

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО ОБРАЗОВАНИЮ
ГОСУДАРСТВЕННОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
«САМАРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

Кафедра зоологии, генетики и общей экологии

Селезнева Е.С.

СБОРНИК ЗАДАЧ ПО ГЕНЕТИКЕ

Учебное пособие

*Допущено Учебно-методическим советом по биологии
Учебно-методического объединения по классическому
университетскому образованию в качестве учебного
пособия для студентов, обучающихся по специальности
020201 «Биология»*

Самара
Издательство «Универс групп»
2006

*Печатается по решению Редакционно-издательского совета
Самарского государственного университета*

УДК 575.1
ББК 22.253
С29

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор Г.С. Розенберг,
доктор биологических наук, профессор Г.Н. Суворова

Селезнева, Е.С.

С 29 Сборник задач по генетике [Текст]: учебное пособие /
Е.С. Селезнева– Самара : Изд-во «Универс групп», 2006. – 90 с.
ISBN 5-467-00098-5

Учебное пособие «Сборник задач по генетике» подготовлено для проведения занятий по курсу «Генетика», содержит свыше 200 задач по основным разделам общей генетики. Описываются решения некоторых из них, кроме того, разделам с соответствующими задачами предшествует краткое теоретическое введение по основам анализа. Сборник иллюстрирован таблицами и рисунками, которые помогут студентам снять напряжение и волнение при решении сложных задач. Сборник включает 10 разделов общей генетики: анализ при моно- и полигибридном скрещивании, при взаимодействии неаллельных генов, генетическое картирование и вычисление вероятности появления кроссоверных особей, анализ сцепленного с полом наследования, мутагенез, пенетрантность, генетика популяций, анализ наследуемости и циклических скрещиваний.

Рекомендуется студентам-биологам, педагогам общеобразовательных школ, лицеев, колледжей, а также учреждений дополнительного образования.

УДК 575.1
ББК 22.253

ISBN 5-467-00098-5

© Селезнева Е.С., 2006

© Самарский государственный университет, 2006

Содержание

Предисловие.....	4
Анализ наследования при моногибридном скрещивании	5
Анализ наследования при полигибридном скрещивании.....	11
Анализ наследования признаков, сцепленных с полом.....	17
Анализ наследования при взаимодействии генов	24
Сцепленное наследование и кроссинговер, построение генетических карт.....	31
Мутагенез	41
Пенетрантность.....	47
Наследуемость , инбридинг и селекция	52
Генетика популяций.	57
Циклические скрещивания	62
Решения задач, отмеченных звездочкой	73
Литература	89

Предисловие

Многолетний опыт преподавания генетики в университете показал, что студенты легче понимают основы генетического анализа, логику генетического мышления, а также лучше усваивают генетику, решая задачи различного типа сложности.

В последние годы издаваемые задачи по генетике грешат либо упрощенностью, либо тем, что в них развивается не столько генетическое мышление, сколько внимание. Часть задач была составлена автором на основе классических задач, приведенных в учебной литературе, однако, большинство задач были модифицированы. Основная масса задач относится к так называемым классическим, так как дает в руки студентов ту методологическую основу, на которой формируются и базируются все современные методы генетического анализа. Вместе с тем в пособии приведены задачи из молекулярной генетики, что несомненно увеличит интерес к студентов к такой сложной и интересной науке, как молекулярная генетика и поможет преодолеть робость, которую испытывают многие студенты при решении различных задач по молекулярной биологии.

Для понимания того, как надо решать задачи различной сложности, в конце сборника предлагается решение задач, помеченных звездочкой. Чтобы оживить и раскрепостить мышление, в сборнике задач есть рисунки, таблицы, схемы и формулы. Возможно, предложенный мной подход является спорным, но хочется сказать, что он неоднократно был опробован на семинарских и лабораторных занятиях по генетике и давал неплохие результаты.

В заключение я хочу поблагодарить моего отца, который в детстве привил мне любовь к решению задач и отношение к любой жизненной коллизии как к еще одной интересной, но имеющей решение задаче.



Анализ наследования при моногибридном скрещивании

При моногибридном скрещивании родительские организмы анализируются только по одной паре альтернативных признаков, на другие признаки исследователь не обращает внимания, как если бы организмы не имели отличий по этим признакам. Такой принцип анализа был впервые разработан Менделем, что позволило ему выявить закономерности наследования, которые мы знаем как законы Менделя.

При решении задач необходимо учитывать оба закона. 1 закон – закон единообразия гибридов первого поколения, если скрещиваются между собой гомозиготы рецессивные и доминантные, 2 закон – закон расщепления (при скрещивании между собой гибридов первого поколения во втором поколении наблюдается расщепление в соотношении 3/4 : 1/4 доминантных к рецессивным соответственно).

Так как явление расщепления носит статистический характер, то необходимо убедиться, насколько достоверны полученные результаты проведенного моногибридного скрещивания, то есть, является ли обнаруженное отклонение от теоретически ожидаемого случайным или обусловлено, например, недостаточностью выборки. Для оценки достоверности можно использовать критерий χ^2 , который подсчитывают следующим образом:

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

где O – фактически наблюдаемое расщепление, E – теоретически ожидаемое, \sum – сумма.

Пусть при анализе в F_2 мы ожидали получить расщепление **3 А- : 1 аа**, в эксперименте получили **310 А- : 90 аа**. Попробуем выяснить, насколько достоверно соответствует полученное нами расщепление расщеплению – **3 : 1**. Теоретически мы должны были бы получить расщепление 300 : 100. Рассчитываем значение χ^2 .

$$\chi^2 = \frac{(310 - 300)^2}{300} + \frac{(90 - 100)^2}{100} = 1,33.$$

Если бы фактические данные совпадали с теоретическими, то $\chi^2 = 0$. По мере увеличения различий между теоретическим расщеплением и фактическим χ^2 растет. χ^2 растет от 0 до ∞ , а вероятность совпадения соответственно убывает от 1 до 0. Если значение χ^2 больше табличного для определенного уровня вероятности, то соответствие между фактическим и теоретическим распределением отсутствует. В генетике принято считать отсутствие соответствия при

$$n = 1 \quad \chi^2 > 3,841,$$

$$n = 2 \quad \chi^2 > 6,000,$$

$$n = 3 \quad \chi^2 > 7,820,$$

где n – число степеней свободы, которое определяется числом фенотипических классов без единицы.

Итак, полученное нами значение показывает, что вероятность соответствия $0,25 > P > 0,10$, следовательно, отклонения от теоретического расщепления, обнаруженные нами, носят случайный характер.

Ниже в таблице приводятся значения χ^2 для разных уровней вероятности.

Таблица 1

Значения χ^2 для разных уровней вероятности (по Фишеру)

n	0,99	0,95	0,90	0,75	0,50	0,25	0,10	0,005	0,025
1	0,02	0,10	0,45	1,32	2,71	3,84	5,02
2	0,02	0,010	0,21	0,58	1,39	2,77	4,61	5,99	7,38
3	0,11	0,35	0,58	1,21	2,37	4,11	6,25	7,81	9,35

ЗАДАЧИ

1.1. Ген раннего созревания ячменя доминирует над позднеспелостью. Какими окажутся растения в F_1 , полученные в результате опыления гомозиготного раннеспелого растения пыльцой позднеспелого? Каким будет ячмень поколения F_2 ? Что может получиться от скрещивания одного из позднеспелых представителей F_2 с F_1 ?

1.2. При скрещивании коричневой норки с серой потомство коричневое. В F_2 получено 47 коричневых и 15 серых норок. Ка-

кой признак доминирует? Сколько будет гомозигот среди 47 коричневых и 15 серых норок? Как это определить?

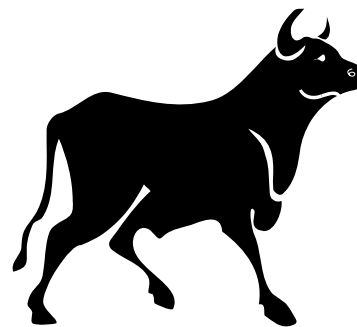
1.3. При скрещивании мух, имеющих нормальные крылья, получено потомство в числе 3565 особей. Среди них мух с нормальными крыльями было только 2673, остальные имели загнутые крылья. Определите генотипы родительских форм.

1.4.*Миоплегия (периодический паралич) – доминантный аутосомный признак. Определите вероятность рождения больного ребенка в семье, где муж страдает миоплегией, его мать и его жена здоровы по этому признаку.

1.5. При скрещивании платиновых лисиц между собой в потомстве появляется $\frac{2}{3}$ платиновых лисят и $\frac{1}{3}$ серебристо-черных. Как это объяснить? Докажите.

1.6. Афибриногенемия (отсутствие фибриногена) наследуется как рецессивный аутосомный признак. В семье здоровых родителей появился ребенок с признаками афибриногенемии. Какова вероятность рождения второго ребенка с той же болезнью?

1.7. У крупного рогатого скота вырезка на ухе определяется доминантным геном N , а аномалия вымени – рецессивным геном p . В стаде у некоторых коров имеется вырезка на ухе, у некоторых – аномалия вымени. Как наиболее быстро очистить стадо от этих наследственных дефектов, учитывая, что у быков вымя отсутствует?



1.8. У человека ген, вызывающий одну из форм наследственной глухонемой, рецессивен по отношению к норме. Определите вероятность рождения больного ребенка в семье, где родители здоровы, известно, что мать мужа и мать жены были глухонемыми.

1.9. Пробанд имеет белый локон в волосах надо лбом. Брат пробанда без белого локона. По линии отца пробанда данной аномалии не отмечено. Мать пробанда имеет белый локон. Она имеет трех сестер. Две сестры с локоном и одна без локона. У одной из теток пробанда со стороны матери есть сын с локоном и дочь без локона, у второй – сын и дочь с локонами и дочь без локона, третья тетка (без локона) имеет двух сыновей и одну дочь

без локона. Дед пробанда по линии матери и двое его братьев имели белый локон, а еще двое – не имели. Оба прапрадеда и прапрапрадеда имели белый локон. Определите характер наследования этого признака и вероятность рождения детей с белым локоном в случае, если пробанд вступит в брак со своей двоюродной сестрой, имеющей этот локон.

1.10. У лошадей есть наследственная болезнь гортани: при беге лошадь издает характерный храп. От больных родителей часто рождаются здоровые жеребята. Доминантная или рецессивная эта болезнь?

1.11. На экспериментальной ферме есть породы кур – леггорн (доминантная белая окраска) и ньюгемпшир (рецессивная красная окраска). Необходимо получить чистопородных цыплят обеих пород и реципрокных гибридов. Как разместить кур и петухов в минимальном количестве секций, чтобы по фенотипу цыплят можно было судить об их происхождении?

1.12. Серповидноклеточная анемия (аномальный гемоглобин, в результате чего у носителей при низком парциальном давлении кислорода эритроциты принимают форму серпа) наследуется как аутосомный признак с неполным доминированием. Пробанд страдает легкой формой серповидноклеточной анемии, его супруга здорова, но имеет дочь тоже с легкой формой анемии. Мать и бабушка пробанда страдали этой же формой анемии, братья и сестры матери, а также ее отец здоровы. Определите вероятность рождения детей с тяжелой формой анемии в семье дочери пробанда, если она выйдет замуж за мужчину такого же, как и у ее отца, генотипа.

1.13. В семье, родословная которой представлена на рис. 1, признак рыжих волос наследуется как рецессивный. Какое будет потомство, если следующие кузены поженятся: 1 и 5, 2 и 8, 6 и 10, 1 и 12, 3 и 11?

1.14. В колхозном стаде от скрещивания серо-голубых шортгорнов получено 270 телят. Из них 136 имели окраску родителей. Определите генотипы и фенотипы остальной части потомства, если известно, что серо-голубые шортгорны получены при скрещивании белых и черных животных.

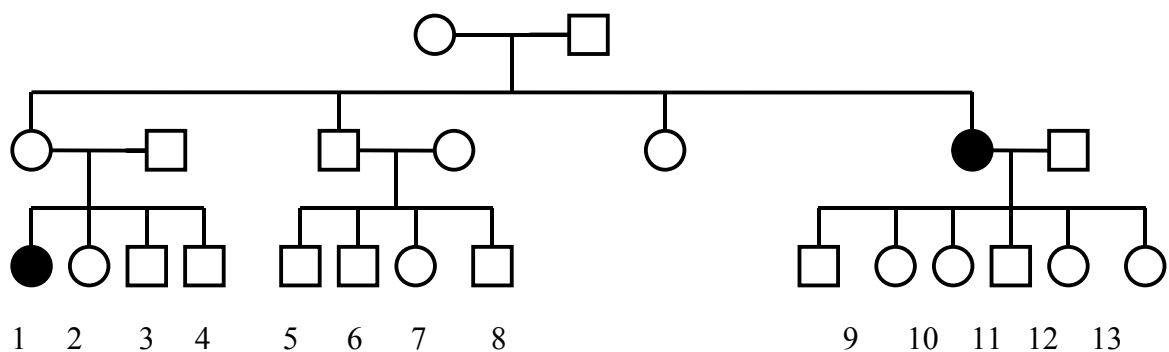


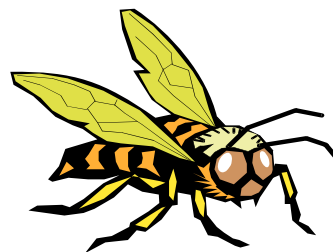
Рис. 1.

1.15. Семейная гиперхолестеринемия наследуется доминантно через аутосомы. У гетерозигот это заболевание выражается в высоком содержании холестерина в крови, у гомозигот, кроме того, развиваются ксантомы (доброкачественная опухоль кожи) и атеросклероз. Определите вероятность рождения больных детей в семье, где оба родителя имеют только высокое содержание холестерина в крови.

1.16*. У мексиканского дога ген, вызывающий отсутствие шерсти, в гомозиготном состоянии ведет к гибели потомства. При скрещивании двух нормальных догов часть потомства погибла. При скрещивании того же самца с другой самкой гибели потомства не наблюдалось. При скрещивании потомства от этих двух скрещиваний опять наблюдалась гибель щенков. Определите генотипы всех скрещиваемых особей.

1.17. Гетерозиготный бык голштинской породы несет рецессивный ген, вызывающий отсутствие шерсти. Гомозиготные особи по этому гену погибают. Определите вероятность рождения нежизнеспособного теленка от скрещивания этого быка с одной из его дочерей от нормальной коровы.

1.18. У пчел ген, определяющий вислокрылость, ведет к гибели организма. У пчел самцы развиваются из неоплодотворенных яиц и являются гомозиготными. Определите генотипы и фенотипы самок и самцов потомков вислокрылых пчел.



1.19. При инкубации 10000 яиц, полученных от скрещивания ползающих кур между собой, вывелось 7498 цыплят, из которых 2482 цыпленка оказались с нормальными длинными ногами, ос-

тальные – коротконогие. Определите генотипы цыплят и дайте характеристику генам.

1.20. В лабораторию с серыми мышами, гомозиготными по гену серого цвета, привезли из другого питомника серого самца. Все гибриды первого поколения были серыми. Гибридных самок этого поколения скрестили с тем же привезенным самцом и получили во втором поколении расщепление по цвету, которое составило 7 серых к 1 черному. Объясните полученные результаты.

1.21. Генетик, работающий с морскими свинками, поставил два скрещивания между черными самками и альбиносом самцом. В потомстве от первого скрещивания оказалось 14 черных морских свинок, а в потомстве второго – 6 черных и 7 альбиносов. Каков генотип каждого из используемых в скрещиваниях родителя?

1.22. Составьте родословную семьи со случаем диабета. Здоровый муж и жена – двоюродные сибсы – имеют больного ребенка. Мать мужа и отец жены – родные сибсы – здоровы. Брат мужа и две сестры жены здоровы. Общий дядя супругов тоже здоров. Их общая бабака была здорова, а дед страдал диабетом. Все родственники со стороны отца мужа: два дяди, двоюродная сестра, дед и бабка здоровы. Все родственники со стороны матери жены: тетка, двоюродный брат, дед и бабка здоровы. Определите характер наследования болезни. Отметьте тех членов семьи, гетерозиготность которых по гену диабета не вызывает сомнения.





Анализ наследования при полигибридном скрещивании

Известно, что организмы отличаются друг от друга по многим признакам. Скрещивание таких организмов называется полигибридным.

Самый простой вид полигибридного скрещивания – дигибридное, когда родительские пары отличаются по двум парам альтернативных признаков. Анализ наследования при дигибридном скрещивании ведется сначала отдельно по каждой паре признаков.

Пусть скрещиваются организмы, отличающиеся по двум генам: **A** и **B**.

Необходимо отметить, что скрещивания рецессивные, а анализ проводится первоначально по каждому направлению скрещивания, а потом – суммировано по обоим направлениям (направление – это когда, например, родительские пары: сначала отец имеет генотип **AaBb**, а мать – **aabb**, затем – наоборот)

$$\begin{array}{c} \mathbf{AaBb} \times \mathbf{aabb} \\ \mathbf{AaBb} \end{array}$$

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

теперь проанализируем расщепление по каждому признаку в отдельности:

$$\mathbf{A : a=3:1}$$

$$\mathbf{B : b=3:1}$$

Известно, если события независимы, то вероятность того, что они произойдут одновременно, равна произведению вероятностей каждого из этих событий. Исходя из этого, получим следующее: вероятность встречи в зиготе сочетания **A-B-** = $3/4 \times 3/4 = 9/16$, **aaB-** = $1/4 \times 3/4 = 3/16$, **A-bb** = $3/4 \times 1/4 = 3/16$, **aabb** = $1/4 \times 1/4 = 1/16$. Теперь посмотрим и запишем, какие фенотипы мы наблюдаем в таблице

$$\mathbf{A-B-} - \mathbf{9/16}$$

A-вв – 3/16

aaВ- – 3/16

аавв – 1/16

Полученные результаты говорят о том, что гены наследуются независимо друг от друга, сегодня мы знаем, что это свидетельствует в пользу того, что гены располагаются в различных хромосомах. Как мы видим, таким образом можно решать все задачи по полигибридному скрещиванию, то есть, либо записывая гаметы в решетку Пеннета, либо оперируя с вероятностями. Для успешного решения задач необходимо правильно определить генотипы родительской пары.

ЗАДАЧИ

2.1. Близорукий (доминантный признак) левша (рецессивный признак) вступает в брак с женщиной, нормальной по обоим признакам. В семье родился ребенок с нормальным зрением и левша. Определите вероятность того, что и второй ребенок будет иметь тот же генотип.

2.2. Чистопородный черный комолый бык скрещивается с красными рогатыми коровами. Какими будут гибриды, каким окажется следующее поколение, полученное от скрещивания этих гибридов между собой? Известно, что комолость, т.е. безрогость, доминирует над рогатостью, а черная масть – над красной, причем гены обоих признаков находятся в разных хромосомах.

2.3. Голубоглазый правша женится на кареглазой правше. У них родилось двое детей – кареглазый левша и голубоглазый правша. От второго брака у этого же мужчины с другой кареглазой правшой родилось 9 кареглазых детей (все правши). Каковы генотипы каждого из 3 родителей, если известно, что кареглазость доминирует над голубоглазостью, а праворукость над леворукостью, причем гены обоих признаков находятся в различных хромосомах?

2.4. У крупнорогатого скота комолость доминирует над рогатостью, а чалая окраска – промежуточная при скрещивании белых и красных животных. Бык чалый и комолый, отец и мать которого были чистопородными комолыми, скрещивается с чалой

комолой коровой, отец которой был рогатым. Какова вероятность рождения телят, похожих на родителей?

2.5. В семье, где родители хорошо слышали и имели один гладкие волосы, другой – вьющиеся, родился глухой ребенок с гладкими волосами. У их второго ребенка были вьющиеся волосы и нормальный слух. Какова вероятность рождения у этих родителей третьего ребенка глухого и кудрявого, если известно, что ген вьющихся волос доминирует над гладкими, глухота – рецессивный признак, обе пары генов находятся в разных хромосомах.

2.6. Катаракты имеют несколько разных наследственных форм. Большинство из них наследуются как доминантные аутосомные признаки, некоторые – как рецессивные аутосомные признаки. Какова вероятность рождения детей с аномалией в семье, где оба родителя гетерозиготны по доминантно наследуемой форме, а также гетерозиготны по двум рецессивным формам, вызывающим развитие катаракты?

