

РАЗДЕЛ 2

ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИ ВНУТРИВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ

Внутривидовая гибридизация – один из основных методов селекции растений и животных.

Любое скрещивание начинается с выявления признака. Признак в генетическом смысле – это любая особенность организма: высота, вес, цвет глаз, форма листьев, окраска цветков и т.д.

Потомство от скрещивания двух особей с различными признаками называется **гибридным**, а отдельная особь – **гибридом**. Закономерности наследования признаков при внутривидовой гибридизации были установлены Грегором Менделем (1865 г.) с помощью гибридологического анализа. При проведении гибридологического анализа необходимо соблюдать следующие условия:

- 1) использовать для скрещиваний исходные формы, различающиеся по одной или нескольким парам контрастных (альтернативных) признаков;
- 2) рассматривать характер наследования по каждой паре признаков;
- 3) проводить количественный учёт гибридных растений по всем изучаемым признакам;
- 4) проводить индивидуальный анализ потомства от каждого растения в ряду поколений.

2.1 Анализ расщепления при моногибридном скрещивании

Моногибридным называется скрещивание, при котором родительские формы отличаются друг от друга по одной паре признаков (например, гладкие или морщинистые семена). Рассмотрим схему моногибридного скрещивания (рис. 2.1.)

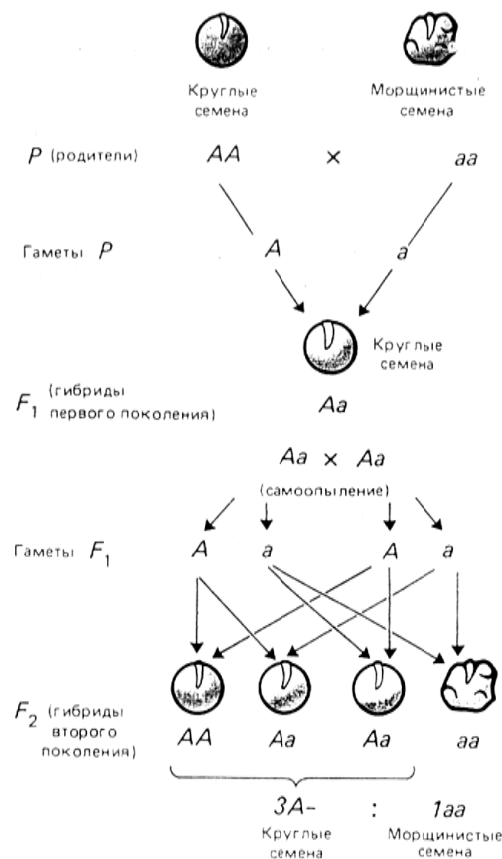


Рис. 2.1. Наследование задатков в моногибридном скрещивании (Инге-Вечтомов С.Г., 1989)

Из схемы видно, что родительские формы образуют одинаковые гаметы, в каждую из которых отходит по одному гену из аллельной пары. Пара аллелей (A и a) соответствует двум контрастным состояниям гена и локализована в идентичных локусах гомологичных хромосом. При слиянии родительских гамет формируется генотип гибридов первого поколения (Aa). Все гибриды первого поколения (F_1) выглядят одинаково, т.е. имеют одинаковый **фенотип**, сходный с фенотипом одного из родителей. Эта закономерность иллюстрирует первый закон Менделя – **закон единообразия гибридов первого поколения**, а также правило доминирования. Признаки, проявляющиеся у гибридов F_1 , называются **доминантными** (лат. *dominus* – господствующий), не проявляющиеся – **рецессивными** (лат. *recessus* – отступающий). Для обозначения признаков используются буквы латинского алфавита (для доминантных – прописные, для рецессивных – строчные).

Сочетание различных аллелей какого-либо признака называется **генотипом** по данному признаку (например, AA , Aa или aa).

Генотип может быть **гетерозиготным** (Aa) и **гомозиготным** (AA или aa).

При самоопылении гибридов F_1 во втором поколении наблюдается расщепление по фенотипу в соотношении 3 : 1 ($\frac{3}{4}$ гладких и $\frac{1}{4}$ морщинистых семян). Это соотношение выражает во второй закон Менделя – **закон расщепления признаков**.

