

## 2.3 Наследование признаков при неаллельном взаимодействии генов

Фенотип организма формируется под влиянием большого количества генов, а также в результате их взаимодействия.

Все многообразие генетических взаимодействий можно разделить на две группы: взаимодействие аллелей одного гена и неаллельных генов.

1. **Аллели одного гена** находятся в идентичных локусах пары гомологичных хромосом, и взаимодействие между ними проявляется в форме полного, неполного доминирования и кодоминирования.

2. **Неаллельные гены** локализованы в разных парах гомологичных хромосом или в одной паре гомологичных хромосом, но в разных ее локусах.

Выделяют три основных типа взаимодействия неаллельных генов.

1. **Комплементарность** – тип неаллельного взаимодействия генов, при котором сочетание в генотипе доминантных аллелей обоих генов обуславливает появление нового признака.

Впервые подобный тип взаимодействия был изучен У. Бетсоном и Р. Пеннетом у душистого горошка (рис.2.6.).

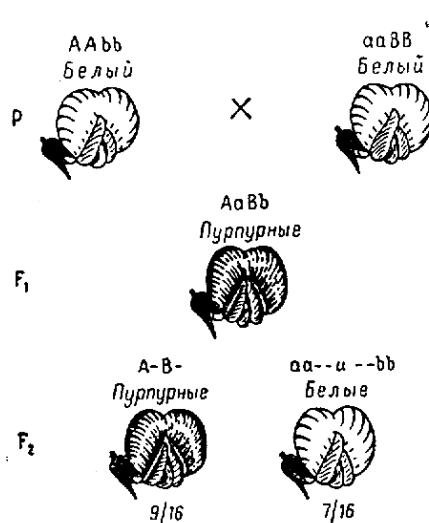


Рис. 2.6. Наследование окраски цветков у *Lathyrus odoratus* при взаимодействии двух пар генов (Лобашев М.Е., 1969)

При скрещивании двух линий с белыми цветками в  $F_1$  дигетерозиготные растения  $AaBb$  имели пурпурные цветки, а в  $F_2$  было получено  $9/16$  ( $A-B-$ ) растений с пурпурными цветками, и  $7/16$  ( $3/16 A-bb + 3/16 aaB-$  +  $1/16 aabb$ ) с белыми, т.е. расщепление составило:

- 9:7.

Таким образом, взаимодействие доминантных генов  $A+B$  обуславливает пурпурную окраску цветков.

При комплементарном взаимодействии генов возможны отклонения от стандартной формулы расщепления по фенотипу ( $9:3:3:1$ ) при дигибридном скрещивании, а именно:

- 9:6:1

Вариант такого взаимодействия генов характерен для наследования формы плодов у тыквы (рис. 2.7.).

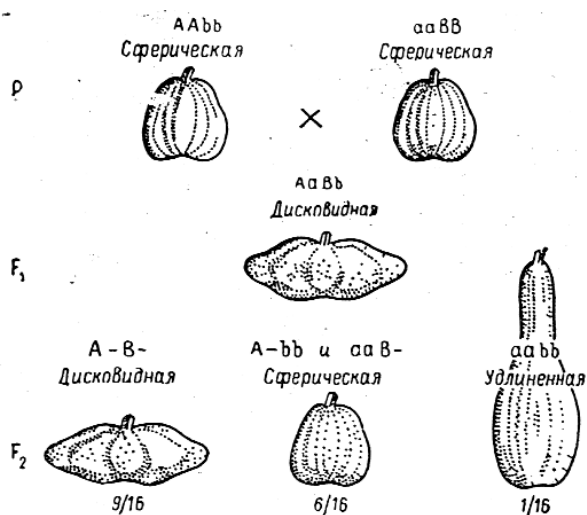


Рис. 2.7. Наследование формы плода у *Cucurbita pepo* при взаимодействии двух пар генов (Лобашев М.Е., 1969)

У тыквы наблюдается три разновидности плодов: дисковидная, сферическая и удлинённая, причем сферическая форма является рецессивной по отношению к дисковидной.

При скрещивании двух сортов тыквы со сферическими плодами получают растения  $F_1$  с дисковидной формой плодов. В потомстве этих растений в  $F_2$  появляются три фенотипических класса в соотношении 9/16 с дисковидными плодами ( $A-B-$ ), 6/16 – со сферическими ( $3/16 A-bb+3/16 aaB-$ ) и 1/16 с удлинёнными ( $aabb$ ). Это свидетельствует о том, что каждый из доминантных неаллельных генов  $A$  и  $B$  детерминирует сходный фенотип – сферическую форму плодов, взаимодействие их доминантных аллелей в генотипе обуславливает дисковидную форму плодов, а взаимодействие рецессивных аллелей – удлинённую форму.