2.7*. Серповидно-клеточная анемия и талассемия (наследственная аномалия, связанная с аномалией синтеза гемоглобина) наследуются как два признака с неполным доминированием, гены находятся в разных аутосомах. Гетерозиготы устойчивы к заболеванию тропической малярией, двойные гетерозиготы страдают микродрепацитарной анемией. Гомозиготы в подавляющем большинстве умирают в раннем детстве. Определите вероятность рождения здоровых детей в семье, где один из родителей гетерозиготен по серповидно-клеточной анемии, но здоров в отношении талассемии, а другой – гетерозиготен по гену талассемии, но нормален по отношению к серповидно-клеточной анемии.

2.8. Полидактилия (шестипалость), близорукость и отсутствие малых коренных зубов передаются как доминантные аутосомные признаки. Определите вероятность рождения детей без аномалий в семье, о которой известно следующее: мать жены была шестипалой, а отец – близоруким. В отношении других признаков они были нормальны. Жена унаследовала обе аномалии. Мать мужа не имела малых коренных зубов, в отношении других признаков она была нормальной. Отец мужа не имел генетических аномалий. Муж унаследовал мутацию своей матери.

2.9. Какова вероятность рождения детей со всеми аномалиями в семье, где один из родителей страдает рецессивно-аутосомной формой катаракты и рецессивной формой глухонмоты и гетерозиготен по рецессивно-аутосомному гену, вызывающему отсутствие резцов и клыков верхней челюсти, а второй гетерозиготен по всем трем генам ?

2.10. У собак черная окраска шерсти определяется геном **B**, коричневая – **b**, сплошная – **S**, пегая – **s**.



а) Коричневый отец и черно-пегая мать имеют 5 щенков: черный, коричневый, черный пегий и два коричневых пегих. Каковы генотипы родителей?

б) У черных родителей 6 щенков, все черные. Каковы возможные генотипы родителей? Можно ли это определить с такой же точностью, как в первом случае?

2.11. Растение тыквы с белыми дисковидными плодами, скрещенное с растением, имеющим белые шаровидные плоды, дает 38 растений с белыми дисковидными, 36 – с белыми шаровидными, 13 – с желтыми шаровидными, 13 – с желтыми дисковидными. Определите генотипы родителей.

2.12*. При скрещивании двух гетерозиготных растений тыквы, имеющих круглые плоды с желтой кожурой и листья с глубоко вырезанным краем листовой пластинки, было получено следующее потомство:

542 растения с круглыми желтыми плодами и вырезными листьями;

180 растений с круглыми желтыми плодами и цельной листовой пластинкой;

60 растений с продолговатыми серыми плодами и вырезными листьями;

23 растения с продолговатыми серыми плодами и цельными листьями;

179 растений с продолговатыми желтыми плодами и вырезными листьями;

63 растения с круглыми серыми плодами и цельными листьями;

64 растения с продолговатыми желтыми плодами и цельными листьями;

181 растение с круглыми серыми плодами и вырезными листьями. Определите генотипы родителей и потомства.

2.13. При реципрокном скрещивании кур породы белый леггорн с породой брама, имеющей пеструю окраску и оперенные цевки, были получены белые куры с оперенными ногами. Скрестив полученных гибридов между собой, получили следующее потомство: 129 белых с голыми цевками; 92 пестрых с оперенными цевками; 391 белых с оперенными цевками; 31 пестрых с голыми цевками. Определите генотипы родителей и потомства.

2.14. При скрещивании тригетерозигот было получено в F_2 следующее расщепление: $ABC - 27$, $abc - 0$, $ABc - 9$, $abC - 0$, $Abc - 3$, $aBC - 0$, $AbC - 9$, $aBc - 0$. Объясните полученные результаты.

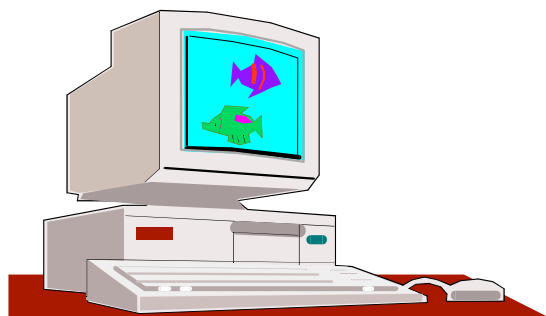
2.15. При скрещивании тригетерозигот было получено в F_2 следующее расщепление: $ABC - 18$, $abc - 1$, $ABc - 6$, $abC - 3$, $Abc - 3$, $aBC - 6$, $AbC - 9$, $aBc - 2$. Объясните полученные результаты.

2.16. При скрещивании тригетерозигот было получено в F_2 следующее расщепление: $ABC - 18$, $abc - 0$, $ABc - 6$, $abC - 0$, $Abc - 3$, $aBC - 0$, $AbC - 9$, $aBc - 0$. Объясните полученные результаты.

2.17. Двух черных самок крыс скрещивали с черным самцом. Было получено несколько помётов от каждой самки. Потомство первой самки составило 36 черных крысят. Потомство второй – 14 черных и 11 коричневых. Каковы генотипы родителей? Докажите, используя критерий χ^2 .

2.18. Скрещиваемые растения гомозиготны, но отличаются друг от друга по пяти независимо наследующимися признакам. Из них три признака материнского растения доминантны и два рецессивны. Полученные гибриды размножаются путем самоопыления. Какая доля окажется фенотипически подобна «бабушке», а какая – «дедушке»?

2.19. При скрещивании аквариумных рыбок барбусов породы «черная жемчужина» со шлейфом (доминантная дигомозигота) с породой «серебристая пыль» с обычным хвостом (ре-



цессивная дигомозигота) все гибриды первого поколения – «черная жемчужина» со шлейфом.

При скрещивании гибридов первого поколения с родителями фенотипа «серебристая пыль» с обычным хвостом получили следующее потомство: 13 – «черная жемчужина» со шлейфом, 12 – «серебристая пыль» с обычным хвостом, 14 – «черная жемчужина» с обычным хвостом. При скрещивании гибридов первого поколения наблюдаются следующие фенотипы: 27 – «черная жемчужина» со шлейфом, 9 – «черная жемчужина» с обычным хвостом, 3 – «серебристая пыль» с обычным хвостом. Определите генотипы родителей и потомства.

2.20. При скрещивании черного короткоухого кролика с черной длинноухой крольчихой было получено 8 черных длинноухих и 8 черных короткоухих крольчат. Определите генотипы родителей и потомства, если известно, что черная окраска и длинноухость – доминантные аутосомные, не сцепленные между собой признаки, кроме того известно, что при скрещивании той же крольчихи с белым короткоухим самцом в потомстве появились белые короткоухие крольчата.





Анализ наследования признаков, сцепленных с полом

Известно, что в большинстве природных популяций с регулярным типом полового размножения соотношение полов равно $1 : 1$. Такое соотношение определяется наличием у разнополых организмов так называемых половых хромосом. Хромосомное определение пола может быть 4-х типов:

1 тип: самки XX, самцы XO (клопы, коловратки, некоторые ракообразные),

2 тип: самки XX, самцы XY (млекопитающие, некоторые пауки, насекомые, черви, растения),

3 тип: самки XO, самцы XX (некоторые моли, рыбы, рептилии, растения),

4 тип: самки XY, самцы XX (бабочки, птицы).

Пол, образующий гаметы одного типа, называется гомогаметным, пол, образующий гаметы разного типа, называется гетерогаметным.

Наследование, сцепленное с полом, относится к признакам, гены которых располагаются в половых хромосомах.

Если признаки локализованы либо в X, либо в Y хромосомах, то такое сцепление с полом называется полным. Наследование признаков, сцепленных с полом, идет по крис-крос типу, то есть признаки отцов передаются дочерям, а признаки матерей передаются сыновьям, то есть в соответствии с образованием гамет и сочетанием этих гамет в процессе оплодотворения.

Если аллели генов расположены и в X, и в Y хромосомах, то такие признаки называются частично сцепленными с полом. Наследование таких признаков не отличается от наследования признаков, локализованных в аутосомах, то есть признаки менделируют.

При решении задач необходимо очень внимательно относиться к тому, у какого из полов находятся рецессивные гены, так как ошибки в определении генотипа не позволят верно решить задачу. Кроме того, надо быть внимательными и помнить, какой пол является гетерогаметным и тип наследования признака. Если задача включает в себя анализ нескольких признаков, то только пользуясь алгоритмом, разработанным Менделем, можно точно

определить характер наследования признаков и генотипы родительских пар.

ЗАДАЧИ

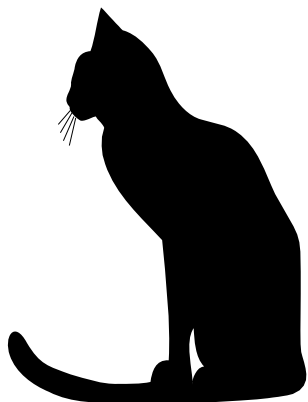
3.1. Может ли быть мужчина гетерозиготным по признакам, сцепленным с полом? Объясните, почему.

3.2. У человека есть наследственное аллергическое заболевание, вызываемое рецессивным геном. Аллели этого гена локализованы и в X, и в Y хромосомах (такой тип наследования называется частично сцепленным с полом). Определите, какие будут дети и внуки, если родители:

а) жена здорова (гетерозигота), муж болен;

б) муж здоров, но гетерозиготен (рассмотрите случай, когда отец мужа был гомозиготным носителем гена, и случай, когда мать мужа была гомозиготным носителем гена), жена больна.

3.3*. Известно, что трехцветные кошки – всегда самки. Это обусловлено тем, что аллели черного и рыжего цвета являются различными вариантами одного локуса, который находится в X-хромосоме, аллели кодоминантны, то есть ни один из них не является доминантным по отношению к другому, поэтому котята, которые несут обе аллели, являются черепаховыми и всегда кошки. Какова вероятность получения в потомстве трехцветных котят от скрещивания трехцветной кошки с черным котом?



3.4. Курица, которая функционировала как самка, стала функционировать как самец вследствие того, что один яичник дегенерировал, а из второй гонады развился семенник. Какое соотношение полов следует ожидать при скрещивании нормальной курицы с такой переопределенной особью?

3.5. Петух гетерозиготен по сцепленному с полом рецессивному летальному гену. Какое соотношение полов в потомстве получится от скрещивания такого петуха с нормальными курами?

3.6. Экспериментально превратили самок мексиканского аксолотля в самцов. Превращенные в самцов особи при скрещива-

нии с нормальными самками дали 1588 самок и 509 самцов. Объясните полученное соотношение полов.

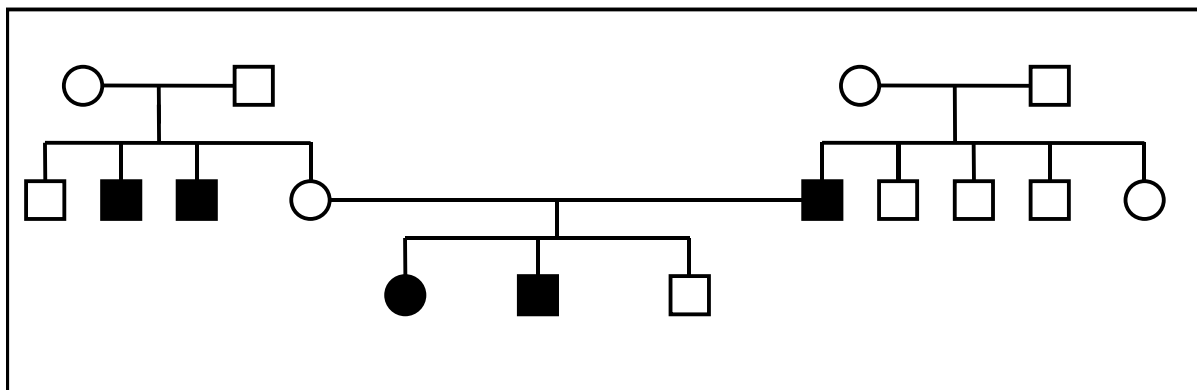
3.7. Отсутствие потовых желез у людей наследуется как рецессивный, сцепленный с полом признак. Не страдающий этим признаком юноша женится на девушке, отец которой лишен потовых желез, а мать и ее предки здоровы. Какова вероятность рождения больных детей?

3.8. Рак кожи наследуется как рецессивный, частично сцепленный с полом признак. Какова вероятность рождения здоровых сыновей в семье, где родители здоровы, но отец отца и отец матери были больны раком?

3.9. Гемофилия (несвертываемость крови) – рецессивный, сцепленный с полом признак. Девушка, брат которой умер от гемофилии, вступает в брак с юношей, здоровым в отношении этого признака. Какова вероятность рождения у них первого здорового сына?

3.10. У здоровых родителей трое детей. Один сын умер от гемофилии. Другой сын и дочь здоровы. Какова вероятность заболевания их детей (сына и дочери), если партнеры в браке здоровы?

3.11. Определите, как наследуется признак в родословной, описанной ниже.



3.12. Селекционеры в некоторых случаях могут определить пол только что вылупившихся цыплят. При каких генотипах родительских форм возможно это сделать, если известно, что ген золотистого оперения и серебристого оперения локализованы в X хромосоме, и ген золотистого оперения рецессивен по отношению к серебристому? (Гетерогаметный пол у кур – женский).



3.13. Кареглазая женщина, обладающая нормальным зрением, отец которой имел голубые глаза и страдал цветовой слепотой, выходит замуж за голубоглазого мужчину, имеющего нормальное зрение. Какое потомство можно ожидать от этой пары, если известно, что ген кареглазости доминирует над голубоглазостью и наследуется аутосомно, а ген цветовой слепоты рецессивен и сцеплен с полом?

3.14. Дальтонизм и ночная слепота – рецессивные признаки и сцеплены с полом. Определите вероятность рождения детей с обеими аномалиями в семье, где жена имеет нормальное зрение, но ее мать страдала ночной слепотой, а отец был дальтоником. Муж нормален в отношении обоих признаков.

3.15. Альбинизм – аутосомный рецессивный признак, отсутствие потовых желез – рецессивный признак, сцепленный с полом. У здоровой фенотипически супружеской пары родился сын с обеими аномалиями. Какова вероятность, что их вторым ребенком будет здоровая девочка?

3.16. Ген полной слепоты частично сцеплен с полом, гипертрихоз (волосатость) ушей определяет ген, локализованный только в У-хромосоме. Мужчина с гипертрихозом, отец которого был слепым, вступает в брак с женщиной, у которой мать была слепой. Какова вероятность рождения сына с обеими аномалиями?

3.17. Ген дальтонизма и ген ночной слепоты сцеплен с полом. Оба признака рецессивны. Определите вероятность рождения детей-дальтоников в семье, где жена здорова, но ее отец был дальтоником, а мать страдала ночной слепотой; а муж – дальтоник.

3.18. Миоплегия (периодический паралич) – доминантный аутосомный признак, гипертрихоз – сцеплен с У-хромосомой. Какова вероятность рождения сына с обеими аномалиями в семье, где у мужа был гипертрихоз, а жена страдала миоплегией (известно, что мать жены была здоровой)?

3.19*. Пробанд имеет нормальные по окраске зубы. У его сестры зубы коричневые, у отца – нормальные, у 4-х братьев отца – тоже нормальные. Мать пробанда имела коричневые зубы, ее четверо братьев имели нормальные зубы. Семь теток пробанда по линии матери имели коричневые зубы. Коричневые зубы имел

дед по линии матери, а бабушка по линии матери имела нормальные зубы, прабабушка и прапрадедушка по линии матери имели коричневые зубы, а их партнеры по браку – нормальные. Определите, какие дети могут быть у пробанда, если он вступит в брак с женщиной, гетерозиготной по этому признаку.

3.20. В семье, где родители имели вьющиеся волосы и карие глаза, родился сын – дальтоник, голубоглазый, с вьющимися волосами. Определите вероятность рождения у них следующим ребенком дочери, голубоглазой, с гладкими волосами и нормальным зрением, если известно, что мать отца и отец матери имели гладкие волосы, кроме того известно, что кареглазость доминирует над голубоглазостью, вьющиеся волосы – над гладкими, и это аутосомные признаки, а дальтонизм – рецессивный, сцепленный с полом признак.

3.21. В семье кареглазых родителей родился голубоглазый сын – дальтоник с отосклерозом. Какова вероятность рождения у этих родителей кареглазых здоровых дочерей, если известно, что отосклероз (очаговое заболевание среднего уха, способное привести к глухоте) наследуется по доминантно-аутосомному типу, дальтонизм – рецессивный, сцепленный с полом признак, а кареглазость доминирует над голубоглазостью.

3.22. Две красноглазые длиннокрылые дрозофилы при скрещивании между собой дали следующее потомство: самки – 154 красноглазых длиннокрылых, 48 красноглазых с зачаточными крыльями; самцы – 98 красноглазых длиннокрылых, 95 белоглазых длиннокрылых, 27 красноглазых с зачаточными крыльями, 30 белоглазых с зачаточными крыльями. Как наследуются признаки? Определите генотипы родителей и потомков.

3.23. У человека потемнение зубов вызывается продуктами двух несцепленных доминантных генов, один из которых локализован в аутосоме, а другой – в X хромосоме. В семье родителей, имеющих темные зубы, родились девочка и мальчик с нормальными зубами. Определите вероятность рождения следующего ребенка без аномалии, если известно, что потемнение зубов у матери вызвано геном, локализованным в X хромосоме, а у отца – в аутосоме, причем он гетерозиготен по этому гену.

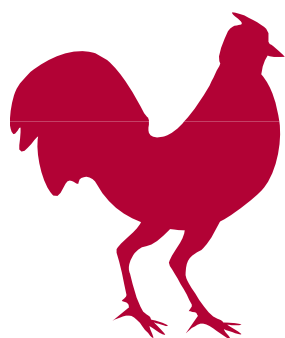
3.24. У небольшой рыбки *Aplocheilus* sp. дикая форма имеет коричневую окраску, кроме того известны голубая, красная и белая разновидности. Пол удается определить не раньше, чем в годовалом возрасте, так что пол указан только для особей, достигших этого возраста.

P	белые x коричневые
F ₁	все коричневые

F ₂	248 коричневых	57 голубых	53 красных	21 белых
д о ж и л о д о г о д а				
	самцы – 77, самки – 147	самцы – 56, самки – 0	самцы – 9, самки – 37	самцы – 19, самки – 0

Как наследуется окраска у рыб?

3.25. При скрещивании курчавоперого петуха с зелеными ногами с курами, имеющими нормальное оперение и желтые ноги, в



F₁ все петушки оказались курчавоперыми с желтыми ногами, а курочки – курчавоперыми с зелеными ногами. В F₂ появились петушки и курочки четырех фенотипов: 73 – курчавоперые с желтыми ногами, 71 – курчавоперые с зелеными ногами, 21 – с нормальным оперением и желтыми ногами и 18 – с нормальным оперением и зелеными ногами. Как наследуются признаки? Каковы генотипы исходных птиц?

3.26*. При скрещивании тригетерозигот в F₂ было получено следующее расщепление: ABC – 18, abc – 2, ABc – 6, abC – 6, Abc – 2, aBC – 18, AbC – 6, aBc – 6. Объясните полученные результаты. Каковы генотипы родителей тригетерозигот?

3.27. При скрещивании тригетерозигот в F₂ было получено следующее расщепление: ABC – 18, abc – 2, ABc – 18, abC – 2, Abc – 6, aBC – 6, AbC – 6, aBc – 6. Объясните полученные результаты. Каковы генотипы родителей тригетерозигот?

3.28. В селе Забытое изучали появление в некоторых семьях лиц с недостатком фосфора в крови. Это явление было связано с заболеванием специфическим рахитом, который не поддавался лечению витамином Д. В потомстве от браков 16 мужчин, боль-

ных этой формой рахита, со здоровыми женщинами родилось 23 дочери и 17 сыновей. Все дочери страдали рахитом, а сыновья были здоровы. Какова генетическая обусловленность данного заболевания?





Анализ наследования при взаимодействии генов

Непеременным условием расщепления **9:3:3:1** в F_2 при дигибридном скрещивании является отсутствие взаимодействия между генами. Однако, при формировании огромного количества признаков в организме осуществляется взаимодействие между неаллельными генами, при этом меняется формула дигибридного расщепления. Если производить анализ по методу, предложенному Менделем, всегда с высокой степенью достоверности можно определить, существует или отсутствует взаимодействие между генами.