При анализе наследованных признаков для краткости удобно пользоваться так называемым фенотипическим радикалом. Например, генотипы AA и Aa будут иметь фенотипический радикал $A-$, который означает, что в данном генотипе может быть как доминантный (A), так и рецессивный (a) аллель. Для объяснения закономерностей проявления и расщепления признаков у гибридов F_2 Мендель предложил **гипотезу чистоты гамет**, согласно которой доминантный и рецессивный аллели в гетерозиготном генотипе F_1 (Aa) не смешиваются, а образуют два типа гамет в равном соотношении: $\frac{1}{2} A$ и $\frac{1}{2} a$.

Сочетание этих гамет дает в F_2 3 генотипа в соотношении $1AA:2Aa:1aa$.

В случае **полного доминирования**, когда один аллель (A) полностью подавляет действие другого (a), расщепление по генотипу $1AA : 2Aa : 1aa$ не совпадает с расщеплением по фенотипу: $3A-:1aa$.

Расщепление по генотипу и фенотипу совпадает в случае **неполного доминирования** признака, т.е. когда гетерозиготы имеют промежуточное выражение признака при сравнении с обеими гомозиготными родительскими формами. Например, при наследовании красной и белой окраски цветков у ночной красавицы гетерозиготные растения имеют розовые цветки и в F_2 наблюдается расщепление в соотношении $1AA$ (красные цветки): $2Aa$ (розовые): $1aa$ (белые) – рис.2.2.

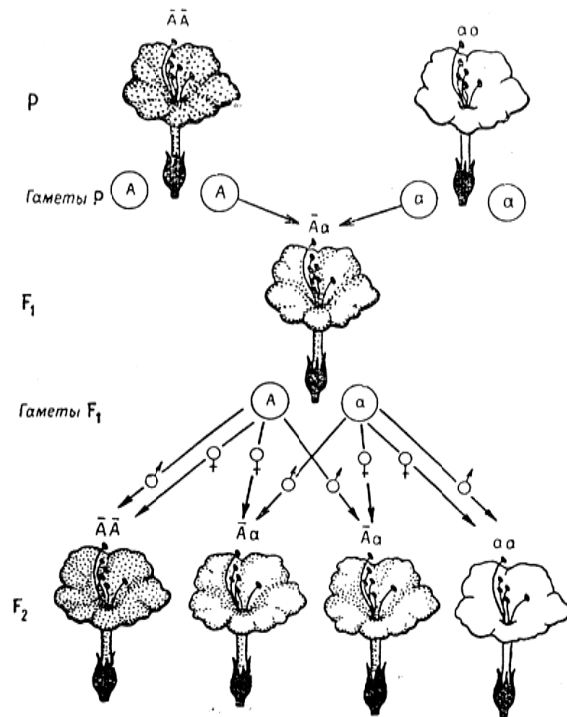


Рис. 2.2. Наследование окраски цветков при неполном доминировании у *Mirabilis jalapa* (Лобашев М.Е., 1969)

Тип наследования, при котором у гибридов F₁ проявляются признаки обоих родителей, называется **кодоминированием**.

Так, при скрещивании красных шортгорнских коров (AA) с белыми шортгорнскими быками (aa) получают телята чалой масти (смесь красных и белых волос по всему телу). По фенотипу гибридов F₁ легко определить, что они гетерозиготы по этому гену.

В F₂ расщепление на красных и белых происходит в соотношении 1:2:1, как и при неполном доминировании – (рис. 2.3.).

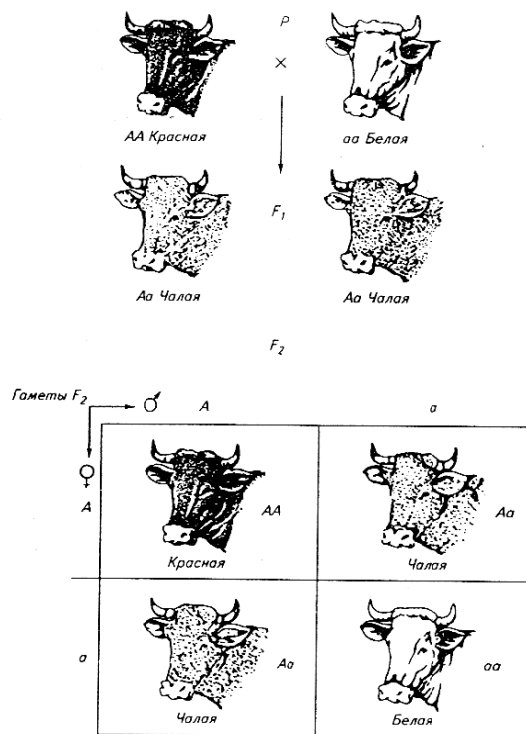


Рис. 2.3. Наследование красной, чалой и белой масти у шортгорнской породы крупного рогатого скота (Бакай А.В. и др., 2006)

По типу кодоминирования наследуются также группы крови животных и человека в системе АВ0.