- 9:3:3:1

Подобное расщепление по фенотипу в  $F_2$  наблюдается при наследовании окраски глаз у дрозофилы.

При скрещивании линий дрозофилы с ярко-красными и коричневыми глазами получены гибриды  $F_1$  с красными глазами (рис. 2.8.).

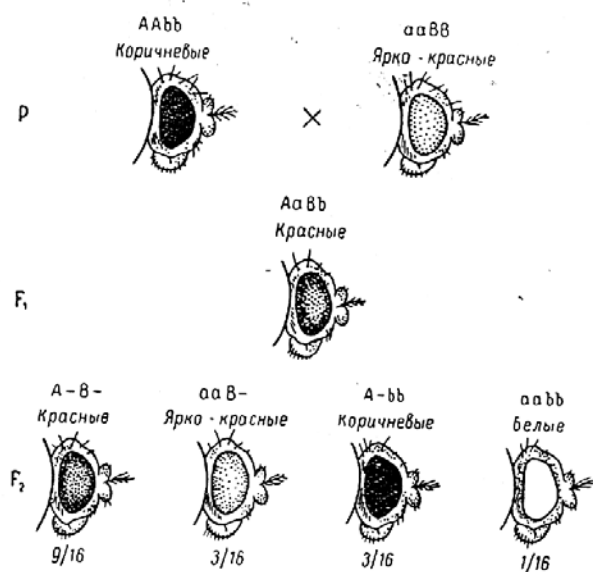


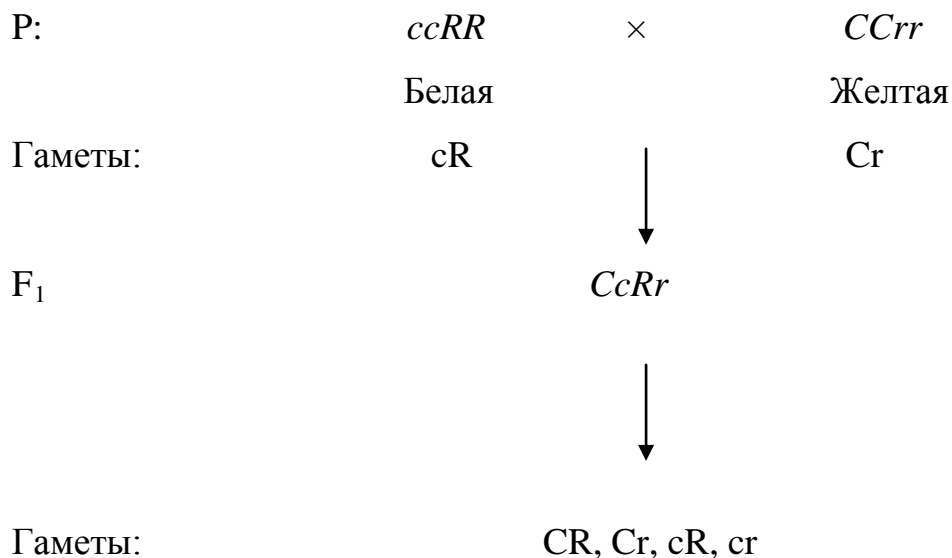
Рис. 2.8. Наследование окраски глаз у *Drosophila* при взаимодействии двух пар генов (Лобашев М.Е., 1969)

В F<sub>2</sub> присутствие доминантных аллелей генов *A* и *B* у 9/16 особей приводит к формированию красной окраски глаз. Присутствие доминантного аллеля гена *A* в гомо- или гетерозиготном состоянии при рецессивном аллеле *b* дает ярко-красную окраску у 3/16 особей, а гены *aaB-* у 3/16 потомства дают коричневую окраску. Гомозиготы по обоим рецессивным генам *aabb* (1/16) имеют новый фенотип – белую окраску глаз.

Итак, взаимодействие доминантных генов в генотипе изменяет окраску глаз. Каждый из комплементарных доминантных генов имеет собственное фенотипическое проявление, а двойная рецессивная гомозигота отличается от них по фенотипу.

