидам обычно присущи признаки и свойства исходных диплоидных родительских форм в различных сочетаниях, как это наблюдается при межвидовой и межродовой гибридизации. Они сохраняют мощь развития, присущую отдаленным гибридам, но характеризуются высокой стерильностью. Именно полиплоидизация позволяет восстановить их фертильность (плодовитость).

Впервые амфидиплоиды были получены Г. Д. Карпеченко в 1924



г. Он скрещивал редьку *Raphanus sativus* ($2n=18$) с капустой *Brassica oleracea* ($2n=18$). Гибриды между этими видами содержали девять хромосом редьки и девять хромосом капусты. Растения F_1 имели мощное развитие, но были бесплодны, так как хромосомы редьки и капусты из-за отсутствия гомологии не могли нормально конъюгировать в мейозе. В анафазе I они расходились к полюсам беспорядочно, и в силу этого образовались гаметы с разным числом хромосом – от 0 до 18. Большинство гамет число хромосом оказывается не кратным основному набору, что и приводит к их нежизнеспособности, а гибрид к стерильности.

Рис. 31. Плоды и хромосомные наборы:

1 – редьки; 2 – капусты; 3 – редечнокапустного гибрида; 4 – рафанобрассики.

У растений F_1 было с помощью колхицинирования удвоено число хромосом, и клетки содержали уже по диплоидному набору хромосом каждого вида (18R+18B). Так как для каждой хромосомы имелся гомолог, то у таких растений мейоз протекал нормально, образовывались гаметы набором хромосом кратным основному и они были плодови- тыми, мощно развитыми и давали константное потомство. Растения соче- тали признаки обоих видов, как это видно на примере строения стручка (рис. 31) и были названы рафанобрассика (*Raphanobrassica*).

Наибольшее практическое значение имеют тритикале, получен- ные путем удвоения числа хромосом у пшенично-ржаных межродовых гибридов. Рожь имеет геномную формулу (RR) и 14 хромосом и при скрещивании с пшеницей мягкой (*AABBDD*) содержащей 42 хромосо- мы получают 28-хромосомные гибриды с геномной формулой *ABDR*. Такие гибриды высокостерильны, но в процессе удвоения их хромосом получается 56-хромосомная форма с конституцией *AABBDDRR*, кото- рая обладает хорошей плодови- тостью и не дает расщепления. Тритика- ле различают по уровню плоидности – гексаплоидные и октоплоидные.

Октоплоидные тритикале получают в результате скрещивания мягкой гексаплоидной пшеницы ($2n=42$) и ржи ($2n=14$). Схематически этот процес можно представить так

<i>Triticum aestivum</i>	X	<i>Secale cereale</i>
<i>мягкая пшеница</i>		<i>рожь</i>
<i>AABBDD</i>		<i>RR</i>
<i>2n=42</i>		<i>2n=14</i>
F_1	<i>2n=28 ABDR (7A+7B+7D+7R)</i>	
	<i>удвоение числа хромосом колхицинированием</i>	
	<i>Октоплоидные тритикале 2n=56 (AABBDDRR)</i>	

Однако большее значение получили гексаплоидные тритикале, которые создают удвоением числа хромосом у межродовых гибридов, полученных от скрещивания твердой пшеницы с рожью.

<i>Triticum durum</i>	X	<i>Secale cereale</i>
<i>твердая пшеница</i>		<i>рожь</i>
<i>AABB</i>		<i>RR</i>
<i>2n=28</i>		<i>2n=14</i>
F_1	<i>2n=21 ABR (7A+7B+7R)</i>	
	<i>удвоение числа хромосом колхицинированием</i>	
	<i>Гексаплоидные тритикале 2n=42 (AABRRR)</i>	

Селекционерам удалось получить и другие межродовые аллополиплоиды, не существующие в природе пырейно-пшеничные, пшенично-ржано-пырейные, а также межвидовые у табака и пшеницы.

При получении полиплоидных растений существует достаточно много методов, большая часть которых основана на использовании колхицина. Слабые растворы этого вещества парализуют процесс действия нитей веретена деления, что приводит к нерасхождению хромосом в анафазе и образованию клетки с удвоенным числом хромосом.

Таблица 18

Методы получения полиплоидов с помощью колхицина

Метод	Процесс обработки	Примечания
Проращивание семян в 0,05... 0,03 % растворе колхицина	Семена проращивают в растворе колхицина 3...10 дней (до начала прорастания), затем промывают и высаживают в грунт	Сильно повреждаются зародышевые корни. Метод применим при наличии большого количества семян
Обработка проростков раствором колхицина в концентрации 0,01...0,25%	Проростки погружают верхушками в раствор колхицина на 0,5...4 ч. Растения укрепляют на сетке корнями в верх, которые прикрывают фильтровальной бумагой. Обработанные проростки промывают водой и высаживают в грунт	Обеспечивается хорошая приживаемость. Успешно применяется при полиплоидизации злаков, клевера, гречихи, льна, а так же отдаленных гибридов
Обработка конуса нарастания побега раствором колхицина в концентрации 0,2...0,5%	На верхушечную почку побега наносят пипеткой раствор колхицина выдерживая 5...7 ч или смоченные колхицином ватные тампоны на 3...5 суток, после экспозиции верхушечную почку промывают водой	Применяется при работе с картофелем, многолетними двудольными растениями
Трансплантационный метод. Раствор колхицина в концентрации 0,1...0,2%	Побег срезают и помещают в сосуд с раствором колхицина на 2...5 суток. Затем побег прививают на подвой не обработанный колхицином	Используют для бобовых культур.
Воздействие колхицином в концентрации 0,01...0,2% на корни растений	Молодые растения выкапывают, корни отмывают и погружают в раствор колхицина на 12 ч, затем на 6...12 ч в проточную воду и так чередуют в течение 3...7 суток. Затем растения высаживают в грунт	Применяют при работе со злаковыми, гречихой, томатами и др.