При анализе расщепления гибридов F₂ возможны отклонения фактических данных от теоретически ожидаемых. Эти отклонения являются случайными или связаны с нарушением любого из условий менделеевского наследования (например, с гибелью гамет или зигот определённого генотипа, со сцеплением генов и т.д.).

Для статистической оценки величины отклонения, его значимости, применяют метод хи-квадрат (χ^2).

χ^2 вычисляется по формуле:

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

Вычисленное значение χ^2 сравнивается с табличным значением (табл. 2.1.).

Таблица 2.1

Значения χ^2 при разных степенях свободы (по Фишеру, с сокращением)

Число степеней свободы (<i>df</i>)	Вероятность (P)									
	0,99	0,95	0,90	0,75	0,50	0,25	0,10	0,05	0,025	0,01
1			0.02	0.10	0.45	1.32	2.71	3.84	5.02	6.63
2	0.02	0.10	0.21	0.58	1.39	2.77	4.61	5.99	7.38	9.21
3	0.11	0.35	0.58	1.21	2.37	4.11	6.25	7.81	9.35	11.34
4	0.30	0.71	1.06	1.92	3.36	5.39	7.78	9.49	11.14	13.28
5	0.55	1.15	1.61	2.67	4.35	6.63	9.24	11.07	12.83	15.09

Величина χ^2 зависит от вероятности (P), равной 5% (p=0,05) при соответствующем числе степеней свободы. Число степеней свободы на единицу меньше общего числа фенотипических классов.

Если значение χ^2 превышает табличное значение, находящееся в графе p=0,05, то отклонение является неслучайным или статистически достоверным.

Если значение χ^2 не превышает табличное значение, находящееся в графе p=0,05, то отклонение случается случайным или статистически недостоверным.

Рассмотрим метод χ^2 на примере наследования окраски семян гороха (табл. 2.2.).

Таблица 2.2

Число классов гибридных особей по фенотипу и генотипу и характер расщепления в F₂ при различном числе пар признаков (полное доминирование)

Скрещивание	Число пар признаков различающихся родителей	Число образующихся гамет	Число возможных сочетаний гамет	Число классов		Числовое отношение классов по фенотипу
				по фенотипу	по генотипу	
моногибридное	1	2 ¹ =2	4 ¹ =4	2 ¹ =2	3 ¹ =3	3:1
дигибридное	2	2 ² =4	4 ² =16	2 ² =4	3 ² =9	9:3:3:1
тригибридное	3	2 ³ =8	4 ³ =64	2 ³ =8	3 ³ =27	27:9:9:9:3:3:3:1
тетрагибридное	4	2 ⁴ =16	4 ⁴ =256	2 ⁴ =16	3 ⁴ =81	81:27:27:27:27:9:9:9:9:9:9:3:3:3:3:1
полигибридное		2 ⁿ	4 ⁿ	2 ⁿ	3 ⁿ	(3:1) ⁿ

Анализ расщепления в F₂ гибридов гороха

Фенотипические классы	Ожидаемая доля	Численность		Отклонение p-q (d)	d ²	d ² /q
		Фактическая, p	Ожидаемая, q			
Жёлтые	3	207	202,5	4,5	20,25	0,1
Зелёные	1	63	67,5	-4,5	20,25	0,3
Сумма	4	270	270	0		0,4

Во втором поколении гибридов наблюдается расщепление по окраске семян на 2 фенотипических класса: 207 жёлтых и 63 зелёных.

Предполагаем моногенное наследование признака и теоретическое расщепление 3:1.

Следовательно, 270 семян составляют 4 части, 1 часть – 67,5 семян. Находим ожидаемую численность (q): жёлтые семена (3 части) – 202,5 семян, зелёные (1 часть) – 67,5 семян. Затем определяем величину отклонения (d), которую возводим в квадрат, чтобы избавиться от отрицательных величин. Определяем d^2/q для каждого фенотипического класса, χ^2 равен сумме этих величин:

$$\chi^2 = 0,1 + 0,3 = 0,4$$

Число степеней свободы равно 1 (2 – 1).