При решении задач, несомненно, некоторые формулы расщепления при взаимодействии генов необходимо запомнить. Так, например, **9:7** свидетельствует о *двойном рецессивном эпистазе*, или особом типе комплементарного взаимодействия генов, **12:3:1**, **13:3** – различные формы *доминантного эпистаза*, **9:6:1**, **9:3:4** – эти расщепления говорят о *комплементарном взаимодействии* генов, **15:1** – *полимерное взаимодействие* генов, даже при расщеплении, например, по цвету, **9:3:3:1** иногда наблюдается взаимодействие типа кооперации или взаимной модификации. При решении задач надо очень внимательно анализировать полученные результаты и помнить о возможном взаимодействии между генами.

ЗАДАЧИ

4.1*. При скрещивании черной нормальной крольчихи с белым короткошерстным самцом в F_1 все кролики черные нормальношерстные, а в F_2 получили следующее расщепление: 31 черный нормальношерстный, 9 голубых нормальношерстных, 13 белых нормальношерстных, 8 черных короткошерстных, 3 голубых короткошерстных, 4 белых короткошерстных кролика. Определите генотипы родителей и потомства.

4.2. У попугайчиков неразлучников окрас оперения определяется двумя парами не сцепленных неаллельных генов. Сочетание двух доминантных генов (хотя бы по одному из каждого ло-

куса) определяет зеленый цвет, сочетание доминантного гена из одной пары и рецессивных генов из другой определяет желтый или голубой цвет, рецессивные дигомозиготы имеют белый цвет. Зоопарк прислал заказ на белых попугайчиков. Однако, скрещивание имеющихся на ферме зеленых и голубых особей не давало белых попугайчиков. Определите генотипы имеющихся на ферме птиц.

4.3. Растение кукурузы было выращено из семечка, полученного от опыления сорта «Факел» (высокорослое, с пурпурными зернами), с которого метелки мужских цветков были удалены, пылью сорта «Пигмей» (низкорослое, с белыми зернами) и оказалось похожим на материнского родителя. Высев полученных семян дал следующее расщепление в потомстве F_2 : 272 высокорослых с пурпурными семенами; 209 высокорослых с белыми семенами; 71 низкорослое с белыми семенами и 90 низкорослых с пурпурными семенами. Определите тип наследования и генотипы родителей и потомков.

4.4. При скрещивании черных собак породы кокер-спаниель получается потомство четырех мастей: 9 черных, 3 рыжих, 3 коричневых, 1 золотистый. Черный кокер-спаниель был скрещен с золотистым. От этого скрещивания в помете был золотистый щенок. Какое соотношение в потомстве можно ожидать от скрещивания этого черного кобеля с рыжей чистопородной самкой?

4.5. При скрещивании рябого петуха, имеющего простой гребень, с рябой курицей с ореховидным гребнем получили следующее потомство: петухи – 23 рябых с розовидным гребнем, 19 рябых с ореховидным гребнем; куры – 12 рябых с ореховидным гребнем, 8 рябых с розовидным гребнем, 11 не рябых с ореховидным гребнем, 10 не рябых с розовидным гребнем. Как наследуются признаки? Определите генотипы родителей и потомков.

4.6. При скрещивании черных и белых кроликов в F_1 все потомки оказались черными, а в F_2 произошло расщепление: черных – 130, белых – 54, желтых – 23 (всего 207). В возвратном скрещивании гибридов F_1 с исходными белыми получили следующий результат: черных – 51, белых – 35, желтых – 15 (всего



101). Определите генотипы исходных форм. Объясните полученные результаты.

4.7. При скрещивании растений лука, имеющих фиолетовую окраску чешуй и шаровидную форму луковицы, с растением, имеющим желтую окраску чешуй и удлиненную форму луковицы, были получены растения, фенотипически похожие на первого родителя. В F_2 получили следующее расщепление: 362 растения с фиолетовой окраской чешуй и шаровидной луковицей; 119 растений с фиолетовой окраской чешуй и продолговатой луковицей; 93 растения с красной окраской чешуй и шаровидной луковицей; 31 растение с красной продолговатой луковицей; 29 растений с желтой шаровидной луковицей; 12 растений с желтой продолговатой луковицей. Определите тип наследования и генотипы родителей и потомства.

4.8*. Белое оперение кур определяется двумя парами не сцепленных неаллельных генов. В одной паре доминантный ген определяет окраску, а рецессивный аллель – отсутствие ее. В другой паре доминантный аллель является геном супрессором доминантного гена из предыдущей пары, то есть подавляет окраску, а его рецессивный аллель не влияет на окраску. При скрещивании белых птиц с окрашенными, в потомстве наблюдали следующее расщепление по цвету: 5055 белых к 3033 окрашенным. Определите генотипы родителей и потомства.

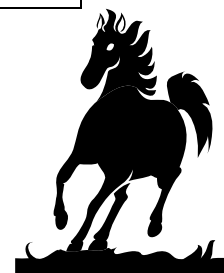
4.9. Можно предположить, что среди ферментов, играющих роль при образовании хлорофилла ячменя, имеются два со следующими свойствами: в отсутствие одного из них растение оказывается белым, а в отсутствие другого – желтым, в отсутствие обоих – белым. Образование каждого из ферментов определяется своим геном (другая аллель здесь бездеятельна), гены эти находятся в различных хромосомах. Какое расщепление по цвету следует ожидать среди потомства самоопыленного ячменя, гетерозиготного по обоим генам?

4.10*. При скрещивании белозерного и пурпурного растений кукурузы F_1 белозерное, а в F_2 получено: 138 белых семян, 39 пурпурных. К какому типу наследования относится этот случай? Определите генотипы всех форм. Какое будет потомство в F_A ?

4.11. Цветовые вариации в окраске лошадей определяются сочетанием трех пар не сцепленных неаллельных генов. Различным мастям соответствуют следующие генотипы:

aaB-E- - гнедая,	aabb ^{ee} - рыжая,
A-B-E- - саврасая,	A-bbE- - булано-саврасая,
A-bb ^{ee} - соловая,	A-B- ^{ee} - мышастая,
aaB- ^{ee} - бурая,	aabbE- - буланая

Известно, что скифы продавали в Китай золотистых или рыжих лошадей, такие лошади стоили очень дорого и не раз на табуны скифских лошадей нападали, но никогда ни в одном табуне не было одновременно рыжих кобыл и жеребцов, а между тем скифы все время торговали рыжими жеребьями.



Когда табуны скифов угоняли, скифы смеялись, так как лошади были полудикими, злыми и часто возвращались домой, но главное, с кем бы ни скрещивали угнанных рыжих кобыл в соседних странах, никогда не появлялись рыжие жеребята. Почему? Каковы были генотипы скрещиваемых форм, чтобы получать золотистых жеребят? Как поддерживался генотип жеребцов?

4.12. В реципрокных скрещиваниях коричневых и сапфировых гомозиготных норок F_1 все щенки коричневые, а в F_2 46 коричневых, 5 сапфировых, 12 алеутских, 11 платиновых. Определите генотипы родителей и потомков.

4.13. Цвет зерен у пшеницы контролируется двумя парами неаллельных генов. При этом доминантные гены обуславливают красный цвет, а рецессивные окраски не дают. Скрещивались краснозерные растения, имеющие разную по интенсивности окраску. В потомстве 75% растений оказались красными, а 25% – белозерными. Определите генотипы родителей и потомков.

4.14. В медицинской генетике известен случай, когда в семье, где отец имел I группу крови, а мать III, родилась девочка с I группой. Она вышла замуж за мужчину с II группой крови, и у них родились две девочки: первая с IV, вторая – с I группой. Появление в третьем поколении девочки с IV группой крови от матери с I группой вызвало недоумение, однако подобные случаи уже были описаны в литературе. Было предположено, что здесь действует редкий рецессивный эпистатический ген, который подавлял гены,

определяющие формирование групп крови А и В . Принимая эту гипотезу, установите генотипы всех трех поколений и определите возможные группы крови детей в семье у дочери с IV группой крови, если она выйдет замуж за мужчину с IV группой крови и гетерозиготного носителя этого эпистатического гена.

4.15. Красная окраска луковицы у лука определяется доминантным геном, желтая – его рецессивным аллелем. Однако проявление гена окраски возможно при наличии другого, не сцепленного с ним доминантного гена, рецессивный аллель которого подавляет окраску, и луковицы оказываются белыми. Краснолуковичное растение скрестили с желтолуковичным, в потомстве оказались особи с красными, желтыми и белыми луковицами. Определите генотипы родителей и потомков.



4.16. Цвет кожи человека определяется взаимодействием двух пар генов по типу кумулятивной полимерии. Определите, у кого из мулатов кожа темнее, если известны их генотипы: а) $A_1 a_1 a_2 a_2$, б) $A_1 A_1 a_2 a_2$, в) $A_1 a_1 A_2 A_2$, г) $A_1 a_1 a_2 A_2$.

4.17. От скрещивания растений люцерны с пурпурными и желтыми цветками в F_1 все цветки были зеленым. В F_2 произошло расщепление: появилось – 169 с зелеными цветками, 64 с пурпурными, 67 с желтыми и 13 с белыми. Как наследуется признак? Определите генотипы исходных растений.

4.18. При скрещивании кроликов агути с черными в F_1 получили крольчат с окраской агути, а в F_2 – 68 агути, 17 черных и 6 голубых крольчат. Как наследуется признак? Определите генотипы родителей и потомков.

4.19. У кукурузы сорта Класс в початке имеется 16 рядов зерен, а у кукурузы сорта Слабак – 8 рядов. При скрещивании этих сортов в F_1 наблюдается промежуточный фенотип, в среднем 12 рядов. Растения в F_2 по количеству рядов полиморфны, количество рядов варьирует у них от 8 до 16, однако, в каждом из 32 початков имеется столько же рядов, что и у одного из родителей. Сколько генов определяют данный признак?

4.20. При скрещивании пшеницы с красным плотным колосом с пшеницей с белым рыхлым колосом в F_1 получили растения с красными колосьями со средней плотностью. В F_2 – 185 красных с плотным колосом, 360 красных средней плотности, 182 красных с рыхлым колосом, 12 с белым плотным колосом, 25 белых средней плотности, 10 белых с рыхлым колосом. Всего 774 растения. Как наследуются признаки? Каковы генотипы исходных форм?

4.21. При скрещивании овса с черными и белыми чешуями зерна в F_1 получили растения с черными чешуями, в F_2 получили 418 черных, 100 серых, 42 белых. Как наследуется признак? Какое скрещивание нужно поставить для проверки вашего предположения?

4.22. Высота растений сорго, гомозиготного по рецессивным аллелям, равна 40 см. Высота растения, гомозиготного по доминантным аллелям, равна 240 см. Сколькими генами контролируется высота растения сорго, если в F_2 $1/32$ растений имели длину одного из родителей?

4.23. При скрещивании жемчужных гуппи с нормальным спинным плавником с белыми, имеющими плавник «шлейф», в F_1 все гуппи жемчужные с плавником «шлейф», в F_2 наблюдается расщепление: 129 жемчужных с «шлейфом», 35 жемчужных с нормальным плавником, 41 голубых с «шлейфом», 18 голубых с нормальным плавником, 32 серых с «шлейфом», 12 серых с нормальным плавником, 12 белых с плавником «шлейф», 5 белых с нормальным плавником. Как наследуются признаки? Что получится, если скрестить голубых и белых гуппи из F_2 с плавником «шлейф»?

4.24. Скрещивают рыбок меченосцев, имеющих два черных пятна на хвосте, с меченосцами без пятен. В F_1 все меченосцы имели серебристый хвост, в F_2 появились рыбки следующего фенотипа: 55 – с серебристым хвостом, 17 – с двумя черными пятнами, 28 – с неокрашенным хвостом. Как наследуется признак? Определите генотипы родителей.

4.25. Скрещиваются душистый горошек с белыми пазушными цветами с растениями с белыми верхушечными цветами. В F_1 все растения имели пурпурные пазушные цветы. В F_2 поя-

вились следующие фенотипы: 415 растений с пурпурными пазушными цветами, 140 – с пурпурными верхушечными цветами, 350 – с белыми пазушными цветами, 95 – с белыми верхушечными. Определите генотипы родителей и потомства и тип взаимодействия генов.

4.26. При скрещивании тригетерозигот между собой было получено следующее расщепление в F_2 : ABC – 0, abc – 1, ABc – 0, abC – 3, Abc – 12, aBC – 9, AbC – 36, aBc – 3. Объясните полученные результаты.

4.27. При скрещивании тригетерозигот между собой было получено следующее расщепление в F_2 : ABC – 0, abc – 4, ABc – 36, abC – 12, Abc – 0, aBC – 0, AbC – 0, aBc – 12. Объясните полученные результаты.

4.28. При скрещивании тригетерозигот между собой было получено следующее расщепление в F_2 : ABC – 27, abc – 4, ABc – 9, abC – 12, Abc – 3, aBC – 0, AbC – 9, aBc – 0. Объясните полученные результаты.

4.29. При скрещивании тригетерозигот между собой было получено следующее расщепление в F_2 : ABC – 27, abc – 9, ABc – 0, abC – 0, Abc – 12, aBC – 0, AbC – 9, aBc – 7. Объясните полученные результаты.

4.30. При скрещивании тригетерозигот между собой было получено следующее расщепление в F_2 : ABC – 27, abc – 4, ABc – 0, abC – 12, Abc – 12, aBC – 0, AbC – 9, aBc – 0. Объясните полученные результаты.





Сцепленное наследование и кроссинговер, построение генетических карт

Признаки, гены которых расположены в одной хромосоме, наследуются сцепленно. Во время первой профазы мейоза при конъюгации хромосом происходит обмен гомологичными участками, это явление называется «кроссинговер» или «рекомбинация».

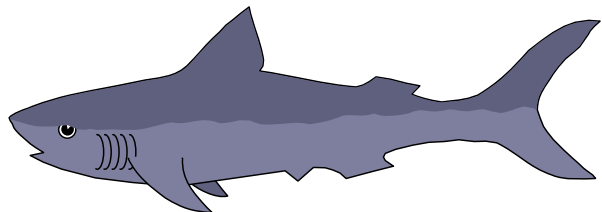
Возникшие в результате кроссинговера гаметы называются кроссоверными, а рекомбинантное потомство часто называют кроссоверами.

Частота кроссинговера есть функция расстояния между генами, поэтому это обстоятельство стали использовать для генетического картирования. Для каждой хромосомы составляется на основании тригибридных скрещиваний генетическая карта, на которой показано расположение генов друг относительно друга. Расстояние между генами мерится частотой кроссинговера. Расстояние в 1% кроссинговера принято называть 1 морганидой.

У прокариот также возможно картирование, в основе этого лежит анализ рекомбинантного потомства. Рекомбинантное потомство у различных типов бактерий возникает в результате следующих процессов: трансдукции, конъюгации и трансформации. В основе картирования лежат различные типы скрещиваний.

ЗАДАЧИ

5.1*. У акул серый цвет тела доминирует над белым, а нормальная длина плавников – над укороченными, гены окраски тела и размеров плавников сцеплены и находятся друг относительно друга на расстоянии 20 морганид.



Скращено: гетерозиготная по обоим признакам особь с белой с укороченными плавниками. Какое потомство следует ожидать от этого скрещивания?

5.2. У человека locus резус-фактора сцеплен с locus, определяющим форму эритроцитов, и находится от него на расстоянии 3 морганид. Резус-положительность и эллиптоцитоз (эритроциты эллиптической формы) определяются доминантными аутосомными генами. Один из супругов гетерозиготен по обоим признакам, причем эллиптоцитоз он унаследовал от одного родителя, а резус положительность – от другого. Второй супруг резус – отрицательный и имеет нормальные эритроциты. Определите процентное соотношение вероятных генотипов и фенотипов детей этой семьи.

5.3*. У дрозофилы во 2 хромосоме в локусе 48,5 морганид находится ген, определяющий черную окраску тела, а в локусе 54,5 – locus, определяющий пурпурный цвет глаз. Оба гена рецессивные. У мух дикого типа глаза красные, а тело – серое. В X – хромосоме на 51,5 морганиде расположен ген, определяющий форму края крыла, у рецессивных мутантов форма крыла зазубрена, а у дикарей – нет. На 5,5 морганиде располагается ген, рецессивный аллель которого в гомозиготе дает фенотип увеличения фасеток глаза. Определите вероятные фенотипы потомства от скрещивания, где самка была гетерозиготна по всем перечисленным признакам, а самец – гомозиготен, и рецессивные гены получены от одного из родителей?

5.4. У человека ген гемофилии и ген цветовой слепоты расположены в X-хромосоме на расстоянии 9,8 морганид. Оба гена рецессивны. Ген синдрома дефекта ногтей и коленной чашечки находится в аутосоме, и на расстоянии 10 морганид от него расположен ген, определяющий группу крови по системе АВО. Ген синдрома дефекта ногтей и коленной чашечки – доминантный ген. Женщина со II группой крови и гетерозиготная по всем остальным признакам выходит замуж за мужчину с III группой крови, дальтоника и нормального по остальным анализируемым признакам. Определите вероятность рождения девочек без аномалий и с I группой крови, если известно, что у матерей супругов была I группа крови, и они обе были дальтониками.

5.5. В лаборатории после облучения гамма-лучами в популяции дрозофил возникла новая мутация «складчатые крылья» – «а». Для локализации данной мутации было проведено скрещи-

вание с линией, маркированной по 2 хромосоме геном «**cn**» – ярко-красные глаза и по 3 хромосоме геном «**e**» – черное тело. Результаты были следующие:

P	aae⁺e⁺cn⁺cn⁺	X	AAee cn cn
	складчатые крылья, серое тело, красные глаза		нормальные крылья, черное тело, ярко-красные глаза
F ₁	Aa e⁺e cn⁺cn		
	нормальные крылья, серое тело, красные глаза		
FF ₂	221 – норм. крылья, серое тело, красные глаза		
	74 – норм. крылья, серое тело, ярко-красные глаза		
	90 – норм. крылья, черное тело, красные глаза		
	26 – норм. крылья, черное тело, ярко-красные глаза		
	102 – складчатые крылья, серое тело, красные глаза		
	32 – складчатые крылья, серое тело, ярко-красные глаза		

Определите группу сцепления, в которой локализован мутантный ген.

5.6. Скрещиваются две линии дрозофилы: 1 – редуцированные крылья, красные глаза, со щетинками, 2 – нормальные крылья, коричневые глаза, без щетинок. В F₁ все мухи с нормальными крыльями, красными глазами, со щетинками. В F₂ было получено следующее расщепление:

125	нормальные крылья, красные глаза, есть щетинки
41	нормальные крылья, красные глаза, нет щетинок
19	нормальные крылья, коричневые глаза, нет щетинок
62	нормальные крылья, коричневые глаза, есть щетинки
22	редуцированные крылья, красные глаза, нет щетинок
58	редуцированные крылья, красные глаза, есть щетинки

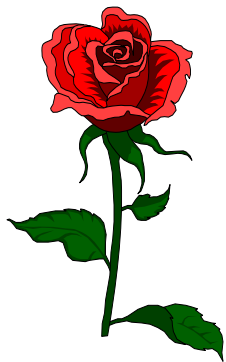
Объясните полученные результаты.

5.7. Самка дрозофилы, гетерозиготная по сцепленным с полом рецессивным генам **a**, **b**, **d**, скрещена с самцом, который рецессивная тригомозигота. Получено следующее потомство: +++ – 390, **abd** – 360, **a++** – 42, **+bd** – 32, **ab+** – 30, **++d** – 34, **a+d** – 2, **+b+** – 3. Если ген **a** занимает на карте локус 0, то определите положение локусов «**b**» и «**d**».



5.8. Некий рассеянный студент определял положение на карте третьей хромосоме трех мутаций: **a** – красновато-коричневые глаза, **b** – щетинки над глазами, **d** – черный цвет тела. К сожалению он забыл записать генотипы родительских мух. Поэтому он взял самок из F_1 , которые все были дикого типа, и поставил анализирующее скрещивание с самцами тригомозиготами. Результаты представлены в таблице. Объясните полученные результаты. Каковы генотипы родителей?