Вопросы для самоконтроля

1. Назовите несколько районированных видов растений, которые являются естественными авто-и аллополиплоидами.
2. Опишите морфологические и физиологические эффекты автополиплоидии.
3. Какой уровень ploидности является оптимальным для растений ржи и гречихи, для сахарной свеклы и арбуза, пшеницы, коостреца ?
4. Какие особенности мейоза и наследования признаков характерны для автотетраплоидов?
5. В чем причины пониженной семенной продуктивности автополиплоидов?
6. Каким образом полиплоидизация позволяет восстановить плодovitость отдаленных гибридов?

Самостоятельное занятие 2

АНЕУПЛОИДИЯ

Цель занятия. Ознакомится с основными аспектами анеуплоидии у растений

Задание. Освоить принципы классификации анеуплоидов. Изучить особенности хода мейоза и расщепления у анеуплоидов, перспективы их использования в генетике и селекции.

Материалы для занятий. Схемы, рисунки, сноповой материал пшеницы, диплоидной и тетраплоидной ржи, тритикале

Литература

1 – С. 240-249; **2.** – С. 112-124; **6** - С. 247-250; **11** – С. 286-290.

Пояснение к заданию. *Анеуплоидами* называются растения, имеющие число хромосом, не кратное гаплоидному. Анеуплоиды у диплоидных растений могут возникать разными путями. В одних случаях они образуются в результате отхождения двух гомологичных хромосом к одному полюсу в анафазе мейоза или митоза, в других - в результате отсутствия конъюгации хромосом и образования *унивалентов*. Униваленты, как правило, не ориентируются надлежащим образом между полюсами и могут отойти случайно к тому или другому полюсу или же разделяются, как при митозе на две хроматиды. В последнем случае нарушается расхождение их в дочерние клетки при втором делении мейоза. В том и другом случае могут образоваться гаметы с наборами хромосом $n - 1$ и $n + 1$ при слиянии которых в процессе оплодотворения образуются зиготы, содержащие числа хромосом, равные $2n - 1$, $2n - 2$, $2n + 1$ и $2n + 2$. Организм с набором хромосом $2n - 1$ называется *моносомиком*, $2n - 2$ *нуллисомиком*, $2n + 1$ *трисомиком*, и $- 2n + 2$ *тетрасомиком*. Организмы, имеющие лишние хромосомы двух разных гомологичных парах ($2n + 1 + 1$), называются *двойными трисомиками*. Двойные моносомики ($2n - 1 - 1$) встречаются в природе редко (они часто погибают).

Полиплоиды - сложные объекты для генетического анализа, поэтому для определения групп сцепления и идентификации генов используют анеуплоидию. Получение полного набора анеуплоидных форм по всем парам гомологичных хромосом является длительным процессом. Впервые полные серии моносомиков, нуллисомиков и тетрасомиков получил Сирс у мягкой пшеницы сорта Чайниз Спринг в 40-50-х годах прошлого века из потомства гаплоидов и триплоидов.

Гомеологические группы хромосом мягкой пшеницы

Гомеологическая группа	Обозначение хромосом в геномах		
	A	B	D
1	1A – XIV*	1B – I	1D – XVII
2	2A – II	2B – XIII	2D – XX
3	3A – XII	3B – III	3D – XVI
4	4A – IV	4B – VIII	4D – XV
5	5A – IX	5B – V	5D – XVIII
6	6A – VI	6B – X	6D – XIX
7	7A – XI	7B – VII	7D – XXI

* - Римскими цифрами обозначены хромосомы, пронумерованные по величине.

Для генетического анализа наиболее удобно использовать серию нуллисомных растений, в кариотипе каждого из которых будет отсутствовать определенная пара гомологических хромосом (табл. 19). Если признак определяется доминантным геном или доминантными генами и отсутствует пара хромосом, в которых они находятся, то данный признак не реализуется. Так, например, у сорта Чайниз Спринг хромосома 1A (XIV) несет доминантный ген, определяющий красную окраску семян. У нуллисомных по этой паре хромосом растений семена имеют белую окраску. Хромосомы 4B (VIII) и 6B (X) несут доминантные гены, подавляющие развитие остей. Нуллисомники по этим парам хромосом имеют длинные ости.

Нуллисомники по разным хромосомам наиболее четко различаются по высоте растений, продуктивности и по морфологии колоса: плотности, наличию дополнительных колосков на уступе колосового стержня, по опушенности чешуи (нуллисомик 1A - XIV), по длине и толщине колоса, размерам пыльников, степени мужской стерильности и др. Но из-за стерильности цветков и слабой жизнеспособности растений-нуллисомников генетический анализ проводят и на моносомных линиях, хотя такие растения трудно отличить от дисомных.

Вопросы для самоконтроля

1. Охарактеризуйте механизм возникновения анеуплоидов.
2. Какое морфологическое проявление у растений вызывает отсутствие в соматическом наборе двух хромосом (на примере нуллисомной серии мягкой пшеницы сорта Чайниз Спринг)?
3. Почему для генетического анализа наиболее удобно использовать серию нуллисомных растений, а не моносомных?
4. Какие перспективы использования анеуплоидии в искусственном конструировании геномов?

Задачи

1. Сколько хромосом содержится в кариотипе моносомных, трисомных, нулисомных и тетрасомных по хромосоме 5А растений мягкой пшеницы?
2. Сколько разных типов гамет может образовать растение мягкой пшеницы – моносомик и трисомик по хромосоме 5А ?
3. Хромосомы мягкой пшеницы обозначают либо порядковым номером с обозначением соответствующего генома, либо порядковым номером, соответствующим ее величине. Какой порядковый номер по величине соответствует хромосоме 5D, 7A, 3A и 4B (см. табл. 19)?
4. Укажите порядковый номер по величине хромосомы, в отсутствие которой у растений образуется минимальное число колосков.
5. В какой хромосоме генома В локализован ген, детерминирующий плодовитость колоса?
6. Определите геном и хромосому где содержатся гены, детерминирующие безостость?
7. В какой хромосоме генома А содержатся гены, блокирующие образование остевидных отростков на цветковых чешуях у пшеницы?
8. Сколько разных типов гамет может образовать растение нуллисомное по хромосоме 6А и трисомное по хромосоме 1В?