Из таблицы 2.1 следует, что значение χ^2 , равное 0,4, соответствует вероятности в пределах $0,75 > P > 0,50$, т.е. не превышает табличное значение χ^2 при вероятности 0,05.

Таким образом, отклонение фактических данных от теоретически ожидаемых является случайным, что подтверждает предположение о контроле признака одной парой аллельных генов.

Задание

Провести анализ расщепления гибридов F_2 по окраске семян у гороха самостоятельно:

- 1) разделить семена на 2 фенотипических класса: жёлтые и зелёные;
- 2) подсчитать горошины каждого фенотипического класса и записать результаты в таблицу, составленную по типу табл. 2.1.;
- 3) рассчитать теоретически ожидаемое отклонение жёлтых и зелёных семян в F_2 ;
- 4) вычислить значение χ^2 и сравнить его с табличным (см. Приложение 1);
- 5) сделать выводы и записать схему скрещивания.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Дайте определение понятиям наследственности, дискретной природы наследственности.
2. В чём состоят особенности гибридологического анализа Менделя?
3. Что такое ген, аллель, генотип, фенотип, гомо- и гетерозигота?
4. Какие скрещивания называют моногибридными? Приведите примеры.
5. В чём состоит правило единообразия гибридов первого поколения?
6. Дайте определение доминирования и назовите его формы и их отличия.
7. Как происходит расщепление гибридов F_2 при моногибридном скрещивании? Назовите число фенотипических классов в зависимости от формы доминирования.
8. В чём суть гипотезы чистоты гамет?

Задачи с решением

Задача 1. При скрещивании стандартных коричневых норок с серебристо-голубыми в первом поколении все щенки оказались коричневыми, а во втором в нескольких помётах было получено 47 коричневых и 15 серебристо – голубых.

Как наследуется признак?

Определите генотипы родителей и гибридов F_1 . Какая часть коричневых норок из F_2 гомозиготна?

Решение:

1. Единообразие гибридов F_1 свидетельствует о гомозиготности родительских форм.
2. Поскольку в F_2 наблюдается расщепление на 2 класса с преобладанием коричневой окраски над серебристо-голубой, предполагаем моногенное наследование.

Определяем величину одного возможного сочетания гамет:

$$62 : 4 = 15,5$$

Находим расщепление в опыте:

$$47 : 15,5 = 3,0 \text{ и } 15 : 15,5 = 0,9, \text{ т.е. примерно } 3 : 1.$$

3. Вводим обозначение аллелей:

A – коричневая, a – серебристо-голубая

Генотипы родителей: AA и aa , гибридов F_1 – Aa .

Среди коричневых норок F_2 гомозиготной будет $\frac{1}{4}$ часть с генотипом AA , или 16 особей.

Задача 2. Если в семье, где у отца кровь группы А, а у матери – группы В, первый ребёнок имел кровь группы 0, то какова вероятность появления следующего ребёнка с той же группой крови? Какие группы крови могут быть ещё у детей от этого брака?

Решение:

Существуют четыре группы крови системы АВ0 : 0, А, В и АВ. Они определяются тремя аллелями одного гена: I^A , I^B и I^0 (или i). Аллели I^A и I^B доминантны по отношению к аллелю I^0 , но кодоминантны по отношению друг к другу.

Генотипы людей с группой крови 0 - I^0I^0 (или ii).

Аллели I^A и I^B доминантны по отношению к аллелю I^0 , следовательно генотип матери – I^BI^0 , отца – I^AI^0 . Вероятность появления ребёнка I^0I^0 в браке I^BI^0 х I^AI^0 равна $\frac{1}{4}$ (25%). Остальные дети с генотипами I^AI^B (группа крови АВ), I^AI^0 (А) и I^BI^0 (В).

Задачи для самостоятельного решения

- 1) У собак жёсткая шерсть доминантна, мягкая рецессивна. Два жесткошёрстных родителя дают жесткошёрстного щенка. С кем его нужно скрестить, чтобы выяснить, имеет ли он в генотипе аллель мягкошёрстности?
- 2) От чего легче избавиться в стае кур – от рецессивного признака листовидного гребня или доминантного – оперённых ног?