Фенотип потомства	число мух
дикий тип	51
пучки щетинок над глазами	144
черные	54
красновато-коричневые глаза	10
черные, красновато-коричневые глаза	130
пучки щетинок, красновато-коричневые глаза	43
пучки щетинок, черные	7
черные, пучки щетинок, красновато-коричневые глаза	61



5.9. Для выяснения локализации 2-х генов, один из которых контролирует окраску проростка (фиолетовые – **A**, зеленые – **a**), другой – наличие или отсутствие лигулы на листьях (**Lg** и **lg** соответственно). Были поставлены следующие скрещивания:

а) фиолетовые проростки х зеленые проростки,
 листья с лигулой листья без лигулы
 F_A : **A Lg** – 240, **A lg** – 134, **a Lg** – 102, **a lg** – 243,
 всего – 719.

б) фиолетовые проростки, х зеленые проростки,
 листья без лигулы листья с лигулой
 F_A : **A Lg** – 555, **A lg** – 1219, **a Lg** – 1156, **a lg** – 570,
 всего – 3500.

Определите, сцеплены ли эти гены.

5.10. На основании приведенных ниже данных о частоте кроссинговера между 7 генами, локализованными во 2-й хромосоме кукурузы, постройте генетическую карту этой хромосомы.

Пары генов	% рекомбинантов	Пары генов	% рекомбинантов
al-lg	7	gl2-R2	19
al-gl2	26	gl2-Ht	30
al-R2	45	gl2-d5	4
al-Ht	4	gl2-V4	22
al-d5	30	R2-Ht	49
al-V4	48	R2-d5	15
lg-gl2	19	R2-V4	3
lg-R2	38	V4-Ht	49
lg-Ht	11	V4-d5	49
lg-d5	23	Ht-d5	34
lg-V4	41		

5.11. Определите локализацию генов друг относительно друга. Для уточнения локализации гена **Br** относительно генов **P** и **Fi** было поставлено следующее скрещивание: растение кукурузы с зеленым стержнем початка (**p**), короткими междоузлиями (**br**), бледно-зелеными проростками (**fi**) скрестили с растением, имеющим красные стержни початков (**P**), длинные междоузлия (**Br**), зеленые проростки (**Fi**). Гибрид скрестили с анализатором – растением с зелеными стержнями початков, короткими междоузлиями и бледно-зелеными проростками. Результаты этого скрещивания представлены ниже

346 – P Br Fi	20 – P Br fi
345 – p br fi	35 – p br Fi
264 – P br f	13 – P br Fi
290 – p Br Fi	13 – p Br fi
всего – 1326.	

5.12. Гладкая форма семян кукурузы доминирует над морщинистой, окрашенная (пурпурный цвет) – над неокрашенной. Оба гена сцеплены. При скрещивании кукурузы с гладкими пурпурными семенами с растениями, имеющими морщинистые белые семена в потомстве, получено: пурпурных гладких – 4152, пурпурных морщинистых – 149, белых гладких – 152, белых морщинистых – 4163. Определите расстояние между генами.

5.13. Скрещены две линии мышей: в одной из них животные имели волнистую короткую шерсть, в другой – шерсть была

длинной и прямой. Все гибриды первого поколения имели прямую короткую шерсть, в F_A получили следующее расщепление: 27 – прямая короткая шерсть, 99 – короткая волнистая шерсть, 98 – длинная прямая шерсть, 24 – длинная волнистая шерсть. Как наследуются эти две пары признаков?



5.14. Определите генотип гетерозигтного родителя, порядок генов и расстояние между генами, исходя из следующего расщепления в F_A :

$ABC - 104, ABc - 221, abc - 180, aBC - 5, aBc - 109, Abc - 5, abC - 191, ABC - 169.$

5.15. При скрещивании дрозофил в F_A были получены следующие результаты:

ec cv+ ct	2125	ec+ cv ct	223
ec cv ct+	273	ec+ cv+ ct+	5
ec cv+ ct+	215	ec cv ct	3
ec+ cv+ ct	265	ec+ cv ct+	2207

Фенотип каждого из аллелей был следующим: ec + – нормальные фасетки глаза, ec – крупные грубые фасетки, cv+ – поперечная жилка крыла, cv – поперечная жилка на крыле отсутствует, ct+ – нормальные крылья, ct – вырезка на крыле. Знак «+» говорит о том, что это признак дикого типа доминирующий. Определите генотипы родителей и локализацию генов.

5.16. У томатов известны следующие пары признаков: плод округлый – O, плод плоский – o, плод опушенный – p, плод неопушенный – P, цветки одиночные – C, цветки собраны в соцветия – c. Все три гена находятся во второй хромосоме. На основании результатов анализирующего скрещивания определите порядок генов и расстояние между ними, а также генотип гетерозигтного родителя: $OPC - 73, OpC - 2, oPC - 110, opC - 306, OPc - 348, Opс - 96, oPc - 2, опс - 63.$

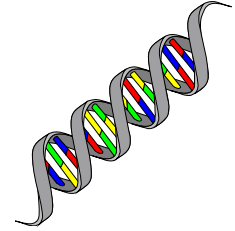
5.17. На основании результатов 1 и 2 скрещиваний (F_B) установите порядок 4-х генов, расстояние между ними и генотип гетерозигтных родителей.

1) $ABC - 669, abC - 139, aBC - 3, ABc - 121, Abc - 2, aBc - 2280, abc - 658, ABC - 2215;$

2) $bcP - 8, bCP - 441, bCp - 90, Bcp - 376, BCP - 14, BcP - 64, bcP - 141, BCp - 153.$

5.18. Рecessивные мутантные гены **a** и **b** находятся на расстоянии 15 морганид. Какова частота появления нормальных особей в потомстве от анализирующего скрещивания, в котором гетерозиготный родитель обладает генотипом **a+ / +b**?

5.19. Гены **a**, **b**, **c** расположены на хромосомной карте в алфавитном порядке. Расстояние между генами **a** и **b** – 15 морганид, **b** и **c** – 12 морганид. Коэффициент коинциденции равен 20%. Какова ожидаемая частота гамет **+++** у особи с генотипом **a++ / +bc**?



5.20. Проведены двухфакторные скрещивания между четырьмя ts-мутантами (A5, A7, A9, A1). При культивировании при 40 градусах появились рекомбинанты дикого типа в следующих соотношениях:

A7-A5 – 16%,

A9-A5 – 20%,

A9-A7 – 4%,

A1-A5 – 6%,

A1-A7 – 10%,

A1-A9 – 14%.

Определите последовательность генов на генетической карте.

5.21. У мышей гены альбинизма и окраски глаз сцеплены и располагаются в одной хромосоме. Мыши **C^{e+} / C^{e+}** – белые с черными глазами, **+p / +p** – серые с розовыми глазами. При анализирующем скрещивании между мышами с генотипом **C^{e+} / +p** с мышами **C^e p / C^e p** появилось следующее потомство: белые темноглазые – 240, белые розовоглазые – 31, серые темноглазые – 34, серые розовоглазые – 274. Рассчитать расстояние между генами.

5.22. При анализе 100 асков, полученных в результате скрещивания грибов-аскомицетов с неупорядоченными тетрадами с генотипами – **авс // +++**, обнаружили

43 аска со спорами генотипа (**авс**), (**авс**), (**+++**), (**+++**);

40 – с генотипами (**ав+**), (**ав+**), (**++с**), (**++с**);

10 – (**а+с**), (**++с**), (**ав+**), (**+в+**);

7 – (**а++**), (**+++**), (**авс**), (**+вс**).

На основании этих данных определите, как наследуются гены **a**, **b** и **c**.

5.23. Проведены скрещивания температурочувствительных (ts) мутантов мелкого фага с кольцевым геномом. Были получены следующие результаты:

Скрещивание ts – мутантов	Доля рекомбинантов дикого типа при температуре 40°C
24x26	5
24x29	7
29x210	3
27x24	15
26x29	12
210x27	5
26x27	10

На основании полученных результатов постройте карту хромосомы.

5.24. У пекарских дрожжей есть ауксотрофные формы, неспособные синтезировать аденин и лизин. При скрещивании двух таких форм диплоидный гибрид бывает прототрофом, т.е. способен синтезировать обе аминокислоты. Опишите результаты тетрадного анализа такого гибрида при условии, что штаммы будут выращиваться на минимальной среде.

5.25. Последовательность передачи генов у различных Hfr-штаммов *E.coli* различны. Для нескольких штаммов она представлена ниже. Постройте на основе этих данных карту бактериального генома:

Hfr-штаммы	Последовательность передачи генов
1	ACE
2	DBE
3	EBD
4	CAD

5.26. Проведены двухфакторные скрещивания между четырьмя температурочувствительными мутантами: A5, A7, A43, A96. Результаты скрещивания представлены в таблице ниже, цифры в таблице означают долю рекомбинантов дикого типа в

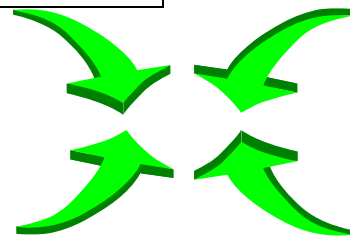
потомстве при культивировании при 40°C. Определите последовательность генов на генетической карте.

	A5	A7	A43	A96
A5	–			
A7	16%	–		
A43	20%	4%	–	
A96	6%	10%	14%	–

5.27. У гаплоидной хлебной плесени *Neurospora crassa* известны два типа скрещиваемости: А и а. Образование асков происходит только при слиянии ядер различных типов. В мейозе «типы скрещиваемости» ведут себя подобно аллелям одного гена и расходятся в разные аскоспоры. По представленным данным о наборах аскоспор в асках определите расстояние на генетической карте от центромеры до локуса, определяющего тип скрещиваемости.

Положение споры в аске	Число асков
ААААаааа	105
ааааАААА	129
ААааААаа	9
ааААааАА	5
ААааааАА	11
ааААААаа	14

5.28. Определите генотипы гетерозиготного родителя, порядок генов и расстояние между ними, исходя из результатов анализирующего скрещивания АВС – 76, АвС – 2, аВс – 3, Авс – 100, Аbc – 310, авС – 321, Авс – 97, авс – 71.



5.30. Определение расщепления в тетрадах при скрещивании дисомика по 3 хромосоме у дрожжей (**leu /Leu**) с гаплоидом (**leu**), если ген **Leu** расположен на расстоянии 10 сМ от центромеры.

5.29. Доминантная мутация **Antp** (3 хромосома) дрозофилы превращает усики в конечности, доминантная мутация **Sb** вызывает укорочение щетинок, рецессивная мутация **ry** обуславливает красновато-коричневый цвет глаз. Проводилось скрещивание са-

мок **Asntp//ry Sb** с самцами **ry//ry**. Результаты представлены в таблице:

Фенотип потомства	число мух
дополнительные конечности	1140
короткие щетинки, красновато-коричневые глаза	1078
дикий тип	58
дополнительные конечности, короткие щетинки	70
красновато-коричневые глаза	110
короткие щетинки	2
дополнительные конечности, короткие щетинки, красновато-коричневые глаза	43

Объясните полученные результаты.

5.30. Материнское растение кукурузы обладает рецессивными признаками неокрашенности, морщинистости и восковидности зрен. Отцовское – гетерозиготно по каждому из этих признаков и имеет фенотип: окрашенные, крахмалистые, гладкие зерна. Потомство от этого скрещивания оказалось следующим: окрашенных, морщинистых, крахмалистых – 41, окрашенных морщинистых восковидных – 9, окрашенных гладких восковидных – 1, бесцветных гладких крахмалистых – 8, бесцветных гладких восковидных – 41. В одной или разных хромосомах находятся данные признаки? Докажите.





Мутагенез

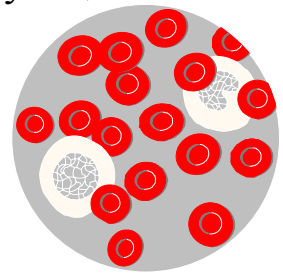
Различают два типа изменчивости: генотипическую (изменение генотипа, сохраняющееся в ряду поколений) и фенотипическую (не затрагивающую генотипа и не сохраняющуюся при половом размножении). Далее выделяют следующие виды наследственной изменчивости: мутационную и комбинативную. Мутационная – внезапные скачкообразные изменения наследственного материала. Комбинативная – изменчивость, возникающая в результате комбинаторики и рекомбинаторики генов.

Мутационная изменчивость бывает следующих типов: 1) генные мутации (вставки, выпадения, перемещения нуклеотидов); 2) хромосомные перестройки – абберации (дупликации, делеции, инверсии, транслокации); 3) геномные мутации, или полиплоидия (ауто-, алло-, гетерополиплоидия).

ЗАДАЧИ

6.1. В популяции камбалы есть серия аллелей, определяющих особенности окраски; эта серия состоит из 7 членов (p^o , p^a , p^{cc} , p^b , p^n , p , P). Какие генотипы рыб возможны в этой популяции?

6.2*. У человека группы крови определяются тремя аллелями одного локуса I. Первую группу крови имеют люди с генотипом $I^o I^o$, вторую – $I^o I^A$, $I^A I^A$; третью – $I^o I^B$, $I^B I^B$ и четвертую – $I^A I^B$. В родильном доме перепутали двух мальчиков. Родители одного из них имели I и II группу крови, родители другого – II и IV. Исследования показали, что дети имеют I и II группы крови. Определите, кто чей сын?



6.3. У мальчика I группа крови, у его сестры – IV. Определите группу крови родителей.

6.4. У матери I группа крови, у отца – III. Могут ли дети унаследовать группу крови своей матери?

6.5. У родителей со II группой крови родился сын-гемофилик с I группой крови. Оба родителя здоровы. Определите вероят-

ность рождения второго сына здоровым и его возможные группы крови. Гемофилия – рецессивный признак, сцепленный с полом.

6.6. В семье, где жена имеет I группу крови, муж- IV, родился сын-дальтоник с III группой крови. Оба родителя различают цвета нормально. Определите вероятность рождения второго сына со II группой крови и с дальтонизмом. Дальтонизм – рецессивный ген, сцепленный с полом.

6.7. У кролика окраска определяется несколькими аллелями одного и того же локуса. Ген дикой окраски С доминантен по отношению ко всем другим аллелям. Ген шиншилловой окраски c^{ch} доминирует над геном гималайской окраски c^h и над геном альбинизма с. $C > c^{ch} > c^h > c$. На ферме имеются гималайские самки и шиншилловые самцы. Скрещивание дает 25% альбиносов, которые хозяйству нежелательны. Каким должен быть генотип самцов, чтобы свести на нет появление альбиносов?

6.9. Если самка кролика, гибрид от скрещивания альбиноса и черного кролика, скрещивается с самцом гималайской окраски, то каково будет их потомство?

6.10. У жуков листоедов известно 4 фенотипа, определяемые аллелями одного гена «А»: A_1 – полосатые жуки, A_2 – желтые жуки, A_3 – красные жуки, A_4 – черные жуки. Известно, что $A_1 > A_2 > A_3 > A_4$. Ген частично сцеплен с полом. Полосатый фенотип встречается только у 0,5% самцов и широко распространен у самок (59% от всех самок). Как вы можете объяснить этот факт?

6.11. Расу I, гомозиготную по сцепленным генам А, В, С, D, E, скрещивают с расой 2, гомозиготной по рецессивным аллелям этих генов. При возвратном скрещивании F_1 с гомозиготной рецессивной формой оказывается, что они образуют 4 типа гамет: ABCDE, ABCDe, авсdE, авсde. Объясните этот случай наследования.

6.12. Изобразите конъюгацию хромосом (номера обозначены гены):

$$\begin{array}{cccccccccccc} 1 & 2 & 10 & 9 & 8 & 7 & 6 & 5 & 4 & 3 & 11 & 12 \\ \hline 1 & 2 & 3 & 4 & 5 & 6 & 7 & 8 & 9 & 10 & 11 & 12 \end{array}$$

6.13. Изобразите конъюгацию хромосом:

$$\begin{array}{cccccccccccc} 1 & 2 & 3 & 4 & 5 & 6 & 7 & 8 & 9 & 10 & 11 \\ \hline 1 & 2 & 3 & 4 & 5 & 6 & 7 & 7 & 7 & 8 & 9 & 10 & 11 \end{array}$$

6.14. Изобразите конъюгацию хромосом, имеющих следующее расположение генов в гомологах: ABCDEFG*H и ATDCBFG*H. Какие события могут способствовать возникновению данного типа мутации?

6.15. Некоторый организм представляет собой гетерозиготу следующего вида A*BCDEFG // A*BCFEDG (* – центромера). Каковы будут результаты кроссинговера: а) между B и C, б) между E и F?



6.16. Почему полиплоидия уменьшает вероятность нахождения генных мутаций?

6.17. Как можно объяснить образование в анафазе I мейоза моста и фрагмента у лука, обработанного азотистым ипритом?

6.18. Объясните, для чего в линии, используемой для анализа возникающих рецессивных, сцепленных с полом летальных мутаций, введена инверсия?

6.19. Как отличить небольшую дупликацию, проявляющуюся фенотипически в огрублении глазных фасеток у дрозофилы, от доминантного гена со сходным эффектом?

6.20. Самец дрозофилы, гомозиготный по реципрокной транслокации, в которой правые концы II и III хромосом обменены, гетерозиготен по генам **al** – II хромосома и **se** – III хромосома. Оба гена получены от одного родителя данного самца. Какое получится потомство от скрещивания этого самца с самкой генотипа **al al Se Se**?

6.21. Расстояние на карте между генами a и b – 10%, b и c – 25%, c и d – 20%. От скрещивания самки дрозофилы, гетерозиготной по всем 4 генам и инверсии, и самца, гомозиготного рецессива, получено следующее потомство:

++++ – 360, abcd – 350, +bcd – 42, ++cd – 0, ab++ – 0, +++d – 92, +b++ – 0, a+cd – 0, +bc+ – 4, ++c+ – 0, ab+d – 0, +b+d – 0, a+++ – 46, abc+ – 98, a++d – 6, a+c+ – 0.

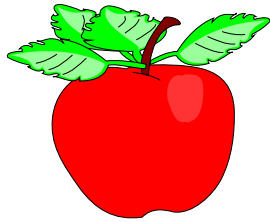
Определите, где была инверсия?

6.22. Самец дрозофилы, гетерозиготный по реципрокной транслокации, в которой правые концы II и III хромосом обменены, имеет рецессивный **al** в нормальной II хромосоме и рецессивный **se** в нормальной III хромосоме. Оба гена получены от од-

ного родителя данного самца. Какое получится потомство от скрещивания этого самца с самкой генотипа **alal sese** ?

6.23. У кукурузы 10 пар хромосом, и можно получить все 10 возможных типов трисомиков. Пусть все 10 типов трисомиков гомозиготны по доминантному аллелю «**A**», а нормальная диплоидная линия гомозиготна по рецессивному аллелю «**a**». Как узнать, в какой хромосоме локализован ген **A**?

6.24. Напишите хромосомную форму плодовитого гибрида, если геном **K** одного вида имеет $n=20$, а геном другого вида – $n=10$.



6.25. Самки дрозофилы с зазубренными крыльями скрещены с самцами дикого типа. В F_1 получено 550 самцов дикого типа, 472 самки с зазубренными крыльями, 515 самок дикого типа.

Объясните полученные результаты.

6.26. На карте локализованы точковые мутации: 1-5-8-4-3-7-2-6. Изобразите на этой карте делеции **D1**, **D2**, **D3**, если с указанными точковыми мутациями они рекомбинируют следующим образом:

делеции	точковые мутации							
	1	2	3	4	5	6	7	8
D1	–	+	+	+	–	+	+	–
D2	+	–	–	–	–	+	–	–
D3	+	–	–	+	+	–	–	+

(«+» – наличие рекомбинации, «–» – ее отсутствие).

6.27. Для проверки на аллелизм 5 хлорофильных мутаций гороха было поставлено 7 скрещиваний. Определить число генов, в которых возникли эти мутации, и выявить мутации, принадлежащие к одному гену.