Тема VIII. ИНБРИДИНГ И ГЕТЕРОЗИС

Практическое занятие 15

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИНБРИДИНГА И ГЕТЕРОЗИСА

Цель занятия. Освоить основные положения инбредного вырождения и гетерозиса

Задание. Освоить принципы определения коэффициента инбридинга, степени и характера проявления гетерозиса. Изучить схему получения сложных гибридов с использованием ЦМС

Материалы для занятий. Схемы, рисунки, задачи по теме

Литература

1 – С. 249-267; 2. – С. 135-140; 6 - С. 275-302; 11 – С. 314-334.

Инбридингом (инцухтом) называется принудительное самоопыление перекрестно оплодотворяющихся растений или близкородственное спаривание животных. У растений инбридинг (инцухт) характеризуется рядом особенностей: низкой завязываемостью семян, инбредной депрессией потомства, дифференциацией исходной популяции на четко различимые инбредные линии, выравниванием расте-



P_1 и P_2 $F_1(I_0)$ $F_2(I_1)$ $F_3(I_2)$ I_3 I_4 I_5 I_6 I_7

Рис. 32. Гетерозис и инбредная депрессия у кукурузы

по высоте растений:

P_1 и P_2 – исходные линии; F_1 -гетерозисный гибрид первого поколения;

I_1 - I_7 – поколения инбридинга со все более выраженной депрессией.

ний в пределах одной инбредной линии.

Потомство инбридинга называют инбредной линией (инцухт-линией) и обозначают латинской буквой I, а число поколений, в которых повторялся инбридинг, - стоящей внизу цифрой: однократное самоопыление I₁, двукратное I₂ и т. д.

Растения в пределах одной инбредной линии с каждым поколением инбридинга становятся более однотипными и гомозиготными. В 5-7-м поколении потомство инбредной линии становится практически константным. К этому времени растения достигают так называемого **инбредного минимума** и при дальнейшем инбридинге снижения их продуктивности и жизнеспособности не наблюдается. У разных видов растений инбредный минимум может наступать в более ранних или более поздних поколениях инбридинга (рис. 32).

При инбридинге, как и при самоопылении самооплодотворяющихся растений, в каждом поколении повышается доля гомозиготных особей. Представим себе растение кукурузы, гетерозиготное по гену *A*, имеющему генотип *Aa*. В результате инбридинга при условии равновероятной встречаемости гамет, имеющих аллели *A* и *a*, равновероятной выживаемости гетерозигот *Aa* и гомозигот *AA* и *aa* в I₁ частота гетерозиготных растений уменьшится вдвое: 25% *AA*: 50% *Aa*: 25% *aa*. При повторном инбридинге в I₂ частота гетерозигот снова уменьшится вдвое: 37,5% *AA* : 25% *Aa* : 37,5% *aa*.

Таким образом, в каждом поколении инбридинга доля гетерозигот уменьшается вдвое по сравнению с предыдущим поколением, а доля гомозиготных растений соответствующим образом увеличивается. Для определения доли гомозигот в поколениях инбридинга у растений пользуются формулой Райта:

$$F = 1 - (1/2)^n$$

где *n* - число поколений инбридинга, *F* - коэффициент инбридинга - показатель гомозиготности инбредной линии по данной паре аллелей.

Сами по себе инбредные линии не возделывают в производстве из-за их низкой продуктивности, но метод инбридинга широко используют в селекции на гетерозис.

Гетерозис - явление более мощного развития гибри-



- Рис. 33 Репродуктивный гетерозис

дов первого поколения по сравнению с родительскими формами - линиями и сортами. Гетерозисные растения дают более высокий урожай зеленой массы, плодов и семян, могут отличаться более высокой зимостойкостью, засухоустойчивостью, устойчивостью к болезням и вредителям, а так же скороспелостью или позднеспелостью. Наиболее полно гетерозис проявляется у гибридов F_1 . В последующих поколениях он обычно затухает. Кроме того, начиная с F_2 происходит расщепление гибридов, и потомство отличается неоднородностью (рис. 32).

Проявление гетерозиса носит дискретный характер: у растений F_1 можно наблюдать высокий гетерозис в развитии одного признака, органа или свойства и отсутствие гетерозиса у другого. В зависимости от того, у каких органов, признаков или свойств проявляется гетерозис, различают три типа гетерозиса: *репродуктивный*, *соматический* и *адаптивный*.

Репродуктивный гетерозис (рис. 33) проявляется в лучшем развитии органов размножения растений (цветков и соцветий), повышенной фертильности и увеличении числа и величины плодов и семян; **соматический** – в более мощном развитии вегетативных органов - стеблей, побегов, листьев, корнеплодов, клубней; **адаптивный** - в лучшей приспособленности растений к условиям произрастания - в повышении зимостойкости, засухоустойчивости, сокращении вегетационного периода.

Гетерозис нашел широкое применение в производстве как средство повышения урожайности сельскохозяйственных культур. Прибавка урожая у гетерозисных гибридов первого поколения в среднем по всем сельскохозяйственным культурам составляет 15-30 %.

Возможность использования гетерозиса в первую очередь определяется ежегодным производством в больших количествах гибридных семян. Их получают на специальных посевах в питомниках гибридизации, в которых отцовские и материнские формы высевают чередуя мисья рядами. Чтобы обеспечить опыление цветков материнской формы пыльцой отцовской и производить гибридные семена в промышленных объемах необходима генетическая кастрация. Для этого у многих культур используют *цитоплазматическую мужскую стерильность* - ЦМС. В качестве материнской формы используют стерильные аналоги сортов, обладающих высокой комбинационной способностью. В питомнике гибридизации их опыляют пыльцой специально подобранных отцовских линий, обладающих способностью восстанавливать мужскую фертильность у гибридов. Схема получения гетерозисных гибридов приведена в рисунке 34, на примере получения сложных (двойных межлинейных) гибридов кукурузы.