- 9:3:4

Вариант подобного взаимодействия комплементарных генов можно рассмотреть на примере наследования окраски луковицы. У лука скрещивание формы, имеющей неокрашенную (белую) луковицу, с формой, имеющей желтую луковицу, дает в F<sub>1</sub> растения с красной луковицей. А в F<sub>2</sub> появляются растения с красной (9/16), желтой (13/16) и белой (4/16) луковицами:





4) провести статистическую достоверность расщепления при помощи  $\chi^2$ ;

5) сделать выводы и записать схему скрещивания.

**2. Эпистаз** – тип неаллельного взаимодействия генов, при котором ген одной аллельной пары подавляет действие генов другой пары.

Гены, подавляющие проявление других генов, называются **супрессорами**, а подавляемые гены – **гипостатичными**. Выделяют два типа эпистаза: доминантный и рецессивный. При доминантном эпистазе – **супрессии** ингибирующее действие оказывает доминантный аллель:  $A > B$ .

• 13 : 3

Окраска оперения кур определяется двумя генами, взаимодействующими по типу доминантного эпистаза (рис.2.9.).

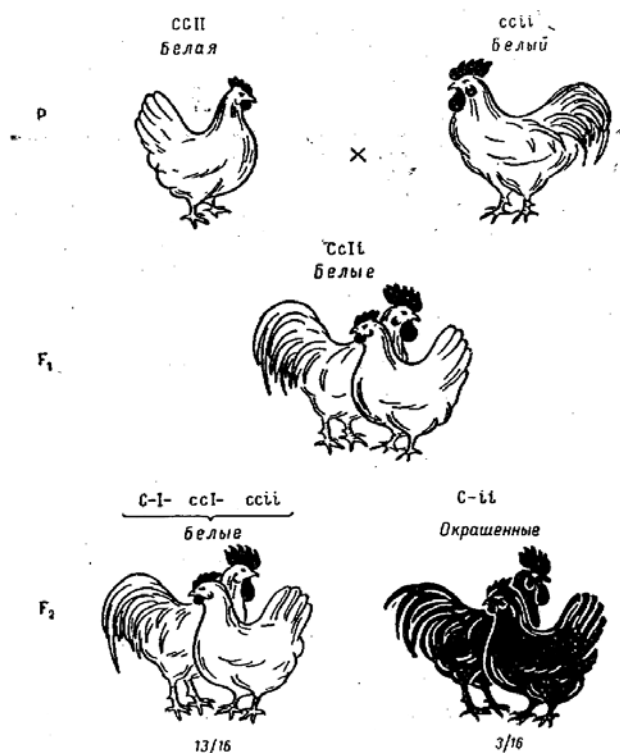


Рис. 2.9. Наследование окраски у кур при взаимодействии двух пар генов (Лобашев М.Е., 1969)

Ген С обуславливает окрашенное оперение, ген I подавляет проявление пигмента ( $I > C$ ); ген с детерминирует белое оперение, ген i на окраску не влияет.

При скрещивании куриц породы леггорн (ССИ) с петухами породы белый виандот (ссii) в  $F_2$  13/16 кур с белым оперением и 3/16 с окрашенным оперением, у которых нормальный синтез пигмента и проявление гена С не ингибируется эпистатичным геном I.

- 12 : 3 : 1

Такое расщепление возможно, если рецессивная аллель эпистатичного гена имеет собственное фенотипическое проявление. Подобное взаимодействие генов наблюдается при наследовании масти лошадей (рис.2.10.).

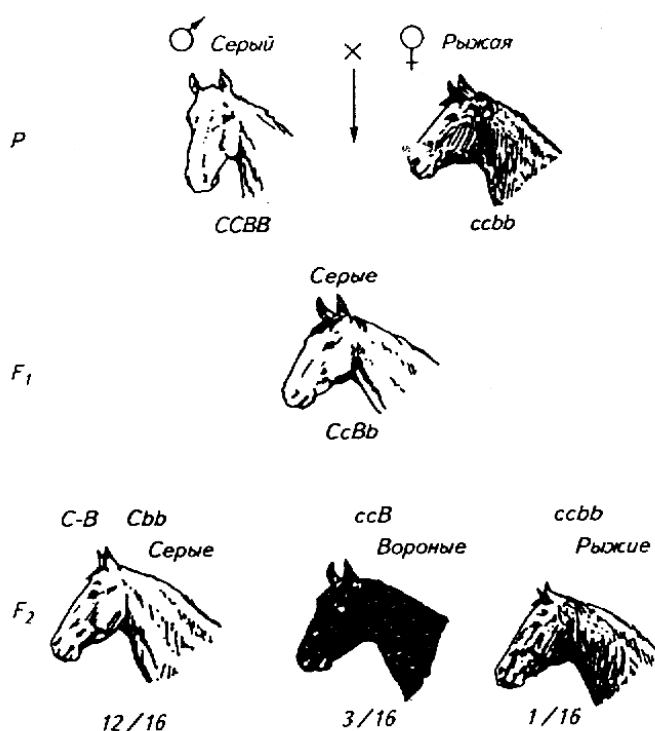


Рис. 2.10. Эпистаз у лошадей (Бакай А.В. и др., 2006)