Фенотип Родителей	Фенотип F_1
1. Светло-зеленый №1 x светло-зеленый №2	мутантный
2. Светло-зеленый №1 x полосатый	мутантный
3. Светло-зеленый №1 x белый	мутантный
4. Светло-зеленый №2 x желтый	зеленый (дикий тип)
5. Желтый x полосатый	зеленый (дикий тип)
6. Желтый x белый	зеленый (дикий тип)
7. Полосатый x белый	мутантный

6.28. Гомозиготных самок, маркированных 5 рецессивными мутациями, локализованными во 2-й хромосоме, скрестили с самцами дикого типа, облученными рентгеновскими лучами. Каждую гетерозиготную самку из F_1 повторно скрестили с гомозиготными рецессивными по исследованным генам самцами (Fa):

самок $cn^+ vg^+ l^+ a^+ or^+ / cn\ vg\ l\ a\ or$ скрещивали с самцами $cn\ vg\ l\ a\ or / cn\ vg\ l\ a\ or$

Опыт поставлен для выявления инверсий, которые могли возникнуть в сперматозоидах облученных самцов. Анализ потомства нескольких самок показал резкое снижение частоты кроссинговера между некоторыми генами. Результаты эксперимента представлены ниже:

гены	частота рекомбинантных особей в опыте, в %	расстояние между генами на стандартной генетической карте
$cn - vg$	10,1	10,5
$vg - l$	0,3	5,0
$l - a$	1,2	27,2
$a - or$	7,0	7,5

Определите, был ли кроссинговер у исходных самок, если был, то какие локусы второй хромосомы затронуты инверсией?

6.29. Четыре мутанта дрожжей, ауксотрофные по гистидину, исследованы в тесте на аллелизм:

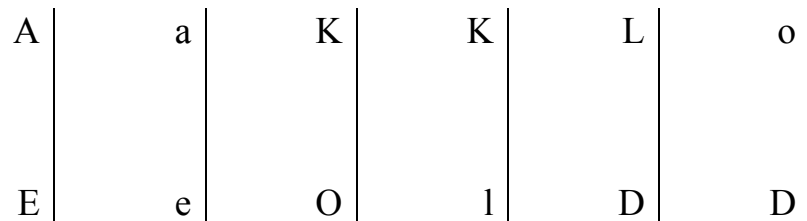
тестеры	мутанты			
	1	2	3	4
his 2	—	—	+	+
his 3	+	+	+	—
his 4	+	—	+	+

Установите, в каких генах произошли исследованные мутации («+» – рост гибрида на среде без гистидина, «—» – отсутствие роста на среде без гистидина).

6.30. При облучении семян гороха были получены 4 гетерозиготы по инверсии A^*BCDEF/A^*BCEDF (точка показывает положение центromеры). При размножении 30% семян оказалось стерильными. Почему? Объясните, если известно, что расстояние между генами D и E – 20%, а между генами C и E – 10%.

6.31. У одного из видов дрозофилы известно семь аллелей гена, кодирующего фермент фосфатазу. Каково число различных генотипов по этому локусу?

6.32. Нарисуйте схему конъюгации следующих хромосом в мейозе



6.33. При скрещивании растений кукурузы с пурпурным алейроном (Pr) и реципрокной транслокацией между 5 и 2 хромосомами с нормальным растением в F₁ были получены полустерильные гибриды с пурпурным алейроном. В возвратном скрещивании гибридов F₁ с исходным нормальным растением были получены следующие результаты:

1526 – полустерильные пурпурные,

1454 – нормальные белые,

291 – полустерильные белые,

343 – нормальные пурпурные. Определите расстояние между геном Pr и точкой транслокации.

6.34. Растения, гетерозиготные по реципрокной транслокации, часто обладают сильно пониженной плодовитостью. Пониженная плодовитость также может возникнуть из-за гетерозиготности по рецессивному летальному аллелю. Какой существует способ, позволяющий различить эти две причины понижения плодовитости?





Пенетрантность

В процессе онтогенеза не все гены реализуются в признак. Часть особей в популяции, имеющих в гомозиготе какой-то ген, могут не обладать проявлением этого гена. Это явление называется пенетрантностью. Пенетрантность выражается в процентах числа особей, несущих признак, к общему числу носителей гена, потенциально способного реализоваться в этот признак.

ЗАДАЧИ

7.1*. Подагра определяется доминантным аутосомным геном. Пенетрантность гена у мужчин составляет 20%, а у женщин она равна нулю. Какова вероятность заболевания подагрой в семье гетерозиготных по этому признаку родителей? Какова вероятность заболевания подагрой в семье, где один из родителей гетерозиготен, а другой нормален по анализируемому признаку?

7.2. Некоторые формы шизофрении наследуются как доминантный аутосомный признак. При этом у гомозигот пенетрантность равна 100%, у гетерозигот – 20%. Определите вероятность рождения больных детей от брака двух гетерозиготных родителей.

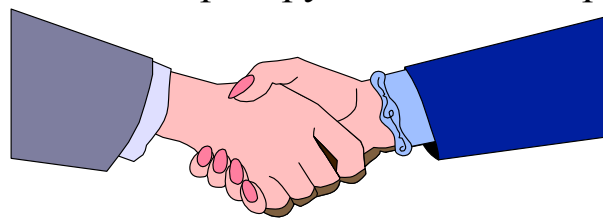


7.3. Ангиоматоз сетчатой оболочки наследуется как доминантный аутосомный признак с пенетрантностью 50%. Какова вероятность рождения больных детей в семье, где оба родителя являются гетерозиготными носителями ангиоматоза?

7.4. Отосклероз (очаговое заболевание косточек среднего уха, способное вызвать глухоту) наследуется по доминантно-аутосомному типу, существуют такие аллели, где пенетрантность признака равна 30%. Гипертрихоз (рост волос по краю ушной раковины) наследуется как признак, сцепленный с У-хромосомой. Определите вероятность проявления обеих аномалий в семье, где жена нормальна и гомозиготна, а муж имеет обе аномалии, кроме того, известно, что мать муж была нормальной гомозиготой по данным признакам.

7.5. Карий цвет глаз доминирует над голубым и определяется аутосомным геном. Ретинобластома (злокачественная опухоль глаза) определяется другим аутосомным геном, пенетрантность которого равна 60%. Какова вероятность рождения голубоглазых детей больными от брака гетерозиготных по обоим признакам родителей?

7.6. Синдром Ван дер Хеве наследуется как доминантный аутосомный плеiotропный ген, определяющий голубую окраску склеры, хрупкость костей и глухоту. Пенетрантность признаков изменчива. В ряде случаев она составляет по голубой склере – 100%, хрупкости костей – 63%, глухоте – 60%. Носитель голубой склеры, нормальный в отношении других признаков синдрома, вступает в брак с нормальной женщиной, происходящей из благополучной по данному синдрому семьи. Определите вероятность рождения детей с хрупкими костями, если известно, что по линии мужа признаками синдрома обладал лишь один из его родителей. Какова вероятность рождения в данной семье глухой девочки?



7.7. Праворукость доминирует над леворукоотью (аутосомный ген), арахнодактилия (паучьи пальцы) наследуется как доминантный аутосомный признак с пенетрантностью 30%.

Определите вероятность появления левшей с арахнодактилией в семье, где оба родителя гетерозиготны по обоим парам признаков.

7.8. Женщина с II группой крови, мать которой страдала ночной слепотой, а отец дальтонизмом, выходит замуж за мужчину с III группой крови – дальтоника, страдающего подагрой. Известно, что отец женщины в конце жизни также болел подагрой, кроме того, оба деда женщины страдали подагрой. Определите вероятность рождения в данном браке детей с I группой крови без аномалий. Дальтонизм и ночная слепота – рецессивные признаки, сцепленные с полом, подагра – доминантный аутосомный признак с пенетрантностью у мужчин – 20%, у женщин – 0%.

7.9. В семье, где здоровые родители имели вьющиеся волосы и карие глаза, родился голубоглазый мальчик с прямыми волоса-

ми, страдающий дальтонизмом и ангиоматозом сетчатой оболочки глаз. Никто из родственников жены не страдал перечисленными заболеваниями, никто из родственников мужа не страдал дальтонизмом, но известно, что его отец и дед по отцовской линии страдали ангиоматозом. Определите вероятность рождения в этой семье следующим ребенком здорового голубоглазого мальчика с вьющимися волосами, если известно, что кареглазость доминирует над голубоглазостью, вьющиеся волосы – над гладкими, дальтонизм – рецессивный признак, сцепленный с полом, а ангиоматоз наследуется как доминантный признак с пенетрантностью у гомозигот – 100%, у гетерозигот – 60%.

7.10. Женщина со II группой крови, отец которой страдал дальтонизмом, и оба родителя не страдали подагрой, но были гомозиготными носителями гена подагры, выходит замуж за мужчину с III группой крови, страдающего подагрой. Определите вероятность рождения в данном браке детей с I группой крови и без аномалий. Дальтонизм – рецессивный признак, сцепленный с полом, подагра наследуется по аутосомно-доминантному типу с пенетрантностью 20% у мужчин и 0% – у женщин.

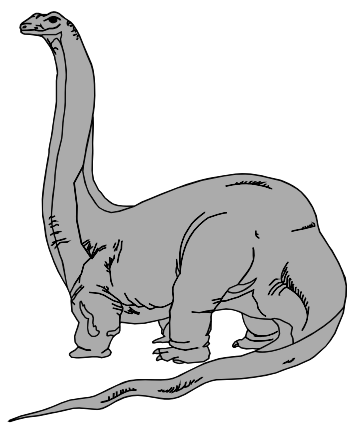
7.11. Некоторые формы шизофрении и подагра наследуются как доминантные аутосомные признаки. При этом пенетрантность шизофрении у гомозигот равна 100%, у гетерозигот – 80%. Пенетрантность подагры у женщин составляет 0%, а у мужчин – 20%. Определите вероятность рождения здоровых детей в браке гетерозиготных по этим признакам родителей.



7.12. В брак вступают женщина, гетерозиготная по арахнодактилии и мужчина, гетерозиготный по ангиоматозу сетчатки. Какова вероятность рождения в браке здоровых детей, если известно, что арахнодактилия – доминантный аутосомный признак с пенетрантностью 30%, а ангиоматоз – доминантный аутосомный не сцепленный с первым геном признак с пенетрантностью 50% .

7.13. Гемофилия – рецессивный сцепленный с полом признак, праворукость доминирует над леворукостью, а арахнодактилия (паучьи пальцы) – доминантный аутосомный признак с пенетрантностью 30%. Определите вероятность рождения мальчи-

ков – леворуких арахнодактиликов, не имеющих патологий свертываемости крови, если известно, что родители – праворукие и не страдают арахнодактилией, но гетерозиготны по этим признакам, а отец матери страдал гемофилией.



7.14. В деревне Гадюкино завелись разноцветные карликовые динозавры. Голубые – гетерозиготы (Aa) с пенетрантностью 25%, желтые – гомозиготы (AA) – пенетрантность 60%, рогатость – доминантный признак, проявляющийся только у самок гомозигот с пенетрантностью 30%, aa – зеленые, – пенетрантность 100%. Учтите, что карликовые динозавры имеют генотип aaXbXb- самки, aaXbY – самцы. Рассчитайте вероятность проявления динозавров обычного цвета от скрещивания между собой голубых рогатых самок с голубыми нерогатыми самцами.

7.15. В семье, где здоровые родители, правши имели вьющиеся и темные волосы, родился мальчик блондин с прямыми волосами, страдающий гемофилией и ангиоматозом сетчатой оболочки глаз. Никто из родственников жены не страдал перечисленными заболеваниями, никто из родственников мужа не страдал гемофилией, но известно, что его отец и дед по отцовской линии страдали ангиоматозом. Определите вероятность рождения в этой семье следующим ребенком здорового праворукого кудрявого брюнета, если известно, что темные волосы доминирует над светлыми, вьющиеся волосы – над гладкими, гемофилия – рецессивный признак, сцепленный с полом, а ангиоматоз наследуется как доминантный признак с пенетрантностью у гомозигот – 100%, у гетерозигот – 60%.

7.16. Отосклероз, а также подагра наследуются как доминантные аутосомные признаки. При этом пенетрантность отосклероза равна 30%. Пенетрантность подагры у женщин составляет 0%, а у мужчин – 20%. Определите вероятность рождения здоровых детей в браке гетерозиготных по этим признакам родителей.

7.17. В деревне Гадюкино появились гоблины, которые способны быть видимыми, только если они рыжие. Пенетрантность проявления доминантного аутосомного гена рыжих волос у гоб-

линов составляет 70%. Какова вероятность появления видимых гоблинчиков, если семейная пара, живущая под мостом – гетерозиготные носители гена рыжего цвета и невидимы, а семейная пара, живущая на мельнице, уже имеет видимого гоблинчика мужского пола? Необходимо помнить, что ген рыжих волос может проявиться только у самцов гоблинов.





Наследуемость , инбридинг и селекция

Развитие любого признака определяется как наследственностью, так и влиянием среды. Следовательно, фенотипическая изменчивость состоит из генотипической и паратипической.

Долю фенотипической изменчивости, определяемой генетическими различиями между особями, измеряют с помощью наследуемости (термин ввел Дж. Лаш) по следующей формуле:

$$H = \frac{V_g}{V_e + V_g} = \frac{V_g}{V_t}$$

H – наследуемость,

V_t – общая фенотипическая дисперсия данного признака,

V_g – генотипическая дисперсия,

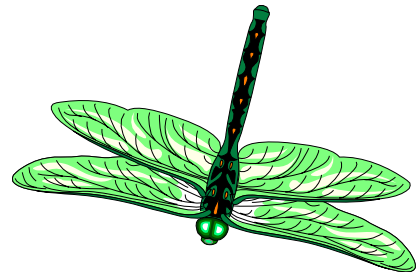
V_e – паратипическая дисперсия, то есть доля фенотипической изменчивости, определяемая условиями среды.

Оценка наследуемости играет важную роль в селекции растений и животных, так как позволяет предвидеть, насколько успешными будут результаты искусственного отбора. При низком коэффициенте наследуемости практически невозможно получить с помощью обычных скрещиваний высокопродуктивную породу по интересующему признаку.

Одним из широко используемых в селекции скрещиваний является инбридинг. Мерой генетических последствий служит коэффициент инбридинга – вероятность того, что у какой-либо особи в данном локусе окажутся два аллеля, идентичные по приспособлению. Зная родословные, можно определить коэффициент инбридинга, который и будет отражать накопление в популяции гомозигот.

ЗАДАЧИ

8.1. Определите наследуемость числа абдоминальных щетинок в линии стрекоз, если их число в исходной линии было 36. Для размножения были отобраны стрекозы со средним числом щетинок 42,8; среднее число щетинок в потомстве отобранных родителей равно 40,6.



8.2. Для одного из сортов культурной земляники были получены следующие показатели наследуемости разных признаков: урожайность – 0,48; плотность ягод – 0,46; величина ягоды – 0,20. Средние значения и стандартные отклонения для этих признаков в родительском поколении были соответственно: 380 ± 91 г; $4,4 \pm 0,6$; $11,3 \pm 3,0$ г. Допустим, мы получили новое поколение, используя в качестве родителей растения, у которых значения каждого признака на два стандартных отклонения превосходили среднее популяционное значение. Каких результатов можно ожидать для каждого из трех признаков после одного поколения отбора?

8.3. В лабораторной популяции средний вес 6-недельных мышей равен 21,5 г. В качестве родителей для получения следующего поколения использовали мышей из выборок: тяжелые мыши со средним весом 27,5 г и легкие мыши со средним весом 15,5 г. Средний вес потомства по достижении 6-недельного возраста составлял в первом случае 22,7 г, а во втором – 18,1 г. Рассчитайте наследуемость веса в каждой из двух выборок.

8.4. В случае, когда известна лишь дисперсия между близнецами, наследуемость можно оценить по следующей формуле: $H = (V_f - V_i) / V_f$, где V_f – фенотипическая изменчивость разнояйцовых близнецов, V_i – фенотипическая дисперсия однояйцовых близнецов. Значения V_f и V_i рассчитываются как среднее квадратов разностей фенотипических дисперсий для двух членов нескольких пар близнецов.

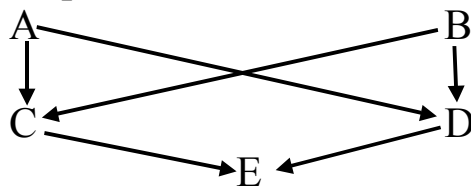
Различия в IQ между близнецами в 10 парах разнояйцовых и 10 парах однояйцовых близнецов были следующие (все обследо-

ванные – это лица мужского пола, и все близнецы воспитывались совместно):

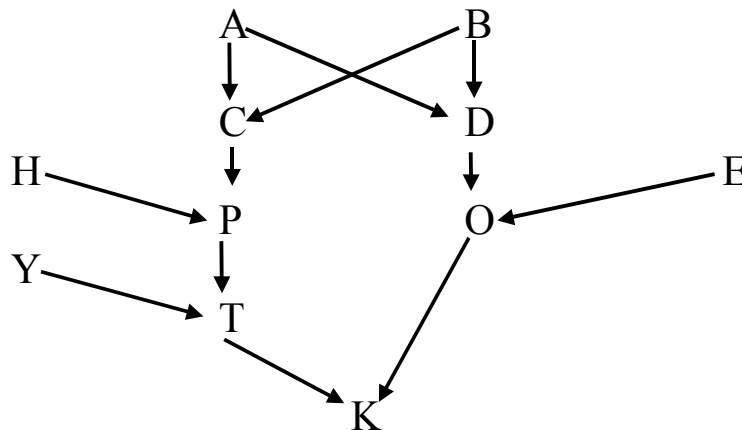
Пара	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
О/Б	4	7	5	3	6	1	9	7	3	7
Р/Б	12	4	9	7	7	11	13	10	9	9

Оцените на основе этих данных наследуемость IQ.

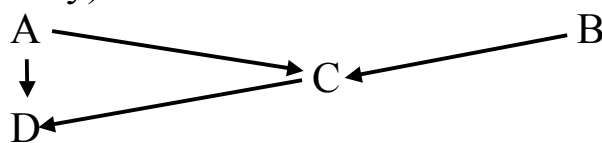
8.5*. Определите коэффициент инбридинга в потомстве E, если дана следующая родословная:



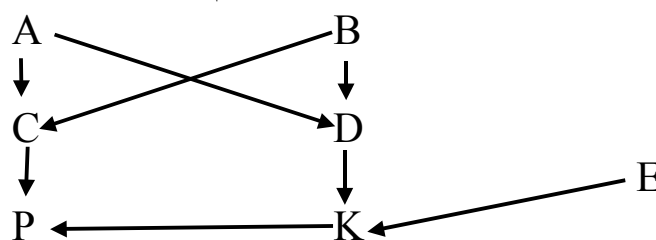
8.6*. Определите коэффициент инбридинга для потомства K:



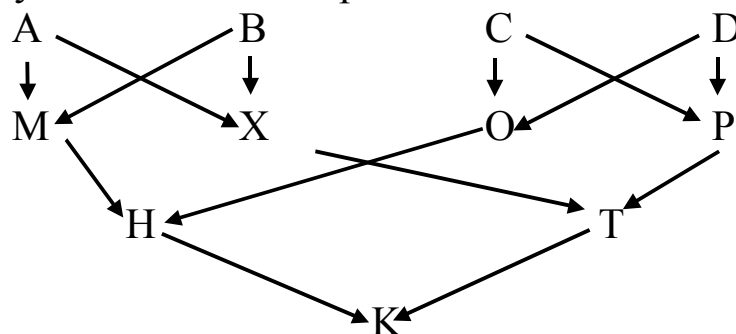
8.7. Скотовод скрещивает быка A с его дочерью C. Каков коэффициент инбридинга потомства D, если A и B в родстве не состояли (см. схему)?



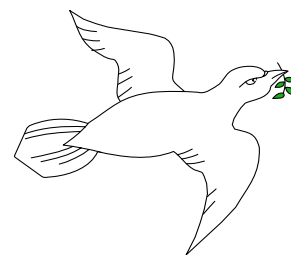
8.8. Рассчитайте коэффициент инбридинга у детей P от брака между дядей и племянницей.



8.9. Рассчитайте коэффициент инбридинга в потомстве К от брака между двойными двоюродными сибсами.

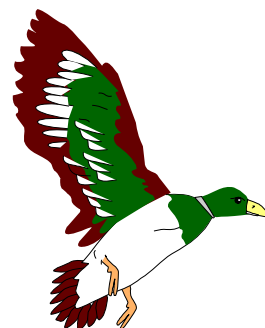


8.10. При скрещивании белых голубей с красными в F_1 все голуби сизые, а в F_2 получено 886 сизых голубей, 302 – красных и 391 – белых. Сколько разных генотипов среди белых голубей? Предложите наиболее рациональный способ для их определения. Какой из признаков легче селекционируется?