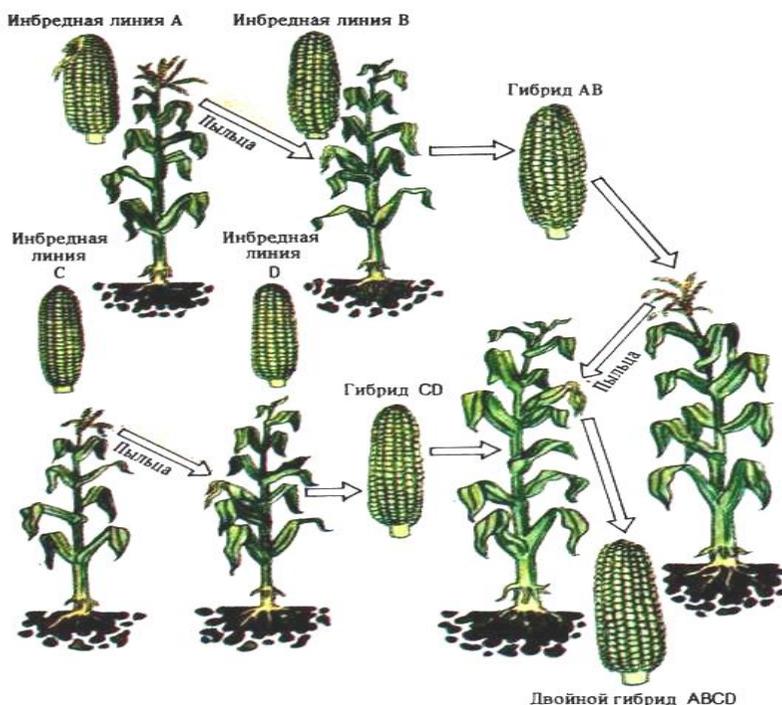


Рис. 34. Схема получения сложных (двойных межлинейных) гибридов кукурузы

В генетических исследованиях большое внимание уделяют изучению степени и характера проявления гетерозиса у гибридов первого поколения. Гибриды оценивают по степени проявления *истинного*, *гипотетического* и *конкурсного* гетерозиса. При этом большое внимание уделяют степени наследования соответствующего количественного признака; степень наследования определяют по коэффициенту доминирования (H). *Коэффициент доминирования* характеризует степень фенотипического проявления одного или нескольких доминантных генов, детерминирующих развитие данного количественного признака, показывает, во сколько раз величина признака у растений F_1 превышает среднее его значение у растений родительских сортов. Коэффициент доминирования рассчитывают по формуле:

$$H = F_1 - P_{cp} / P_l - P_{cp}$$

где F_1 - значение x изучаемого признака у растений F_1 ; P_{cp} - среднее значение признака (x) у обеих родительских форм; P_l - среднее значение признака (x) у растений лучшей родительской формы.

В зависимости от значения коэффициента доминирования устанавливают степень и характер проявления количественного признака у гибридов F_1 и возможность проявления гетерозиса в данной комбинации:

1. Сверхдоминирование родительской формы с меньшей величиной признака: H меньше -1 ($H < -1$).

2. Полное доминирование родительской формы с меньшей величиной признака: H равно -1 ($H = -1$).

3. Неполное доминирование родительской формы с меньшей величиной признака: H больше -1 , но меньше нуля ($-1 < H < 0$).

4. Промежуточный характер наследования: H равно нулю ($H = 0$).

5. Неполное доминирование родительской формы с большей величиной признака: H больше нуля, но меньше $+1$ ($+1 > H > 0$).

6. Полное доминирование лучшей родительской формы с большей величиной признака: H равно $+1$ ($H = +1$).

7. Сверхдоминирование - гетерозис: H больше $+1$ ($H > +1$).

Истинный гетерозис ($G_{ист}$) - способность гибридов F_1 превосходить по данному признаку лучшую из родительских форм - определяют по формуле (%)

$$G_{ист} = (F_1 - P_{л}) \times 100 / P_{л}$$

Гетерозис **гипотетический** ($G_{гип}$) также определяют в процентах по отношению превышения данного признака над средним его показателем у родительских форм к среднему показателю у родительских форм ($P_{ср}$). Вычисление удобно проводить по следующей формуле:

$$G_{гип} = (F_1 - P_{ср}) \times 100 / P_{ср}$$

Однако истинный и гипотетический гетерозис не свидетельствуют о практической ценности гибридной комбинации. Эту ценность определяет в первую очередь **конкурсный** гетерозис ($G_{кон}$). Он показывает, на сколько процентов растения гибрида F_1 по значению данного признака превышают районированный сорт или гибрид. Конкурсный гетерозис вычисляют по следующей формуле:

$$G_{кон} = (F_1 - K) \times 100 / K$$

где K - показатель изучаемого признака у лучшего районированного сорта или гибрида.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие растения, распространенные в нашей зоне, относятся к самоопылителям, а какие к строгим перекрестникам.

2. Дайте точное определение следующим терминам: инбридинг,

аутбридинг, инбредный минимум, инбредная депрессия, инцухт-линия и чистая линия.

3. Где следует ожидать большей доли летальных (вредных) генов среди общего числа у пшеницы (самоопыляющееся растение) или у ржи (строгий перекрестник)? Обоснуйте свой ответ.

4. В чем заключается ценность инцухтирования в повышении продуктивности растений и почему инбридинг нельзя рассматривать как прямой метод селекции?

5. Дайте определение понятиям репродуктивный, соматический и адаптивный гетерозис.

6. Почему при гетерозисе происходит усиление не всех свойств и признаков организма?

7. Какие существуют теории объясняющие эффект гетерозиса. В чем заключается их суть?

8. Почему в производстве преимущественно используют гибриды F_1 ? У каких культур они получили широкое распространение.

9. Что такое ЦМС и почему использование ЦМС нашло широкое практическое применение в производстве гибридных семян кукурузы и других культур?

Задачи

1. Растение кукурузы размножали при принудительном самоопылении в течение 10 поколений. Пользуясь формулой Райта, рассчитайте процент гомозиготных и гетерозиготных растений по гену C в каждом инбредном поколении, заполните таблицу 20 и ответьте на поставленные вопросы.

Таблица 20

Частота гомозиготных и гетерозиготных генотипов в поколениях инбридинга

Поколение инбридинга	Количество генотипов, %		
	AA	aa	Aa
Исходное растение I_0	0	0	100
I_1	25,0	25,0	50,0
I_2	37,5	37,5	25,0
..... I_{10}	49,95	49,95	0,1

а) Сколько растений, гетерозиготных по данному гену, может быть в I_2 (%)?