- 3) У кур нормальное оперение доминирует над шелковистым. От двух нормальных по фенотипу гетерозигот получено 98 цыплят. Сколько из них ожидается нормальных, сколько шелковистых?
- 4) Мыши генотипа $уу$ – серые, $Уу$ – жёлтые, $УУ$ – гибнут на эмбриональной стадии. Каково будет потомство следующих родителей: жёлтый \times серая; жёлтый \times жёлтая? В каком скрещивании можно ожидать более многочисленного помёта?
- 5) У крупного рогатого скота RR – красная масть, rr – белая, Rr – чалая. Имеется чалый бык, а коровы – всех трёх окрасок. Какова вероятность появления чалого телёнка в каждом из трёх возможных скрещиваний?
- 6) Селекционер получил 1000 семян томатов. 242 растения, выросшие из этих семян, оказались карликовыми, а остальные – нормальной высоты. Определите характер наследования высоты растений, а также фенотипы и генотипы растений, с которых собраны эти семена.
- 7) У ночной красавицы красная окраска цветков (A) неполно доминирует над белой (a), окраска гетерозиготных растений розовая. Какова будет окраска цветков в потомстве от следующих скрещиваний: розовая \times розовая, красная \times розовая, белая \times розовая, белая \times белая? Каким образом можно достигнуть того, чтобы полученные от скрещивания растения имели только розовые цветки?
- 8) От скрещивания растений редиса с овальными корнеплодами получено 68 растений с круглыми, 130 – с овальными и 71 – с длинными корнеплодами. Объясните расщепление. Как наследуется форма корнеплода у редиса? Определите генотипы исходных растений.
- 9) У фокстерьеров иногда наблюдается нервное заболевание, которое препятствует нормальному передвижению больных собак. Аномалия наблюдается у щенят обоего пола. Среди 92 щенят, родившихся в 23 помётах, этот дефект наблюдался у 25. Какой вывод можно сделать из этих данных о генетической обусловленности данного заболевания? Каковы наиболее вероятные генотипы собак, от которых родились больные щенки?

10) При скрещивании белых мышей с серыми в первом поколении все мышата оказались серыми, а во втором – 129 серых и 34 белых. Как наследуется признак? Определите генотипы родителей. Что получится, если гибридных мышей из F_1 возвратно скрестить с исходными родителями? Какая часть серых мышей из F_2 гомозиготна?

11) Голубоглазый мужчина, оба родителя которого имели карие глаза, женился на кареглазой женщине, отец которой имел карие, а мать – голубые глаза. От этого брака родился голубоглазый ребёнок. Каковы наиболее вероятные генотипы всех упомянутых лиц, если признак контролируется одним геном? Какова вероятность рождения в этой семье кареглазого ребёнка?

12) У человека умение владеть преимущественно правой рукой доминирует над умением владеть преимущественно левой рукой. Мужчина правша, мать которого была левшой, женился на женщине правше, имевшей трех братьев и сестру, двое из которых левши. Определите возможные генотипы мужчины и женщины, а также вероятность того, что дети, родившиеся от этого брака, будут левшами.

13) Предполагается, что у человека кудрявые волосы – доминантный признак. В семье трое детей: девочка Катя с прямыми волосами и два мальчика – Саша с прямыми волосами и кудрявый Миша. У матери этих детей и у её отца волосы кудрявые, у отца детей волосы прямые. Составьте родословную этой семьи и определите генотипы всех членов семьи.

14) Альбинизм наследуется у человека как аутосомный рецессивный признак. В семье, где один из супругов альбинос, а другой нормален, родились разнояйцовые близнецы, один из которых нормален в отношении анализируемой болезни, а другой – альбинос. Какова вероятность рождения следующего ребёнка-альбиноса?

15) В родильном доме случайно перепутали двух мальчиков. Родители одного из них имеют А и 0 группы крови, родители другого – А и АВ,

мальчики имеют А и 0 группы крови. Определите, кто чей сын и генотипы родителей и детей.

16) Можно ли исключить отцовство, если мать имеет группу крови А, ребёнок – группу крови В, а предполагаемые отцы группы крови 0 и АВ? Дайте аргументированный ответ.

17) Если в семье, где у отца кровь группы А, а у матери кровь группы В, первый ребёнок имел кровь группы 0, то какова вероятность появления следующего ребёнка с той же группой крови? Какие группы крови могут быть ещё у детей от этого брака?

18) Если у родителей, имеющих кровь группы В и 0, родился ребёнок с группой крови 0, то какова вероятность, что их следующий ребёнок будет иметь кровь группы В? А? Каковы генотипы членов этой семьи?

19) Дедушка мальчика со стороны матери имеет группу крови АВ, а остальные бабушки и дедушка имеет группу крови 0. Какова вероятность для данного мальчика иметь группу крови А, В, АВ и 0?