8.11. У ржи доминантный признак черноколосности проявляется лишь после цветения. Как отобрать гомозиготные формы, если рожь не способна к самоопылению?

8.12. В стаде бронзовых уток появился нежелательный альбинизм, передававшийся потомству. Как ликвидировать этот нежелательный признак? Пять селезней, заподозренных в том, что они являются носителями по альбинизму, были отобраны для испытания по потомству. От скрещивания их с неродственными бронзовыми самками было получено 229 утят, в том числе 45 альбиносов, которые все оказались самками.



Для испытания селезней по потомству можно производить индивидуальные скрещивания. Однако нецелесообразно проводить более сильную выбраковку, чем это необходимо для элиминации гена альбинизма. Что необходимо сделать и каких особей можно держать в стаде без опасений?

8.13. На ферме 16 дочерей жеребца Орла были покрыты жеребцом Максимом. Пять из 42 родившихся жеребят имели извитую шерсть, которая никогда не наблюдалась у родственных животных. Отец Орла был дедом по материнской, а мать – баб-

кой по отцовской линии Максима. Составьте родословную и объясните появление извитых волос. Какая часть жеребят с обычным волосяным покровом будет нести ген извитости волоса? Какова вероятность того, что любой из потомков Максима, имеющий нормальный волосяной покров, свободен от гена извитости волоса?





Генетика популяций

В 1908 г. два исследователя: Харди в Англии и Вайнберг в Германии независимо друг от друга установили закон, которому подчиняется частота распределения гомозигот и гетерозигот в свободно скрещивающейся популяции, и выразили его в виде формулы, согласно которой частота членов пары аллельных генов популяции распределяется в соответствии с формулой бинома Ньютона:

$$(pA + qa)^2 = 1, \text{ или } p^2AA + 2pqAa + q^2aa = 1.$$

Закон Харди–Вайнберга гласит: в неограниченно большой популяции при отсутствии факторов, изменяющих концентрацию генов, при свободном скрещивании особей, при отсутствии отбора и мутирования данных генов и отсутствии миграции, численное соотношение аллелей A и a остается из поколения в поколение постоянным. Этот закон дает возможность определить вероятность содержания генотипов в свободно скрещивающейся популяции, а по фенотипам определять частоту генов, определяющих этот фенотип.

В природе существуют организмы, являющиеся строгими самоопылителями. Какова динамика генотипов в этом случае, показывают подсчеты по следующим формулам :

$$2^n \times (2 \times K_{AA} + K_{Aa}) - K_{Aa} = AA$$

$$2 \times K_{Aa} = Aa$$

$$2^n \times (2 \times K_{aa} + K_{Aa}) - K_{Aa} = aa,$$

где K_{AA} , K_{Aa} , K_{aa} – коэффициенты, стоящие перед соответствующим генотипом в исходной популяции; n – порядковый номер поколения, если исходное – F_0 .

Например: $F_0 - 3Aa : 2aa$ при коэффициенте размножения равном 4. Тогда $AA = 2^5 \times (2 \times 0 + 3) - 3 = 93$, $Aa = 2 \times 3 = 6$, $aa = 2^5 \times (2 \times 2 + 3) - 3 = 221$. Как видно из этого примера, растет число гомозиготных форм.

ЗАДАЧИ

9.1. Рассчитайте соотношение особей различных генотипов в F_5 :

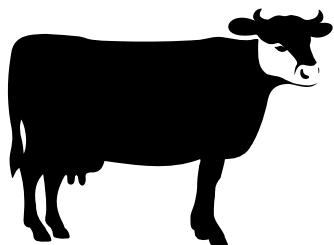
а) $1Aa : 2aa$,

б) $1AA : 2Aa$,

в) $2AA : 1Aa$.

9.2.* Альбинизм у ржи наследуется как аутосомный рецессивный признак. На опытном участке среди 84000 растений обнаружено 210 альбиносов. Определите частоту гена альбинизма у растений.

9.3.* У крупного рогатого скота породы шортгорн красная масть не полностью доминирует над белой. Гибриды от скрещивания красных животных с белыми имеют чалую масть. В районе зарегистрировано 4169 красных, 3780 чалых, 756 белых животных. Определите частоту генов красной и белой окраски в данной популяции.



9.4. Общий альбинизм у людей наследуется как рецессивный аутосомный признак. Заболевание встречается с частотой $1 : 20000$. Вычислите количество гетерозигот в популяции.

9.5. Наследственная метгемоглобинемия обусловлена аутосомным рецессивным геном и встречается среди эскимосов Аляски с частотой $0,09\%$. Определите генетическую структуру популяции по данному признаку.

9.6. В одном городе с устоявшимся составом населения в течение 5 лет среди 25000 новорожденных зарегистрировано 2 больных фенилкетонурией (болезнь, связанная с отсутствием фермента, превращающего фенилаланин в тирозин), которая наследуется по аутосомно-рецессивному типу. Определите количество гетерозигот по фенилкетонурии среди населения данного города.

9.7. Аниридия (отсутствие радужной оболочки) наследуется по аутосомно-доминантному типу и встречается с частотой $1 : 10000$. Определите генетическую структуру популяции.

9.8. Система группы крови Даффи определяется тремя генами одного локуса: Fy^a , Fy^b , Fy^c . Однако Fy^c обнаружена только у африканских негроидов. Fy^a доминирует над Fy^b .

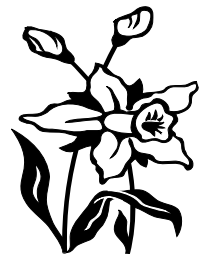
По данным Л.О.Бадаляна, частота гена Fy^a в популяции русских составляет 74,53%. Определите частоту гена Fy^b и определите частоту гетерозигот.

9.9. Система групп крови Кидд определяется двумя генами: Ik^a и Ik^b . Ik^a является доминантным геном по отношению к Ik^b , а лица, несущие его, Кидд-положительны.

Частота гена Ik^a среди населения Кракова равна 0,458. Частота Кидд-положительных людей среди африканских негров составляет 80%. Определите генетическую структуру популяций Кракова и негров по системе Кидд.

9.10. Ген гемофилии (рецессивный, сцепленный с полом) присутствует в популяции с частотой 0,0002. Каковы теоретически ожидаемые генотипы возможных генотипов у мужчин и женщин ?

9.11. У даффодила красная окраска не полностью доминирует над белой: гетерозиготы имеют розовую окраску цветков. Среди всех растений на клумбе 20330 имели красные цветки, 2715 – розовые и 320 – белые. Определите частоту генов красной и белой окраски.



9.12. Система групп крови Диго определяется двумя генами Di и Di^a . Di^a доминирует над Di . Диго-положительные лица (Di^aDi^a ; Di^aDi) встречаются у представителей монголоидной расы.

Частота Диго-положительных среди японцев составляет – 10%. Определите частоты генов Di^a и Di .

9.13*. Врожденный вывих бедра наследуется доминантно, средняя пенетрантность равна 25%. Заболевание встречается с частотой 6:10000. Определите число гомозигот по рецессивному гену.

9.14. Подагра встречается у двух процентов людей и обусловлена аутосомным геном. У женщин ген подагры не проявляется, у мужчин пенетрантность его равна 20%. Определите генетическую структуру популяции по анализируемому признаку, учитывая, что ген подагры доминантный.

9.15. В человеческой популяции существует три генотипа по локусу Pgm1. В выборке 1110 человек:

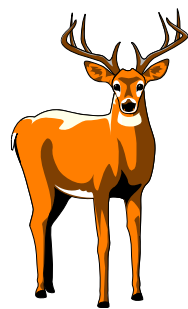
генотип: I/I	1/2	2/2	
число	634	391	85.

Цифрами 1 и 2 обозначены аллели двух типов. Определите частоту генотипов и аллелей.

9.16. Гапlobины, присутствующие в сыворотке крови человека, определяются двумя аллелями одного локуса. В выборке 219 жителей Египта число обладателей различных генотипов было следующим:

генотип	1/1	1/3	3/3
число	9	135	75

Цифрами 1 и 3 обозначены аллели двух типов. Какова частота этих аллелей?

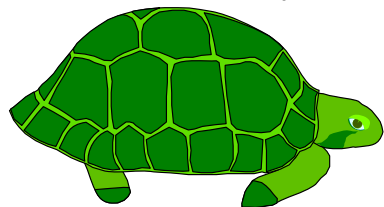


9.17. Некое заболевание оленей наследуется как рецессивный признак. Наблюдения показывают, что страдающие этим недугом олени встречаются в некой популяции с частотой 1: 120 000. Определите генетическую структуру популяции, если известно, что пенетрантность выражения признака – 20%.

9.18. В некоторой популяции частота дальтонизма составляет среди мужчин 0,08 (дальтонизм – рецессивная аллель, сцепленная с полом). Какова ожидаемая частота всех трех генотипов у женщин?

9.19. Ген гемофилии (рецессивный, сцепленный с полом) присутствует в популяции с частотой 0,0002. Каковы теоретически ожидаемые частоты двух возможных генотипов у мужчин и трех – у женщин?

9.20*. Частоты аутосомных аллелей **A** и **a** в трех популяциях растений равны соответственно 0,80 и 0,20. Коэффициенты инбридинга в трех популяциях равны: 0,00; 0,40; 0,80. Какова частота гетерозигот в каждой популяции?



9.21*. Популяция состоит из особей со следующими генотипами: **28 AA**, **24 Aa**, **48 aa**. Рассчитайте коэффициент инбридинга в предположении, что инбридинг – единственный фактор, ответственный за любое отклонение от равновесия Харди–Вайнберга.

9.22. В Японии частота гетерозигот MN по генам, определяющим группы крови системы MN в больших популяциях, в которых выбор брачных партнеров можно считать случайным, рав-

на 0,4928. Однако в небольшом городке, где широко распространены браки между родственниками, частота этого же генотипа равна 0,4435. Рассчитайте коэффициент инбридинга в этом городке, исходя из того, что частоты данных аллелей не отличаются от их частот в большой популяции.

9.23. Искусственно созданная популяция включает 60% особей генотипа **AA**, 30% – **Aa**, 10% – **aa**. Определите генетическую структуру в популяции через 2 поколения: а) в случае самоопыления; б) в случае панмиксии.

9.24. В панмиктической популяции частота аллеля **a** равна 0,1, а в другой – 0,9. В какой популяции больше гетерозигот? Докажите это.

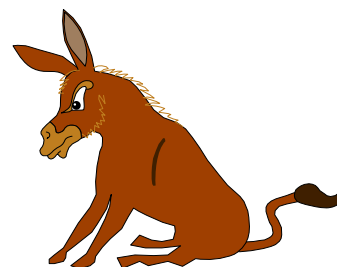
9.25. В одной из человеческих популяций европейцев частота аллели альбинизма составляет 7×10^{-3} . На какое число особей в популяции приходится один альбинос?

9.26. Найдите процент гетерозиготных особей в популяции со случайным скрещиванием, в которой имеется 5% особей рецессивного фенотипа.

9.27. Из 14345 лисиц, изученных Ромашевым и Ильиным, 12 были черными, 678 – сиводушками, а 13655 были рыжими. Найдите частоту генов черной и рыжей окраски в данной популяции. Соответствуют ли наблюдаемые численности ожидаемым, исходя из закона Харди–Вайнберга?

9.28. В один сосуд помещено 10 пар мух дрозофилы из линии с рецессивными коричневыми глазами и 50 пар – из линии дикого типа с доминантными красными глазами. Каково будет соотношение фенотипов и генотипов в F_5 ?

9.29. Доля индивидуумов с рецессивным признаком для гена, сцепленного с полом, равна среди самок осла 19,39%. Какой процент самцов обладает данным признаком?





Циклические скрещивания

В природных и лабораторных популяциях под влиянием факторов окружающей среды возникают фенотипически сходные мутации. Иногда необходимо выяснить, это мутации одного локуса или нет, то есть выяснить аллельность этих признаков. Кроме того, необходимо выяснить количество генов, контролирующих данный признак. Обычные скрещивания в этом случае малоинформативны, так как при скрещивании, например, особей, отличающихся по одному признаку, контролируемом тремя генами, может наблюдаться расщепление только по одному гену, по двум другим генам скрещиваемые формы могут не различаться. Возникает необходимость постановки циклических скрещиваний.

Обычно циклические скрещивания представляются в виде таблицы, где по горизонтали в верхней строке записываются фенотипы материнских организмов исследуемых форм, в случае необходимости их нумеруют, по вертикали записывают фенотипы отцовских организмов тех же форм. В этой системе скрещиваний есть контроль скрещивания внутри каждой линии (проверка на гомозиготность), они отмечены крестиком. Буквой П отмечены прямые скрещивания. Буквой О – обратные.

Фенотипы отцов	Фенотипы матерей			
	Белая 1	Белая 2	Синяя	Красная
Белая 1	+	П	П	П
Белая 2	О	+	П	П
Синяя	О	О	+	П
Красная	О	О	О	+

Анализ всей системы скрещиваний позволит установить и генотип каждого организма, и общее количество генов, детерминирующих признак, тип взаимодействия генов и пр.

Анализ проводится по этапам: сначала анализируются простые расщепления, а затем – более сложные.

ЗАДАЧИ

10.1*. Определите генотипы исследуемых родительских форм и генетическую детерминацию признака по результатам циклического скрещивания 4-х форм ячменя с разной окраской зерна.

	Темно-пурпурная	Светло-пурпурная 1	Светло-пурпурная 2	Белая
Темно-пурпурная	F ₁ и F ₂ темно-пурпурная	F ₁ - темно-пурпурная F ₂ – 3 - темно-пурпурная : 1- светло-пурпурная (X)	F ₁ - темно-пурпурная F ₂ – 3 - темно-пурпурная : 1- светло-пурпурная (X)	F ₁ - темно-пурпурная F ₂ – 9- темно- пурпурная : 6- светло-пурпурная : 1-белая
Светло-пурпурная 1	=	F ₁ и F ₂ - светло- пурпурная	F ₁ - темно-пурпурная F ₂ – 9- темно-пурпурная : 6- светло-пурпурная : 1-белая	F ₁ - светло-пурпурная F ₂ – 3 -светло- пурпурная : 1- белая (Y)
Светло-пурпурная 2	=	=	F ₁ и F ₂ - светло- пурпурная	F ₁ - светло-пурпурная F ₂ – 3 –светло- пурпурная: 1- белая (Y)
Белая	=	=	=	F ₁ и F ₂ - белая

10.2. Определите генотипы исследуемых родительских форм и генетическую детерминацию признака по результатам циклического скрещивания 4-х форм *Vombux togii* с разной окраской.

	Белая 1	Белая 2	Белая 3	Желтая
Белая 1	F ₁ и F ₂ белая	F ₁ - белая F ₂ – 13 -белая : 3- желтая	F ₁ - белая F ₂ – 13 -белая : 3- жел- тая	F ₁ - белая F ₂ – 3 -белая : 1- желтая
Белая 2	=	F ₁ и F ₂ . белая	F ₁ - желтая F ₂ – 9-желтая : 7- бе- лая	F ₁ - светло- пурпурная F ₂ – 3 -желтая : 1- белая
Белая 3	=	=	F ₁ и F ₂ - белая	F ₁ - светло- пурпурная F ₂ – 3 -желтая : 1- белая
Желтая	=	=	=	F ₁ и F ₂ - желтая

10.3. Определите генотипы исходных форм гвоздики и характер наследования.

	лососевая	красная	глубоко-розовая
лососе- вая	F ₁ -лососе- вая	F ₁ - 1 красная 1 лососевая	F ₁ - 1 красная 1 лососевая 1 глубоко-розовая 1 светло-розовая
красная	=	F ₁ - 3 красная 1 лососевая	F ₁ - 3 красная 1 лососевая 3 глубоко-розовая 1 светло-розовая
глубоко- розовая	=	=	F ₁ - 9 красная 3 лососевая 3 глубоко-розовая 1 светло-розовая

10.4. Определите исходные генотипы скрещиваемых форм дрозофилы и характер наследования окраски глаз.

	Белые глаза 1	Белые глаза 2	Красные глаза
Белые глаза 1	F ₁ и F ₂ .белые глаза	F ₁ - красные глаза F ₂ – ♀ - 9 красные: 3 коричневые: 3 ярко-красные: 1 белые; ♂ – 9 красные: 17 белые: 3 коричневые: 3 ярко-красные	F ₁ - красные глаза F ₂ – ♀ - красные: ♂ – 1 красные: 1 белые
Белые глаза 2	F ₁ - 1 красные глаза и 1 –белые глаза F ₂ –17 белые : 9 красные: 3 коричневые: 3 ярко-красные	F ₁ и F ₂ .белые глаза	F ₁ - красные глаза F ₂ – 9 красные: 3 коричневые: 3 ярко-красные: 1 белые
Красные глаза	F ₁ - ♀ красные глаза и ♂, – белые глаза F ₂ - 1 красные глаза 1 –белые глаза	F ₁ - красные глаза F ₂ – 9 красные: 3 коричневые 3 ярко-красные: 1 белые	F ₁ и F ₂ -красные глаза

10.5. Определите генотипы исследуемых форм и характер наследования наличия усов у земляники.

	Усатая	Безусая 1	Безусая 2	Безусая 3
Усатая	F ₁ и F ₂ - усатая	F ₁ – усатая F ₂ - 3 усатая : 1 безусая	F ₁ – усатая F ₂ - 3 усатая : 1 безусая	F ₁ – усатая F ₂ - 9 усатая : 7 безусая
Безусая 1	=	F ₁ и F ₂ .- безусая	F ₁ – усатая F ₂ - 9 усатая : 7 безусая	F ₁ и F ₂ - безусая
Безусая 2	=	=	F ₁ и F ₂ .- безусая	F ₁ и F ₂ - безусая
Безусая 3	=	=	=	F ₁ и F ₂ - безусая

10.6. Определите, как наследуется окраска гусениц дубового шелкопряда, и укажите генотипы исходных форм

	Желтая 1	Желтая 2	Желтая 3	Миндальная
Желтая 1	F ₁ и F ₂ желтая	F ₁ зеленая F ₂ 9 зеленая : 7 желтая	F ₁ и F ₂ желтая	F ₁ желтая F ₂ 15 желтая : 1 миндальная
Желтая 2	=	F ₁ и F ₂ желтая	F ₁ и F ₂ желтая	F ₁ желтая F ₂ 3 желтая: 1 миндальная
Желтая 3	=	=	F ₁ и F ₂ желтая	F ₁ желтая F ₂ 3 желтая : 1 миндальная
Миндальная	=	=	=	F ₁ и F ₂ - миндальная

10.7. Определите, как наследуется рогатость у овец. В скрещивании использовали следующие породы: шотландская черно-головая – рогатые (Ш), меринос – рогатые (М), прекос –комолые (П), гемпшир – комолые (Г).

	Ш	М	П	Г
Ш	F ₁ и F ₂ рогатые	F ₁ -♀ комолые и ♂ рогатые F ₂ - ♀ 3 комолые : 1 рогатые, ♂ - рогатые	F ₁ - рогатые F ₂ -3 рогатые : 1 комолые и ♀ и ♂	F ₁ -комолые ♀ и рогатые ♂ F ₂ - ♀ – 13 комолые : 3 рогатые, ♂ – 3 рогатые : 1 комолые
М	=	F ₁ и F ₂ - комолые ♀ и рогатые ♂	F ₁ -комолые ♀ и рогатые ♂ F ₂ -♀ – 13 комолые : 3 рогатые, ♂ – 3 рогатые : 1 комолые	F ₁ -комолые ♀ и рогатые самцы F ₂ - ♀ – комолые, ♂ – 3 рогатые : 1 комолые
П	=	=	F ₁ и F ₂ -комолые	F ₁ и F ₂ -комолые
Г	=	=	=	F ₁ и F ₂ -комолые

10.8. Определите наследование окраса шерсти у собак.

	Белая 1	Белая 2	Белая 3	Черная
Белая 1	белая	F ₁ - белая F ₂ - 13 белая: 3 черная	F ₁ - черная F ₂ - 9 черная : 7 белая	F ₁ - черная F ₂ - 3 черная : 1 белая
Белая 2	=	белая	F ₁ - белая F ₂ - 13 белая: 3 черная	F ₁ - белая F ₂ - 3 белая: 1 черная
Белая 3	=	=	белая	F ₁ - черная F ₂ - 3 черная : 1 белая
Черная	=	=	=	черная

10.9. Определите генотипы исходных форм и детерминацию окраски у шалфея.