б) Сколько растений, гомозиготных по доминантному аллелю гена C , может быть в I_5 (%)?

в) Сколько растений, гетерозиготных по данному гену, может быть в I_6 (%) ?

г) Сколько гетерозиготных растений может быть в I_8 (%)?

д) В каком поколении инбридинга наступит инбредный минимум по данному гену (процент гетерозиготных особей будет меньше единицы)?

2. У ржи одним из доноров короткостебельности является естественный мутант В. Д. Кобылянского ЕМ-1, у которого короткостебельность обусловлена доминантным аллелем гена *HL*. Гомозиготное растение ЕМ-1 скрестили с высокорослым растением, обладающим генотипом *hlhl* и относительно высокой самофертильностью. Дальнейшее размножение гибрида проводили при принудительном самоопылении. Определите:

а) Чему равен коэффициент инбридинга в I_4 ?

б) Какой процент короткостебельных растений может быть в I_6 ?

в) Какой процент короткостебельных растений I_6 может дать нерасщепляющееся потомство при принудительном самоопылении?

г) Какой процент растений в I_5 может быть гетерозиготным?

д) До какого поколения необходимо инцуктировать данную популяцию ржи, чтобы у нее наступил инбредный минимум и гетерозиготных по данному гену растений было меньше 0,1%?

3. У табака доминантные признаки (устойчивость к мучнистой росе и корневой гнили) наследуются независимо. Растения, гетерозиготные по генам, детерминирующим данные признаки, размножали до I_6 при принудительном самоопылении.

а) Сколько инбредных линий можно выделить в данной гибридной популяции?

б) Сколько инбредных линий можно выделить в гибридной популяции, если исходное растение было гетерозиготное по трем, четырем или пяти парам аллелей?

4. При скрещивании стерильной линии сорго Редбайн с сортом Кармен, по данным Г. А. Касенко, растения имели следующую высоту: стерильная линия Редбайн - 104 см, сорт Кармен - 127 см, F_1 - 157 см, районированный сорт Норгум - 108 см.

а) Определите коэффициент доминирования H для данной комбинации по признаку высоты растений.

б) Пользуясь шкалой (см. стр. 68), определите степень и характер проявления признака высоты растений по коэффициенту доминирования, H у гибридов F_1 данной комбинации.

в) Чему равен гипотетический гетерозис?

г) Чему равен истинный гетерозис?

д) Чему равен конкурсный гетерозис?

5. У белокочанной капусты широко используется соматический гетерозис. Гибрид F_1 , полученный от скрещивания сортов Капорка и Золотой гектар 1432, дал урожайность с делянки 71 кг, в то время как материнский сорт Капорка - 53, Золотой гектар 1432 - 61, а районированный сорт Номер первый грибовский 147 - 62 кг.

а) Чему равен коэффициент доминирования H ?

б) Пользуясь обозначениями коэффициента наследования H , укажите степень и характер наследования урожайности в данной комбинации.

в) Чему равен гипотетический гетерозис?

г) Чему равен истинный гетерозис?

д) Чему равен конкурсный гетерозис?

Тема IX. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ

Практическое занятие 16

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

Цель занятия. Изучить основные положения и методы популяционной генетики

Задание. Освоить основные понятия и законы генетики популяций. Определить генетическую структуру популяции с использованием закона Харди – Вайнберга

Материалы для занятий. Схемы, графики, задачи по теме

Литература

1 – С. 249-267; 2. – С. 135-140; 6 - С. 275-302; 11 – С. 314-334.

Популяцией называется совокупность особей одного вида, занимающих определенный ареал, свободно скрещивающихся друг с другом, имеющих общее происхождение, определенную генетическую структуру и в той или другой степени изолированных от других популяций данного вида. Вид любого культурного растения бывает представлен несколькими изолированными популяциями. Совокупность растений одного сорта, произрастающих на одном поле, изолированных от других посевов данной культуры, является популяцией. Популяцией называется и совокупность растений любого дикорастущего вида, произрастающих на определенной территории.

У растений в зависимости от способов размножения выделяют популяции генеративно, вегетативно и апомиктически размножающихся растений. Большинство видов растений размножаются половым путем при определенном уровне (перекрестное опыление или самоопыление) свободного скрещивания. Свободное переопыление всех растений в популяции обеспечивает равновероятностную (случайную) встречаемость гамет, т.е. *панмиксию*, а такая популяция будет называться *панмиктической*. Например, растения одного сорта ржи, гречихи или кукурузы, произрастающие на одном поле будут представлять собой, с определенными условиями, панмиктическую популяцию. Следует отметить, что под требования к панмиктическим популяциям подходят только перекрестноопыляющиеся растения и то с большими оговоркам.

Каждая популяция характеризуется *генофондом* – всей совокупностью генов (аллелей) встречающихся в популяции с определенной

частотой, генетической и генотипической структурой. *Генетической структурой* популяции называются соотношения (частоты) доминантного A и рецессивного a аллелей одного гена в популяции, а *генотипической структурой* частоты гомозиготных AA , aa и гетерозиготных Aa генотипов, определяемых в процентах или долях единицы. Например, генотипическая структура популяции может быть записана таким образом: 25% AA : 50% Aa : 25% aa или 0,25 AA : 0,5 Aa : 0,25 aa , а генетическая 50% A и 50% a или 0,5 A и 0,5 a .

Генетическая и генотипическая структура панмиктической популяции определяемая частотой распределения генотипов, подчиняется **закону Харди-Вайнберга**. *В неограниченно большой панмиктической популяции при отсутствии факторов, изменяющих концентрацию генов; отсутствии отбора и мутирования и отсутствии миграции численные соотношения аллелей A и a , численные соотношения генотипов AA , aa и Aa остаются из поколения в поколение постоянными.*

Условия, при соблюдении которых действует этот закон, практически невозможны ни в одной реально существующей популяции, поэтому его следует рассматривать как закон, применимый для идеальной (модельной) популяции, с которой можно сопоставить конкретные природные и экспериментальные популяции.