	Фиолетовая	Светло-фиолетовая	Красная	Белая
Фиолетовая	фиолетовая	F ₁ - фиолетовая F ₂ - 3 фиолетовая: 1 светло-фиолетовая	F ₁ - фиолетовая F ₂ - фиолетовая : 1 красная	F ₁ - фиолетовая F ₂ - 3 фиолетовая : 1 белая
Светло-фиолетовая	=	Светло-фиолетовая	F ₁ - фиолетовая F ₂ - 9 фиолетовая : 3 светло-фиолетовая : 3 красная : 1 розовая	F ₁ - фиолетовая F ₂ - 9 фиолетовая : 3 светло-фиолетовая 4 белая
Красная	=	=	Красная	F ₁ - красная F ₂ - 3 красная : 1 белая
Белая	=	=	=	Белая

10.10. Определите наследование окраски зерна у кукурузы.

	Белая 1	Белая 2	Белая 3	Пурпурная	Красная
Белая 1	F ₁ и F ₂ - белая	F ₁ - белая F ₂ - 13 белая : 3 красная	F ₁ - белая F ₂ - 13 белая : 3 красная	F ₁ - белая F ₂ - 12 белая : 3 пурпурная : 1 красная	F ₁ - белая F ₂ - 3 белая : 1 красная
Белая 2	=	F ₁ и F ₂ - белая	F ₁ - красная F ₂ - 9 красная : 7 белая	F ₁ - пурпурная F ₂ - 9 пурпурная : 3 красная : 4 белая	F ₁ - красная F ₂ - 3 красная : 1 белая
Белая 3	=	=	F ₁ и F ₂ - белая	F ₁ - пурпурная F ₂ - 9 пурпурная : 3 красная : 4 белая	F ₁ - красная F ₂ - 3 красная : 1 белая
Пурпурная	=	=	=	F ₁ и F ₂ - пурпурная	F ₁ - пурпурная F ₂ - 3 пурпурная : 1 красная
Красная	=	=	=	=	F ₁ и F ₂ - красная

10.11. Определите генотипы исходных форм и наследование окраски шерсти у кроликов.

	Агути	Черный	Голубой 1	Голубой 2	Белый
Агути	F ₁ и F ₂ - агути	F ₁ - агути F ₂ - 3 агути : 1 черный	F ₁ - агути F ₂ - 9 агути : 3 белый : 4 голубой	F ₁ - агути F ₂ - 3 агути : 1 голубой	F ₁ - агути F ₂ - 27 агути : 16 белый : 12 голубой : 9 черный
Черный	=	F ₁ и F ₂ - черный	F ₁ - агути F ₂ - 27 агути : 16 белый : 12 голубой 9 черный	F ₁ - агути F ₂ - 9 агути : 1 белый : 3 голубой : 3 черный	F ₁ - черный F ₂ - 9 черный : 7 белый
Голубой 1	=	=	F ₁ и F ₂ - голубой	F ₁ и F ₂ - голубой	F ₁ - голубой F ₂ - 3 голубой : 1 белый
Голубой 2	=	=	=	F ₁ и F ₂ - голубой	F ₁ - голубой F ₂ - 3 голубой : 1 белый
Белый	=	=	=	=	F ₁ и F ₂ - белый

10.12. Определите генотипы скрещиваемых линий дрозофилы и тип наследования окраски глаз у дрозофилы.

	Ярко-красный 1	Ярко-красный 2	Ярко-красный 3	Красный
Ярко-красный 1	F ₁ и F ₂ - ярко-красный	F ₁ -красный F ₂ - ♀ – 3 красный : 1 ярко-красный; ♂ - 3 красный : 5 ярко-красный	F ₁ -красный F ₂ - ♀ – 3 красный : 1 ярко-красный; ♂ - 3 красный : 5 ярко-красный	F ₁ -красный F ₂ - 3 красный : 1 ярко-красный;
Ярко-красный 2	F ₁ - ♀ - красный, ♂ – ярко-красный F ₂ – 3 красный : 5 ярко-красный	F ₁ и F ₂ - ярко-красный	F ₁ -красный F ₂ – 9 красный : 7 ярко-красный;	F ₁ -красный F ₂ - 3 красный : 1 ярко-красный;
Ярко-красный 3	F ₁ -♀ красный, ♂ – ярко-красный F ₂ – 3 красный : 5 ярко-красный	F ₁ -красный F ₂ – 9 красный : 7 ярко-красный	F ₁ и F ₂ - ярко-красный	F ₁ -красный F ₂ - 3 красный : 1 ярко-красный
Красный	F ₁ -♀ - красный, ♂ – ярко-красный F ₂ – 1 красный : 1 ярко-красный	F ₁ -красный F ₂ - 3 красный : 1 ярко-красный	F ₁ -красный F ₂ - 3 красный : 1 ярко-красный;	F ₁ и F ₂ - красный

10.13. Определите характер наследования окраски цветка у астры *Calistephus sinensis* и генотипы исходных форм

	белый	розовый	фиолетовый	синий	карминный
белый	белый	F ₁ -синий F ₂ - 27 синий : 16 белый : 9 фиолетовый: 9 карминный : 3 розовый	F ₁ - синий F ₂ – 9 синий : 4 белый : 3 фиолетовый:	F ₁ -синий F ₂ - 1 белый : 3 фиолетовый:	F ₁ -синий F ₂ - 9 синий : 4 белый : 3 карминный
розовый	=	розовый	F ₁ - фиолетовый F ₂ - 1 розовый: 3 фиолетовый:	F ₁ -синий F ₂ - 9 синий : 3 фиолетовый: 3 карминный : 1 розовый	F ₁ -карминный F ₂ - 1 розовый : 3 карминный
фиолетовый	=	=	фиолетовый	F ₁ -синий F ₂ - 1 фиолетовый : 3 синий	F ₁ -синий F ₂ - 9 синий : 3 фиолетовый: 3 карминный : 1 розовый
синий	=	=	=	синий	F ₁ -синий F ₂ - 1 карминный: 3 синий
карминный	=	=	=	=	карминный

10.14. Определите генотипы исследуемых форм и характер наследования окраски глаз у аквариумных рыбок гуппи.

	маренго	голубые	серебристые	красные	серые
маренго	маренго	F ₁ – маренго F ₂ – 3 маренго: 1 голубой	F ₁ – маренго F ₂ – 9 маренго: 3 голубой 4 серебристый	F ₁ – маренго F ₂ – 27 маренго: 12 серебристый : 9 голубой : 15 серый : 1 красный	F ₁ – маренго F ₂ – 3 маренго: 1 серый
голубые	=	голубые	F ₁ – голубой F ₂ – 3 голубой : 1 серебристый	F ₁ – голубой F ₂ – 9 голубой : 3 серебристый: 3 серый: 1 красный	F ₁ – маренго F ₂ – 3 маренго: 1 серый
серебристые	=	=	серебристые	F ₁ – серебристый F ₂ – 3 серебристый : 1 красный	F ₁ – маренго F ₂ – 9 маренго: 3 голубой: 3 серый: 1 серебристый
красные	=	=	=	красные	F ₁ – серый F ₂ – 15 серый: 1 красный
серые	=	=	=	=	серые

10.15. Определите наследование окраски у пионов и генотипы скрещиваемых сортов.

	Малиновая	Розовая	Кремовая	Белая 1	Белая 2
Малиновая	F ₁ и F ₂ малиновая	F ₁ – малиновая F ₂ – 3 малиновая : 1 розовая	F ₁ – малиновая F ₂ – 3 малиновая : 1 кремовая	F ₁ – малиновая F ₂ – 27 малиновая : 9 розовая : 12 кремовая : 16 белая	F ₁ – малиновая F ₂ – 9 малиновая : 3 кремовая : 4 белая
Розовая	=	F ₁ и F ₂ розовая	F ₁ – малиновая F ₂ – 9 малиновая : 3 розовая : 4 кремовая	F ₁ – розовая F ₂ – 9 розовая : 3 кремовая : 4 белая	F ₁ – малиновая F ₂ – 27 малиновая : 9 розовая : 12 кремовая : 16 белая
Кремовая	=	=	F ₁ и F ₂ кремовая	F ₁ – кремовая F ₂ – 3 кремовая : 1 белая	F ₁ – кремовая F ₂ – 3 кремовая : 1 белая
Белая 1	=	=	=	F ₁ и F ₂ белая	F ₁ и F ₂ белая
Белая 2	=	=	=	=	F ₁ и F ₂ белая





Решения задач, отмеченных звездочкой

1.4. При решении любого типа задач, если анализируются родословные, необходимо пользоваться обозначениями, принятыми в генеалогии и генетике.

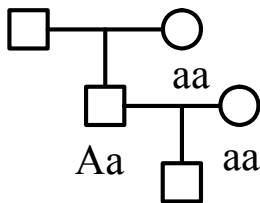
○	женщина, самка - ♀
□	мужчина, самец - ♂
●	больная или несущая мутантный признак ♀
■	больной или несущий мутантный признак ♂
○┐□	брак
○┐┐□	родственный брак
□↗	пробанд, т.е. тот, по отношению которого составляется родословная
	дети, рожденные от одного брака
	однойцовые близнецы
	умерла

Дано:

A – миоплегия,

a – норма

Определить P = ? – больного ребенка.



Итак, муж гетерозиготен, а жена рецессивная гомозигота по миоплегии и, следовательно, скрещивание – анализирующее, и вероятность рождения больного ребенка равна 1/2.

1.16. a – нормальное развитие шерсти, A – отсутствие шерсти, плейотропный ген, так как в гомозиготе ведет к гибели щенков. Следовательно, в первом скрещивании генотипы родителей были – Aa × Aa, во втором скрещивании генотипы родителей были – Aa × aa, так как в этом скрещивании гибели щенков нет, то-

гда при скрещивании потомков от этих скрещиваний будет опять гибель щенков.

2.7. По условию задачи в каждой паре генов обнаруживается неполное доминирование, следовательно, мы имеем дело с плейотропными генами, которые в гомозиготе детерминируют гибель потомства.

Итак, можно записать генотипы родителей, вступающих в брак – $SsTt \times ssTt$.

Для решения задачи составим решетку Пеннета

	St	st
sT	SsTt	ssTt
st	Sstt	sstt

Генотип здоровых детей выделен жирным шрифтом, вероятность рождения таких детей $1/4$.

2.12. Запишем кратко условие задачи:

Тыква.

Анализируемые альтернативные признаки:

круглые (к) – продолговатые (п) плоды,

желтая (ж) – серая (с) окраска плодов,

вырезанная (в) – цельная (ц) листовая пластинка

кжв × **кжв** (гетерозиготы)

F₁

542 – кжв

180 – кжц

60 – псв

23 – псц

179 – пжв

63 – ксц

64 – пжц

181 – ксв

Всего: 1292

Итак, используем алгоритм, разработанный Менделем.

1 этап

Анализ каждого признака в отдельности.

Подсчитываем число растений, имеющих в F₁

круглые плоды = $542+180+63+181=966$,

продолговатые плоды = $60+23+179+64=326$.

Сумма всех должна соответствовать 1292 ($966+326=1292$).

Находим, сколько плодов приходится на $\frac{1}{4}$ – $1292 : 4 = 323$.

Если за признак формы плодов тыквы отвечает один ген, то теоретическое расщепление будет $3 : 1 = 969 : 323$. Полученное нами фактическое расщепление $966 : 326$. Расщепление фактическое соответствует теоретическому с высоким уровнем достоверности $p > 0,05$ (проверьте самостоятельно по χ^2). Следовательно, признак круглые плоды доминирует над признаком продолговатые плоды.

Запишем: А – круглые, а – продолговатые.

Скрещиваемые родительские растения по данному признаку имели генотипы: $Aa \times Aa$.

Анализируем наследование признака цвет плода тыквы.

Сумма всех тыкв с желтым цветом будет:

$542+180+179+64=965$

Сумма серых – $60+23+63+181=327$

Соотношение $965 : 327 \approx 3 : 1$

Следовательно, желтый цвет доминирует, а генотип скрещиваемых форм по данному гену – $Bb \times Bb$

Анализируем наследование признака – форма листовой пластинки.

Сумма растений с листовыми пластинками, вырезанными по краям, будет: $542+60+179+181=962$.

Сумма растений с цельной листовой пластинкой:

$180+23+63+64=330$.

Соотношение $962 : 330 \approx 3 : 1$, следовательно, признак листья с вырезанной листовой пластинкой – доминантный признак, а генотипы родителей по данному гену были $Dd \times Dd$.

2 этап.

Анализ совместного наследования признаков. Скрещиваемые формы имели генотип $AaBbDd \times AaBbDd$, отсюда можно подсчитать частоты возможных фенотипов:

$A-B-D- = 27$

$A-B-dd = 9$

$A-bbD- = 9$

$aaB-D- = 9$

$$A-bbdd = 3$$

$$aaB-dd = 3$$

$$aabbD- = 3$$

$$aabbdd = 1$$

Рассчитаем число растений, приходящихся на 1/64. (1292 : 64 = 20,2).

Рассчитываем теоретическое расщепление во втором поколении в числовых данных:

$$A-B-D- = 27 \times 20,2 = 545 - \text{кжв}$$

$$A-B-dd = 9 \times 20,2 = 182 - \text{кжц}$$

$$A-bbD- = 9 \times 20,2 = 182 - \text{ксв}$$

$$aaB-D- = 9 \times 20,2 = 182 - \text{пжв}$$

$$A-bbdd = 3 \times 20,2 = 61 - \text{ксц}$$

$$aaB-dd = 3 \times 20,2 = 61 - \text{пжц}$$

$$aabbD- = 3 \times 20,2 = 61 - \text{псв}$$

$$aabbdd = 1 \times 20,2 = 20,2 - \text{псц}$$

Полученное теоретическое расщепление соответствует фактическому, в чем можно убедиться на основании подсчета χ^2 . Задача решена.

3.3. Известно, что один и тот же локус может мутировать неоднократно, и если мутантный признак слабо влияет на выживание обладателя мутантного признака или вообще не влияет на выживание и плодовитость, то такой аллель может быть фиксирован в популяции.

В случае с кошками генотип кошки по окраске мало влияет на выживание носителей редких генотипов в природе. Люди, одомашнив кошку, часто из-за любви к редкости оставляли размножаться котам и кошкам редкого генотипа, например, в Древнем Египте семьи, обладатели котенка рыжего цвета, получали возможность благославления жрецами храма, где обожествлялись кошки, в Средневековье в Европе усиленно уничтожались черные коты и кошки как прислужники дьявола, а в Азии на цвет кошек не обращали внимания, а ценили их способность охранять амбары с зерном.

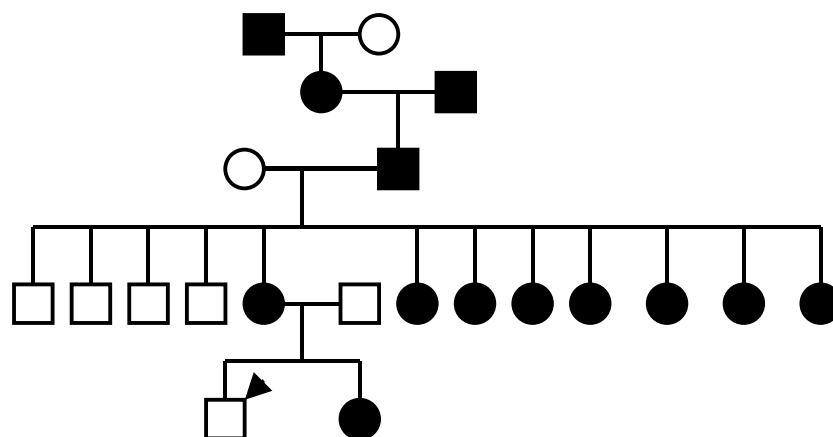


Итак, в нашем случае мы исследуем наследование признаков, сцепленных с полом, мутантные аллели, определяющие рыжий и черный цвет – кодоминантны, и гетерозигота – компаунд носит собственный особый фенотип – «черепаховая окраска», или трехцветные кошки. Кошки генотипа Xa_1Xa_1 имеют рыжий цвет, а кошки с генотипом Xa_2Xa_2 , – черные коты имеют генотип Xa_2Y , а рыжие коты – Xa_1Y . По условию задачи скрещивают генотипы $Xa_1Xa_2 \times Xa_2Y$. Составим решетку Пеннета.

	Xa_1	Xa_2
Xa_2	Xa_1Xa_2	Xa_2Xa_2
Y	Xa_1Y	Xa_2Y

Следовательно, вероятность рождения трехцветных котят будет $\frac{1}{4}$, и все они будут кошки.

3.19. Первый этап работы – это составление родословной, которая будет иметь следующий вид:



Анализ родословной показывает, что признак «коричневые зубы» наследуется по доминантному типу. Об этом говорит тот факт, что дети с коричневыми зубами появляются от браков, где один из родителей имеет коричневые зубы, а второй нормален. В четвертом поколении из 12 sibсов 4 имеют нормальную окраску зубов, а 8 – коричневые зубы. Мать этих детей имела нормальные зубы, а отец – коричневые. Так как наблюдается крис-крос наследование, то признак «коричневые зубы» передается от отца к дочерям, у всех мужчин – нормальные зубы, то можно предположить, что признак сцеплен с полом. Следовательно пробанд имел

генотип $X_A Y$, если его супруга будет гетерозиготной, то есть $X_A X_a$, то мы получим следующее потомство от этой пары.

	X_A	Y
X_A	$X_A X_A$	$X_A Y$
X_a	$X_A X_a$	$X_a Y$

Только у мальчиков возможно появления признака «белые зубы».

3.26. Для решения задачи, как всегда, используем алгоритм, разработанный Менделем. Проводим анализ каждого признака в отдельности.

$$\Sigma A = 18+6+2+6 = 32$$

$$\Sigma a = 2+6+18+6 = 32$$

$$\Sigma B = 18+6+18+6 = 48$$

$$\Sigma b = 2+6+2+6 = 16$$

$$\Sigma C = 18+6+18+6 = 48$$

$$\Sigma c = 2+6+2+6 = 16$$

Итак, найденное соотношение таково:

$$A : a = 32 : 32 = 1 : 1$$

$$B : b = 48 : 16 = 3 : 1$$

$$C : c = 48 : 16 = 3 : 1$$

Так как по условию задачи скрещивались тригетерозиготы, то один генотип – $VbCc$, а второй $VbCc$, что касается гена «А», то по расщеплению этот признак сцеплен с полом. Это может быть либо $X_A X_a \times X_A Y$, при этом расщепление будет $3A : 1a$, либо $X_A X_a \times X_a Y$, расщепление будет $1A : 1a$. Следовательно, генотипы родителей были

$$X_A X_a VbCc \times X_a Y VbCc$$

Ген «А» сцеплен с полом, и гетерогаметный пол был носителем рецессивного гена.

4.1. Запишем кратко условия задачи.

Кролики: ♀ ч.н. \times ♂ б.к.

F_1 ч.н.

F_2 от ч.н. \times ч.н.

31 – ч.н.

9 – г.н.

13 – б.н.

8 – ч.к.

3 – г.к.

4 – б.к.

Определить генотипы родителей и потомства.

Итак, начинаем с анализа каждого признака в отдельности.

Короткая шерсть (к) – $8+3+4 = 15$

Нормальная шерсть (н) – $31+9+13 = 53$

$\Sigma = 53+15 = 68$

Предположим, что это соотношение 3 : 1, для этого подсчитываем число особей, приходящихся на $\frac{1}{4}$.

$68 : 4 = 17$

Теоретическое расщепление 3 : 1 = 51 : 17, что хорошо соответствует фактическому расщеплению 53 : 15, следовательно,

нормальная шерсть – А

короткая шерсть – а.

Теперь проанализируем наследование признака цвет шерсти.

Черная шерсть (ч) – $31+8 = 39$

Голубая шерсть (г) – $9+3 = 12$

Белая шерсть – $13+4 = 17$

Полученное соотношение можно было предположить как неполное доминирование, однако, при моногибридном скрещивании соотношение при неполном доминировании будет 1 : 2 : 1, что составило в нашем случае 17 : 34 : 17. Фактическое расщепление было 12 : 39 : 17.