Закон Харди - Вайнберга дает возможность определить генетическую структуру любой панмиктической популяции. Частоту встречаемости гамет с доминантным аллелем A принято обозначать p - pA , частоту встречаемости рецессивного аллеля данного гена – q - qa . Таким образом, частоты данных аллелей в популяции можно выразить формулой: $pA + qa = 1$ (или 100%). Зная частоту только одного аллеля в популяции, по этой формуле можно определить частоту другого: $pA = 1-qa$ или $qa = 1-pA$.

В панмиктической популяции встречаемость гамет равновероятна поэтому, зная частоту аллелей и используя решетку Пиннета можно установить и частоты генотипов.

♀ \ ♂	pA	qa
pA	$p^2 AA$	pq Aa
qa	pq Aa	$q^2 aa$

Суммируя данные о частоте генотипов, образующихся в результате равновероятной встречаемости гамет, Г. Харди и В. Вайнберг вывели формулу расчета частоты генотипов в панмиктической популяции: $p^2AA+2pq Aa+q^2aa$.

Данная формула позволяет рассчитать частоты аллелей и генотипов в каждой конкретной панмиктической популяции. Например при полном доминировании признака можно определить частоту рецессивного генотипа. Он будет гомозиготен по аллелю $aa - q^2 aa$, поэтому можно определить частоту рецессивного аллеля $a: qa = \sqrt{q^2 aa}$. Зная частоту рецессивного аллеля, можно вычислить частоту доминантного аллеля: $pA = 1 - qa$ частоту доминантного гомозиготного генотипа: $p^2AA = (pA)^2$; частоту гетерозиготного генотипа: $2pqAa$.

В панмиктической популяции, согласно закона Харди-Вайнберга, из поколения в поколение будет сохраняться генетическое равновесие (табл. 21) т. е. будет неизменной генетическая структура, (частоты генов и генотипов) присущая исходной популяции.

Таблица 21

Состояние равновесия в панмиктической популяции озимой ржи сорта Вятка по наследованию антоциановой окраски всходов

Поколение	Частота генотипов			Частота аллелей	
	AA	Aa	aa	A	a
Исходное	0,64	0,32	0,04	0,8	0,2
Первое	0,64	0,32	0,04	0,8	0,2
Второе	0,64	0,32	0,04	0,8	0,2
Третье	0,64	0,32	0,04	0,8	0,2
n	p^2	$2pq$	q^2	p	q

Порядок выполнения задания. В качестве примера определения генетической структуры популяции можно привести наследование антоциановой окраски всходов у озимой ржи сорта Вятка. Антоциановая (красно-фиолетовая) окраска всходов у ржи детерминирована доминантным геном A , зеленая - рецессивным аллелем a . В исследуемой популяции растения с зеленой окраской всходов (рецессивные гомозиготы) встречаются с частотой 400 на 10000, т. е. составляют 4% (0,04) всех особей в популяции. Генетическую структуру популяции определяют следующим образом.

1. По формуле Харди - Вайнберга вычисляют частоту рецессивного аллеля - q : если $q^2 = 0,04$, то $q = \sqrt{q^2}$ или $q = \sqrt{0,04} = 0,2$ или 20%

2. Частота доминантного аллеля p будет равна: $pA = 1 - qa = 1 - 0,2 = 0,8$ или 80%. Следовательно частота генов (генетическая структура) в популяции следующая – доминантного аллеля – 0,8 (80%), рецессивного – 0,2 (20%). Это позволяет рассчитать генотипическую структуру популяции, т.е частоту генотипов.

3. Частота доминантных гомозигот (AA): если $p = 0,8$, то $p^2 = (0,8)^2 = 0,64$ или 64%.

4. Частота гетерозиготных генотипов Aa : $2pq = 2 \times 0,8 \times 0,2 = 0,32$ или 32%.

Следовательно генетическая структура популяции озимой ржи выглядит следующими образом:

доминантные гомозиготы (AA) – 64%,

гетерозиготы (Aa) – 32%,

рецессивные гомозиготы (aa) – 4%.

5. Генетическое равновесие популяции в поколениях определяют, рассчитывая частоты доминантных и рецессивных аллелей, образуемых растениями исходного поколения. Расчет удобно вести, пользуясь таблицей 21 из которой видно, что в любом поколении модельной популяции сохраняется генетическое равновесие, т. е. исходные частоты аллелей и генотипов.

Вопросы для самоконтроля

1. Дайте определение понятию панмиктическая популяция. Посевы одного сорта, каких культурных растений можно называть панмиктической популяцией.

2. В чем состоит сущность закона Харди-Вайнберга и почему он не применим к естественным, природным популяциям.

3. Какие факторы выводят популяцию из состояния генетического равновесия?

4. Роль генетико-автоматических процессов (дрейфа генов) в преобразовании популяций.

5. С чем связано существование в популяциях генетического груза?

6. Влияние изоляции на структуру популяции. Формы изоляции.

7. Генетический гомеостаз и полиморфизм – их влияние на существование популяций.

8. В чем преимущества и недостатки популяций растений опыляющихся перекрестно, самоопыляющихся, размножающихся вегетативно или апомиктически?

Задачи

1. У озимой ржи антоциановая (красно-фиолетовая) окраска всходов определяется доминантным аллелем A , зеленая - рецессивным - a . На участке площадью 1000 м² произрастает 300 тыс. растений, из них 75 тыс. имеют зеленую окраску всходов.

а) Какой процент растений данной панмиктической популяции имеет зеленую окраску всходов?

б) Какова частота аллеля a в данной популяции?

в) Какова частота аллеля A в данной популяции?

г) Определить процент растений с генотипом AA .

д) Определить процент растений с генотипом Aa .

2. У ржи сорта Тулунская зеленозерная в анализируемой популяции наряду с зеленозерными растениями содержатся желтозерные. Известно, что желтая окраска зерновки является доминантной по отношению к зеленой. При проведении апробации было установлено, что в данной панмиктической популяции 81% растений зеленозерных, остальные - желтозерные.

а) Чему равна частота рецессивного аллеля?

б) Чему равна частота доминантного аллеля?

в) Сколько растений являются доминантными гомозиготами (%)?

г) Какой процент растений является гетерозиготами?

д) Чему равен процент доминантных гомозигот в панмиксной популяции сорта Вятка 2, если при апробации установлено 16% зеленозерных растений?

3. У дикорастущей земляники красная окраска ягод доминирует над розовой. В популяции земляники из 1230 растений 36 имеют розовую окраску ягод.

а). Сколько растений (%) имеют рецессивный признак?

б) Какова частота рецессивного аллеля в данной панмиктической популяции?

в) Какова частота доминантного аллеля в популяции?

г) Сколько растений являются доминантными гомозиготами?

д) Сколько растений являются гетерозиготами?

4. Смешали семена двух инбредных линий в следующей пропорции: 60% с генотипом AA и 40% - с генотипом aa . Какова будет генетическая структура популяции, полученной после перекрестного опыления растений, выращенных из смеси?

5. У желтого кормового люпина безалколоидность (A) доминирует над алкалоидностью (a). Наследование признака моногенное. При анализе популяции установлено, что частота рецессивного гена $a = 0,1$. Определите генетическую структуру популяции.

6. У подсолнечника наличие панцирного слоя в семянке доминирует над беспанцирностью. При апробации установлено, что доля беспанцирных семян составила 9%. Вычислите частоты доминантного и рецессивного генов в популяции и определите её генотипическую и фенотипическую

структуру.

7. У гречихи красная окраска растений неполно доминирует над зеленой, у гетерозигот окраска розовая. В анализируемой популяции гречихи зеленые растения составляют 4%. Определите частоты генов «окраски», фенотипическую и генотипическую структуру популяции.

ГЛОССАРИЙ

Аллель - одно из состояний гена (доминантное или рецессивное)

Аллополиплоидия - изменение в организме числа хромосом на основе объединения и умножения двух или нескольких геномов разных видов.

Апогамия - тип апомиксиса, при котором зародыш образуется из синергид или антипод зародышевого мешка.

Апомиксис - размножение растений с помощью генеративных органов путем образования семян, но без слияния ядер половых клеток.

Аутосомы - обычные неполовые хромосомы, по которым нет морфологических различий между полами.

Ахроматиновое веретено (веретено деления)- система опорных и тянущих хромосомы нуклеопротеидных неокрашивающихся нитей клетка, возникающих во время ее деления.

Вектор - подсобная генетическая система, обеспечивающая функционирование и перенос нужного гена в геном или плазму реципиента. В качестве векторов чаще всего используют плазмиды.

Вид биологический — генетически обособленная система морфологически сходных особей, родственных по происхождению и комплексу признаков и свойств. Особи вида легко скрещиваются с образованием потомства.

Вырожденность генетического кода - возможность включения в белковую молекулу одной аминокислоты несколькими кодовыми триплетами.

Гаметофит (гаплофаза) - половое поколение у цветковых растений, несущее половинное (гаплоидное) число хромосом.

Ген (локус) - функциональная единица наследственной информации. Характеризуется определенной последовательностью расположения кодовых триплетов.

Ген гипостатичный - ген, проявление аллелей которого подавляется действием одного из аллелей другого гена.

Ген эпистатичный - ген, один из аллелей которого подавляет проявление аллелей другого гена.

Генная инженерия - целенаправленное включение генов в генотип для придания новых свойств исходным формам организмов.

Геном - основной гаплоидный набор хромосом с заключенными в них генами.

Генотип - совокупность ядерных генов одной особи, представляющая собой основу ее наследственной информации.

Генофонд – вся наследственная информация популяции, в которой каждый ген характеризуется определенной частотой встречаемости. Всем генофондом популяции отдельная особь обладать не может.

Гены полимерные (полигены) - гены, действующие аддитивно, суммарно (кумулятивно) на один и тот же признак.

Гены структурные - гены, несущие информацию о последовательности аминокислот в белковой молекуле и определяющие таким образом первичную структуру белков.

Гетерозигота (гетерозиготный организм) особь, у которой один или несколько генов представлены разными по происхождению аллелями.

Гетерозис явление преобладания степени выраженности показателей количественных признаков первого поколения гибрида над степенью выраженности признаков каждого из родителей.

Гибридологический анализ - основной метод генетического анализа, основанный на скрещиваниях и количественном учете выщепляющихся форм в потомстве.

Делеции тип хромосомной мутации связанный с утерей внутренней части хромосомы.

Дефишенси тип хромосомной мутации связанный с утерей концевой части хромосомы.

Доминирование тип аллельного взаимодействия генов, при котором один из аллелей подавляет проявление другого.

Дупликация тип хромосомных мутаций, при котором какой-либо участок хромосомы удваивается.

Интрогрессия включение генетического материала одного вида в геном другого при отдаленной гибридизации.

Инцухт принудительное самоопыление у перекрестноопыляющихся растений.

Кариотип совокупность хромосом соматической клетки со всеми морфологическими характеристиками, присущая одному виду.

Комплиментарность тип неаллельного взаимодействия генов, которые при совместном действии в генотипе обуславливают развитие нового фенотипа признака, не свойственного родительским формам

Кроссинговер (перекрест) обмен гомологичными участками между конъюгирующими в профазе первого деления мейоза хромосомами.

Лигаза фермент, способный сшивать отдельные участки ДНК в месте расположения определенных триплетов.

Модификационная изменчивость (фенотипическая) изменение признаков и свойств организма, вызванные изменениями условий сре-

ды. Как правило такая изменчивость носить приспособительный и массовый характер.

Морганида (кроссоверная единица) единица расстояния между двумя генами в одной группе сцепления, характеризующаяся частотой кроссинговера в 1%.

мРНК (иРНК) - синтезируемая на участке ДНК информационная рибонуклеиновая кислота, являющаяся матрицей при синтезе белка.

Мутация наследственные изменения признака, органа или свойства, обусловленные изменениями в строении хромосом или генов

Наследственная информация план построения и развития организма в онтогенезе, выраженный в определенной последовательности нуклеотидов в нуклеиновых кислотах.

Норма реакции генотипически обусловленные пределы изменений признаков и свойств организма в онтогенезе под воздействием изменяющихся условий среды.

Нуклеотид органическое вещество, состоящее из азотистого основания, сахара рибозы или дезоксирибозы и фосфорной кислоты. Является элементарной структурной единицей наследственной информации.