Подсчитываем $\chi^2 = (17-12)^2/17 + (39-34)^2/34 + (17-17)^2/17 = 1,47 + 0,74 = 2,21$

Теперь предположим, что мы имеем дело с двумя неаллельными генами. Подсчитаем число особей, приходящихся на $1/16$, для этого $68 : 16 = 4,3$. Подсчитаем частоты фенотипов

$12 : 4,3 \approx 3$

$39 : 4,3 \approx 9$

$17 : 4,3 \approx 4$

Соотношение 9 : 3 : 4 – это криптомерия, следовательно

$9 = B-D- = 38,7$

$3 = B-dd = 12,9$

$4 = (bbD- + bbdd) = 17,2$

Подсчитываем $\chi^2 = 0,09/38,7 + 0,081/12 = 0,002 + 0,068 = 0,07$. χ^2 во втором случае гораздо меньше, чем в первом случае, следовательно, вторая гипотеза более вероятна, чем первая, кроме того необходимо учесть, что при неполном доминировании промежуточный тип окраски голубой должен составить большую часть генотипов, что в нашем случае не наблюдается. Таким образом, окончательное решение выглядит так:

р ААВВDD × ааbbdd
 F₁ AaBbDd
 F₂
 31 - А-В-D- - ч.н.
 9 - А-В-dd - г.н.
 13 - А-bb- - б.н.
 8 - ааВ-D- - ч.к.
 3 - ааВ-dd - г.к.
 4 - аabb-- - б.к.

4.8. Обозначим ген, определяющий окрашенное оперение буквой С, а его рецессивную аллель – буквой с. Ген, подавляющий окраску – I, а его рецессивный аллель, не влияющий на окраску – i. У окрашенных кур может быть генотип либо ССii, либо Ссii. У белых кур могут быть самые разнообразные генотипы, которые могут дать гаметы 4-х типов – CI, Ci, cI, ci, в то время как генотипы окрашенных кур могут давать только два типа гамет Ci, ci. Исходя из этого, составим решетку Пеннета

	CI	Ci	cI	ci
Ci	белые	окрашенные	белые	окрашенные
ci	белые	окрашенные	белые	белые

Итак, из таблицы видно, что только при максимальном разнообразии гамет получается соотношение 5 : 3, следовательно, генотипы родителей были ССii × Ссii.

4.10. По условию задачи расщепление в потомстве составило 3: 1. Следовательно, такое возможно, когда один из двух локусов находится в рецессивном гомозиготном состоянии, а по другому идет обычное менделевское расщепление.

Запишем решение задачи

P aaBB × aabb
 пурпурное белозерное
 F₁ aaBb
 белозерное
 F₂ ¼ aaBB + ½ aaBb + ¼ aabb
 пурпурное белозерное
 Вывод: aa > Bb

F_A aaBb × aabb
 Расщепление 1 белозерное : 0 пурпурных.

5.1. Обозначим серый цвет тела – А, белый – а, нормальная длина плавника – В, укороченная – в. Из условия задачи видно, что оба гена сцеплены. Если генотипы родителей были

$$\frac{AB}{ab} \times \frac{ab}{ab},$$

то задача решается так. Расстояние между генами – 20 морганид, это означает, что кроме обычных гамет образуются кроссоверные в 20 % случаев. Составим решетку Пеннета, в которой показана частота появления потомства определенного генотипа

	AB 0,4	ab 0,4	Ab 0,1	aB 0,1
ab 1	$\frac{AB}{ab}$ 0,4	$\frac{ab}{ab}$ 0,4	$\frac{Ab}{ab}$ 0,1	$\frac{aB}{ab}$ 0,1

Цифры в таблице показывают частоту появления кроссоверных особей.

5.3. Обозначим серый цвет тела – А, черный – а, коричневый цвет глаз – В, пурпурный цвет глаз – b, нормальная форма крыла – X_D, зазубренный край крыла – X_d, нормальный размер фасеток глаза – X_F, увеличенные фасетки – X_f. Если вы помните, нумерация локусов в хромосоме идет от исходной нулевой точки, следовательно, расстояние между локусами цвета тела и цвета глаз во второй хромосоме равно

$$54,5 - 48,5 = 6 \text{ морганид,}$$

а расстояние между локусом формы крыла и размера фасеток глаз в X-хромосоме:

$$51,5 - 5,5 = 46 \text{ морганид.}$$

Гетерозиготная самка получена от чистой линии, рассмотрим случай, когда доминантные и рецессивные гены находятся в цис-положении. Так как попадание в гамету кроссоверных и некроссоверных хромосом из каждой пары равновероятно, то это легче всего расписать в виде специальной таблицы

X-хромосома	Вторая аутосома			
	AB 47%	ab 47%	Ab 3%	aB 3%
X _{DF} 27%	AB X _{DF} 12,69%	ab X _{DF} 12,69%	Ab X _{DF} 0,81%	aB X _{DF} 0,81%
X _{df} 27%	AB X _{df} 12,69%	ab X _{df} 12,69%	Ab X _{df} 0,81%	aB X _{df} 0,81%
X _{Df} 23%	AB X _{Df} 10,81%	ab X _{Df} 10,81%	Ab X _{Df} 0,69%	aB X _{Df} 0,69%
X _{dF} 23%	AB X _{dF} 10,81%	ab X _{dF} 10,81%	Ab X _{dF} 0,69%	aB X _{dF} 0,69%

Итак, мы расписали гаметы самки, так как у самцов дрозофилы в норме не идет кроссинговер, то самцы могут давать только два типа гамет: abX_{df} и abY, в соотношении 50% : 50%.

Теперь строим решетку Пеннета, в которой и подсчитаем вероятностные фенотипы потомства

	abX _{df} 50%	abY 50%
AB X _{DF} 12,69%	6,345% AB/ab X _{DF} X _{df}	6,345% AB/ab X _{DF} Y
AB X _{df} 12,69%	6,345% AB/ab X _{df} X _{df}	6,345% AB/ab X _{df} Y
ab X _{df} 12,69%	6,345% ab/ ab X _{df} X _{df}	6,345% ab/ ab X _{df} Y
ab X _{DF} 12,69%	6,345% ab/ ab X _{DF} X _{df}	6,345% ab/ ab X _{DF} Y
AB X _{Df} 10,81%	5,405% AB/ab X _{Df} X _{df}	5,405% AB/ab X _{Df} Y
AB X _{dF} 10,81%	5,405% AB/ab X _{dF} X _{df}	5,405% AB/ab X _{dF} Y
ab X _{Df} 10,81%	5,405% ab/ ab X _{Df} X _{df}	5,405% ab/ ab X _{Df} Y
ab X _{dF} 10,81%	5,405% ab/ ab X _{dF} X _{df}	5,405% ab/ ab X _{dF} Y
Ab X _{DF} 0,81%	0,405% Ab/ ab X _{DF} X _{df}	0,405% Ab/ ab X _{DF} Y
Ab X _{df} 0,81%	0,405% Ab/ ab X _{df} X _{df}	0,405% Ab/ ab X _{df} Y
aB X _{DF} 0,81%	0,405% aB/ ab X _{DF} X _{df}	0,405% aB/ ab X _{DF} Y
aB X _{df} 0,81%	0,405% aB/ ab X _{df} X _{df}	0,405% aB/ ab X _{df} Y
Ab X _{Df} 0,69%	0,345% Ab/ ab X _{Df} X _{df}	0,345% Ab/ ab X _{Df} Y

Ab X _{df} 0,69%	0,345% Ab/ ab X _{df} X _{df}	0,345% Ab/ ab X _{df} Y
aB X _{Df} 0,69%	0,345% aB/ ab X _{Df} X _{df}	0,345% aB/ ab X _{Df} Y
aB X _{df} 0,69%	0,345% aB/ ab X _{df} X _{df}	0,345% aB/ ab X _{df} Y

6.2. Генотипы родителей первой пары: $I^0 I^0 \times I^0 I^A$, или $I^A I^A$; второй пары: $I^0 I^A$ или $I^A I^A \times I^A I^B$. Так как дети имели I и II группу крови, то их генотип был $I^0 I^0$ и $I^0 I^A$ или $I^A I^A$. Ребенок с генотипом $I^0 I^0$ никогда не мог родиться у второй пары родителей, следовательно, этот ребенок принадлежит первой паре, а ребенок с II группой крови – второй паре родителей.

7.1. Подагра – А, норма – а. В первом случае в брак вступают гетерозиготные родители. Вероятность того, что в семье появятся дети, несущие ген подагры, равна $\frac{3}{4}$. Но не у всех этот ген проявится. Он будет проявляться только у мужчин. Вероятность рождения мальчиков равна $\frac{1}{2}$, следовательно, вероятность появления детей, у которых может проявиться ген подагры, равна $\frac{3}{4} \times \frac{1}{2} = \frac{3}{8}$. Ген подагры проявится лишь у 20% ($\frac{1}{5}$) несущих его мужчин.

Таким образом, болеть будут $\frac{3}{8} \times \frac{1}{5} = \frac{3}{40}$ или 7,5%. Во втором случае, когда один из супругов гетерозиготен – Аа, а второй нормален в отношении подагры – аа, вероятность того, что родится ребенок, несущий ген подагры, равна $\frac{1}{2}$. Вероятность того, что это будет мужчина – $\frac{1}{2}$. Пенетрантность признака – $\frac{1}{5}$. Перемножив вероятности, получим $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} \times \frac{1}{5} = \frac{1}{20}$ или 5%.

8.5. А и В не состояли в родстве, можно считать, что их аллели не идентичны по происхождению: у А – это $a_1 a_2$; у В – $a_3 a_4$. Используемые в данном случае индексы говорят о разном происхождении, хотя сами аллели могут быть идентичны по структуре.

Вероятности появления четырех типов потомков от скрещивания А и В составляют: $\frac{1}{4} a_1 a_3$, $\frac{1}{4} a_1 a_4$, $\frac{1}{4} a_2 a_3$, $\frac{1}{4} a_2 a_4$.

Вероятность того, что в потомстве от скрещивания сибсов появятся особи, гомозиготные по какому-либо аллелю ($a_1 a_1$, $a_2 a_2$, $a_3 a_3$, $a_4 a_4$), равна $\frac{1}{4}$. Родитель А производит гаметы двух типов: a_1 и a_2 , каждую с вероятностью $\frac{1}{2}$. Следовательно, вероятность того, что С получит аллель от А, равна $\frac{1}{2}$, и вероятность того, что С передаст этот аллель своему потомку Е (если С этот аллель имеет), равна $\frac{1}{2}$.

Таким образом, вероятность того, что Е получит а, от А через С равна $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$. Вероятность того, что от А аллель а перейдет к D, а от D к Е, равна $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$. В результате Е получит а, от С с вероятностью $\frac{1}{4}$ и с вероятностью $\frac{1}{4}$ от D. Вероятность того, что Е получит аллель а от обоих родителей С и D, равна $\frac{1}{4} \times \frac{1}{4} = 1/16$. Это распределение можно получить для остальных трех аллелей. Следовательно, вероятность того, что особь Е гомозиготна по хотя бы одному из четырех аллелей, входивших в генотипы ее деда и бабушки, составляет $1/16 + 1/16 + 1/16 + 1/16 = \frac{1}{4}$.

8.6. Можно подсчитать коэффициент инбридинга путем подсчета числа стрелок в родословной, образующих замкнутые циклы, включающие анализируемую особь, и всех предков, общих для обоих родителей.

Имеются два пути: 1) КТРСАДОК, 2) КТРСВДОК.

Каждый путь состоит из семи этапов. Поскольку К появляется дважды в каждом пути, число этапов в каждом пути сокращается на единицу. Коэффициент инбридинга равен сумме слагаемых, каждое из которых определяется числом этапов в соответствующем пути и равно $(1/2)^n$, где n равно числу этапов минус единица или просто числу этапов, если рассматриваемая особь появляется в каждом пути только раз: $(1/2)^6 = 1/64$.

Значит, коэффициент инбридинга $F = 1/64 + 1/64 = 1/32$.

9.2. В связи с тем, что альбинизм у ржи наследуется как аутосомный признак (рецессивный), все растения – альбиносы будут гомозиготами по рецессивному гену – aa. Из закона Харди–Вайнберга следует, что их частота в популяции равна q^2 , или $210 : 84000 = 0,0025$. Частота рецессивного гена будет q. Следовательно, $q = \sqrt{0,0025} = 0,05$.

9.3. Обозначим ген, определяющий красную окраску у животных, через А, а ген белой окраски – а. Генотип у красных животных – AA, белых – aa, чалых – Aa. Известно, что красных было 4169, чалых – 3780, белых – 756. Всего зарегистрировано 8705 особей. Рассчитаем частоту белых животных: $756 : 8705 = 0,09$, полученная величина и будет q^2 . Частота рецессивного гена будет $q = \sqrt{0,09} = 0,3$. Так как $p + q = 1$, то $p = 1 - q$, или $p = 1 - 0,3 = 0,7$.

9.13. У лиц, имеющих врожденный вывих бедра, могут быть следующие генотипы: AA и Aa (доминантное наследование болезни). Здоровые люди будут иметь генотип – aa.

Из закона Харди-Вайнберга ($p^2 + 2pq + q^2 = 1$) ясно, что число рецессивных гомозигот можно обозначить следующим образом $q^2 = 1 - p^2 - 2pq$.

Приведенное в задаче число больных 6/1000 представляет собой не 100%, а лишь 25% от числа носителей гена A, то есть – $(p^2 + 2pq)/4$, следовательно, $p^2 + 2pq = (4 \times 6)/10000 = 24/10000$, а $q^2 = 1 - 24/10000 = 9976/10000 = 99,76\%$.

9.20. Частоты гетерозигот равны :

2pq – 2pqF, а) 0,32, б) 0,192, в) 0,064.

9.21. Частоты аллелей равны:

$p = \frac{28 + 2412}{28 + 24 + 48} = 0,40$, $q = 0,60$, следовательно, $2pq = 0,48$. Наблю-

даемая частота гетерозигот составляет: $0,24 = 2pq - 2pqF = 0,48 - 0,48F$. Отсюда $F = 0,24$. $F = 0,50$.

10.1. Анализируя данное циклическое скрещивание, видим, что при скрещивании анализируемых форм внутри себя в первом и втором поколениях нет расщепления, следовательно, эти формы гомозиготные по анализируемому признаку. Далее анализ можно проводить двумя способами.

Способ 1.

Рассмотрим скрещивания, которые помечены буквой X. В таблицах написаны результаты скрещиваний только в одном направлении, в обратном направлении, если результаты те же самые, поставлен знак «=». Так как при скрещивании темно-пурпурной со светло-пурпурной 1 в F₁ все темно-пурпурные, а в F₂ в прямых и обратных скрещиваниях произошло расщепление в отношении 3 : 1, можно заключить, что признак не сцеплен с полом, расщепление идет по одной паре аллелей и темно-пурпурная окраска доминирует над светло-пурпурной. Аналогичные результаты дало скрещивание темно-пурпурной со светло-пурпурной 2.

Поскольку светло-пурпурная окраска линий 1 и 2, следует проверить эти линии на аллелизм. Анализируя скрещивание между этими линиями, видим, что в F₁ прямого и обратного скре-

щиваний наблюдается единообразие – темно-пурпурная окраска. В F_2 – расщепление в отношении: 9 темно-пурпурных: 6 светло-пурпурных: 1 белая. Отсюда следует, что в данном скрещивании происходит расщепление по двум комплементарным генам. Тогда очевидно, что темно-пурпурная окраска обусловлена наличием двух доминантных аллелей этих генов – А-В-, светло-пурпурная – одним доминантным аллелем из этих генов – либо – А-*bb*, либо – *aa*В-, при отсутствии обоих доминантных генов окраска белая – *aabb*.

Чтобы проверить эту гипотезу, надо проанализировать скрещивание темно-пурпурной с белой. В этом случае в F_2 наблюдается расщепление 9:6:1, следовательно, гипотеза наша верна, о чем свидетельствуют и результаты скрещивания светло-пурпурной 1 и 2 с белой.

Выводы: а) признак не сцеплен с полом,

*б) исследуемые формы гомозиготны и имеют следующие генотипы: темно-пурпурная – ААВВ, светло-пурпурная 1 – *aa*ВВ. Светло-пурпурная 2 – *Aabb*, белая – *aabb*,*

с) признак контролируется комплементарными генами, локализованными в разных хромосомах.

Способ 2.

Рассмотрим скрещивание, обозначенное буквой У. Скрещивание светло-пурпурной 1 с белой дало моногенное расщепление 3:1 и показало полное доминирование светло-пурпурной окраски над белой. Аналогичный результат показало скрещивание светло-пурпурной 2 с белой. Проверка светло-пурпурных линий на аллелизм дала расщепление 9:6:1. Следовательно, окраска контролируется двумя комплементарными генами. Проверка данной гипотезы – анализ скрещивания темно-пурпурной со светло-пурпурной 1 и 2.

Выводы те же, что и в первом варианте решения.

Краткая запись решения.

1. Все формы гомозиготны по окраске, так как F_1 единообразны.

2. Поскольку в реципрокных скрещиваниях результаты одинаковы, то признак не сцеплен с полом. Если результаты некото-

рых реципрокных скрещиваний не одинаковы, анализ на сцепление с полом проводится по каждому реципрочному скрещиванию.

3. Анализ простых расщеплений.

а) Р - темно-пурпурная х светло-пурпурная 1

F₁ – темно-пурпурная

F₂ – 3 темно-пурпурная : 1 светло-пурпурная

Вывод: расщепление моногенное, темно-пурпурная окраска – доминантный признак.

б) проверка на аллелизм

Р – светло-пурпурная 1 х светло-пурпурная 2

F₁ – темно-пурпурная

F₂ – 9 темно-пурпурная : 6 светло-пурпурная : 1 белая

Вывод: появление в F₁ темно-пурпурной окраски и расщепление в F₂ говорит о том, что два исследуемых фенотипа не аллельны. Наследование дигенное, независимое, гены взаимодействуют комплементарно. Вводим: ген В – темно-пурпурная, в – светло-пурпурная. Генотипы: темно-пурпурная – ААВВ, светло-пурпурная 1 – ааВВ, светло-пурпурная 2 – Ааbb, белые – аabb.

4. Проверка найденных генотипов в других скрещиваниях:

а) Р – темно-пурпурная 1 х белая

F₁ – темно-пурпурная

F₂ – 9 темно-пурпурная : 6 светло-пурпурная : 1 белая

Вывод: генотипы – ААВВ- темно-пурпурная, аabb – белая;

б) Р – светло-пурпурная 1 х белая

F₁ – светло-пурпурная

F₂ – 3 светло-пурпурная : 1 белая

Вывод: генотипы – ааВВ- светло-пурпурная 1, аabb – белая;

с) Р – светло-пурпурная 2 х белая

F₁ – светло-пурпурная

F₂ – 3 светло-пурпурная : 1 белая

Вывод: генотипы – ААbb- светло-пурпурная 2, аabb – белая;

Выводы по циклическому скрещиванию:

а) признак не сцеплен с полом,

б) исследуемые формы гомозиготны и имеют следующие генотипы: темно-пурпурная – ААВВ, светло-пурпурная 1 – Ааbb. Светло-пурпурная 2 – Ааbb, белая – аabb,

с) признак контролируется комплементарными генами, локализованными в разных хромосомах.





Литература

1. Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика. Т. 1-3. – М. : Мир, 1988.
2. Альбертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Молекулярная биология клетки, Т. 1-3. – М. : Мир, 1994.
3. Медведев Н.Н. Практическая генетика. – М. : Наука, 1965.
4. Орлова Н.Н. Генетический анализ. – М. : Изд-во МГУ, 1991.
5. Фогель Ф., Мотульски А. Генетика человека, Т. 1-3. – М. : Мир, 1989-1990.

Екатерина Сергеевна Селезнева

СБОРНИК ЗАДАЧ ПО ГЕНЕТИКЕ

Учебное пособие

Корректор Н.В. Голубева
Компьютерная верстка, макет В.И. Никонов

Подписано в печать 17.10.06
Гарнитура Times New Roman. Формат 60x84/16. Бумага офсетная. Печать оперативная.
Усл.-печ. л. 5,75. Уч.-изд. л. 3,46. Тираж 300 экз. Заказ № 542
Издательство «Универс групп», 443011, Самара, ул. Академика Павлова, 1

Отпечатано ООО «Универс групп»