Нуцеллярная эмбриония тип апомиксиса, при котором зародыши развиваются из клеток нуцеллюса, т. е. из диплоидных соматических клеток.

Оперон единица транскрипции генетического кода ДНК, представляющая собой совокупность гена-оператора и структурных генов и обеспечивающая синтез какого-нибудь белка.

Отбор основной фактор эволюции, заключающийся в выживании в поколениях, более приспособленных в борьбе за жизнь организмов.

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

Партеногенез (гиногенез) тип апомиксиса, при котором зародыш образуется из яйцеклетки без слияния ядер.

Плазматип (плазмон) система генетических элементов заключенных в цитоплазме.

Плазида (эписома) небольшая добавочная кольцеобразная молекула ДНК бактерий, способная к автономной репликации.

Плейотропия тип неаллельного взаимодействия генов, при котором один ген контролирует развитие нескольких признаков.

Репарации самовосстановление первичной структуры ДНК нарушенной в результате мутации.

Рестриктаза (молекулярные ножницы) фермент, способный раз-

рывать нить ДНК по месту положения определенного триплета.

Рецессивность явление при котором один из пары аллелей гена не проявляет своего действия.

Сингамия процесс слияния двух половых клеток.

Скрещивание (гибридизация) процесс воспроизведения потомства при половом размножении с участием двух или нескольких организмов. С. анализирующее, при котором конкретная особь скрещивается с гомозиготой по рецессивным аллелям изучаемых генов.

Скрещивание рецiproкное система прямого и обратного скрещиваний ($A \times B$ и $B \times A$).

Стерильность мужская (ЦМС) явление, при котором обоеполое растение развивает способные к оплодотворению и производству семян женские генеративные органы и функционально не дееспособные – мужские, обусловленные плазмогенами.

Терминатор один или несколько триплетов, прекращающих процесс "считывания" информации с ДНК или мРНК.

Трансдукция явление переноса генетического материала из одной особи в другую с помощью вирусов (бактериофагов).

Транскрипции перенос (переписывание) информации о нуклеотидном строении ДНК на мРНК.

Транслокация тип межхромосомных перестроек, при котором происходит перестановка участка одной хромосомы в другую, негомологичную.

Трансляция перевод генетической информации с мРНК в последовательность аминокислот белков.

Транспозоны (прыгающие генетические элементы) небольшие последовательности ДНК способные к перемещению как внутри хромосомы так и между хромосомами.

Трансформация - процесс передачи признаков и свойств с помощью введения в клетку препаратов чужеродной (экзогенной) ДНК.

Триплет (кодон) элементарная смысловая единица наследственной информации. Кодировывает одну аминокислоту. Состоит из трех соединенных в определенной последовательности азотистых оснований.

тРНК тип рибонуклеиновых кислот, принимающих участие в транспорте аминокислот к рибосомам, где осуществляется синтез белка. Каждой аминокислоте соответствует один из типов молекул тРНК.

Хромосомы самовоспроизводящиеся окрашивающиеся основными красителями элементы клеточного ядра, состоящие из ДНК и белков. Х. гомологичные - нормально конъюгирующие между собой хромосомы, у которых одинаковые локусы, представленные одинаковыми

или разными аллелями, расположены в одной и той же линейной последовательности. X. постоянства числа — закон, согласно которому каждый вид растений или животных характеризуется определенным и постоянным числом хромосом.

Фенотип совокупность признаков и свойств организма, реализованных в конкретных условиях среды.

Экспрессия гена проявление в фенотипе признака, который определяется конкретным геном.

Эпистаз тип неаллельного взаимодействия генов, при котором аллель одного гена подавляет проявление аллелей другого гена (неаллельное доминирование).

Эукариоты организмы, у которых генетический материал сосредоточен в хромосомах клеточного ядра, отграниченного от цитоплазмы мембраной.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Абрамова З.В. Генетика. Программированное обучение. – М.: Агропромиздат, 1985
2. Абрамова З.В. Практикум по генетике. – М.: Агропромиздат, 1992
3. Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика (в трех томах). М.: Мир, 1988
4. Бакай А. В., Кочиш И. И., Скрипниченко Г. Г. Генетика. М.: КолосС, 2006
5. Глазер В.М. и др. Задачи по современной генетике. М.: КДУ, 2005
6. Гуляев Г.В. Генетика. – М.: Колос, 1984
7. Гуляев Г.В. Задачник по генетике. М.: Колос, 1980
8. Гуляев Г.В., Мальченко В.В. Словарь терминов по генетике, цитологии, селекции, семеноводству и семеноведению. М.: Россельхозиздат, 1983
9. Дьяченко В.В. Задачи и тесты по генетике. Брянск, Издательство Брянского ГАУ, 2015
10. Ефремова В.В., Аистова Ю.Т. Генетика. Краснодар: Кубанский ГАУ, 2001
11. Жученко А.А. Генетика. М.: КолосС, 2007
12. Кондратьева И.В., Кочнева М.Л. Словарь терминов по генетике [Электронный ресурс]. Электрон. дан. Новосибирск : НГАУ (Новосибирский государственный аграрный университет), 2011. Режим доступа: http://e.lanbook.com/books/element.php?pl1_id=4563 — Загл. с экрана.
13. Пухальский В. А. Введение в генетику. М.: КолосС, 2007
14. Пухальский В.А. и др. Практикум по цитологии и цитогенетике растений. - М.: КолосС, 2007
15. Лобашев М. Е. Генетика. Л. Издательство ЛГУ, 1967
16. Самигуллина Н. С., Кирина И. Б. Практикум по генетике. Мичуринск: МичГАУ, 2008
17. Сидоровский А.Г. Методические указания по решению основных задач по генетике. Арзамас, 1985

Учебное издание

Дьяченко
Владимир Викторович

ПРАКТИКУМ
ПО ГЕНЕТИКЕ

Редактор Лебедева Е.М.

Подписано к печати 15. 10. 2015 г. Формат 60х84. 1/16
Бумага печатная. Усл. п.л. 8,25. Тираж 100 экз. Изд. № 3709.

Издательство Брянского государственного
аграрного университета.
243365 Брянская область, Выгоничский район, с. Кокино,
Брянский ГАУ