Вороная масть определяется доминантным геном В, рыжая – рецессивным геном b, доминантный ген С из-за раннего поседения волоса дает серую масть и подавляет проявление гена В ( $C > B$ ). В потомстве  $F_2$  от

скрещивания серой (ССВВ) и рыжей (ссbb) лошадей 12/16 имеют серую масть, 3/16 – вороную и 1/16 - рыжую.

При рецессивном эпистазе – **криптомерии** рецессивная гомозигота одного гена подавляет действие другого доминантного гена:  $aa > B$ .

При криптомерии в потомстве наблюдается расщепление 9:3:4.

Например, у мышей серая окраска шерсти получила название «агути» и обусловлена взаимодействием двух доминантных генов А и В. (рис.2.11.).

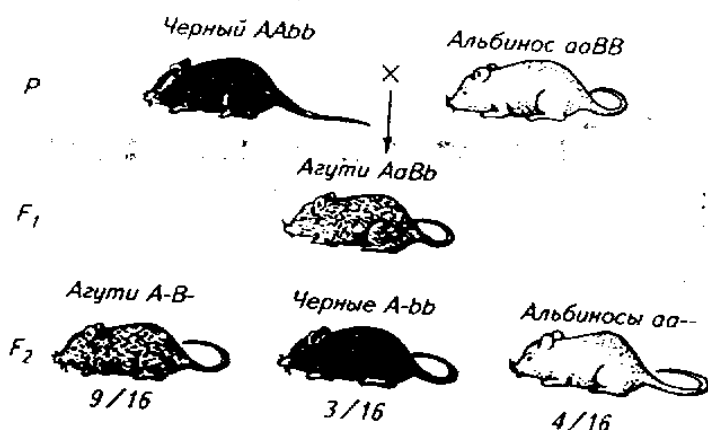


Рис. 2.11. Рецессивный эпистаз у мышей (Бакай А.В. и др., 2006)

Ген А определяет синтез черного пигмента, ген В способствует распределению пигмента по длине волоса, рецессивный ген b не влияет на окраску шерсти. Рецессивный ген а нарушает синтез пигмента и в гомозиготном состоянии подавляет действие гена В (aaB– альбиносы).

При скрещивании черных и белых мышей в F<sub>1</sub> получают лишь мыши типа агути (AaBb). В F<sub>2</sub> 9/16 мышей имеют окраску агути, 3/16 – черную и 4/16 – белую. Такое же расщепление характерно и для комплементарного взаимодействия генов.

**Характерные признаки эпистатического взаимодействия генов:**

1. действие двух пар генов на один признак;
2. подавление проявления гипостатического гена в F<sub>1</sub>;



3. изменение формулы дигибридного расщепления в  $F_2$  за счет расширения доли особей с фенотипом гена супрессора, при этом характерные формулы расщепления для доминантного эпистаза 13:3, и 12:3:1, для рецессивного эпистаза – 9:3:4.

### Задание

Взаимодействие генов по типу эпистаза может быть рассмотрено на примере наследования окраски чешуй у овса. При скрещивании двух сортов овса с черными и белыми чешуями зерна гибриды  $F_1$  имеют черные чешуи зерна. Растения  $F_2$  имеют черные, серые и белые чешуи зерна. Провести анализ расщепления гибридов  $F_2$  по окраски чешуй у овса самостоятельно:

- 1) разделить зерновки овса на три фенотипических класса: черные, белые и серые;
- 2) подсчитать число зерновок в каждом фенотипическом классе, результаты записать в таблицу, аналогичную таблице 2.2.;
- 3) установить характер расщепления в  $F_2$ ;
- 4) определить величину  $\chi^2$  и сравнить ее с табличной;
- 5) сделать выводы о характере наследования признака и записать схему скрещивания.

**3. Полимерия** – это тип неаллельного взаимодействия генов, при котором несколько пар неаллельных генов влияют на формирование одного признака, вызывая сходные изменения.

Явление полимерии было открыто в 1909 г. шведским генетиком Нильсоном-Эле, который описал серию однозначно действующих генов, определяющих окраску эндосперма зерна пшеницы.

Это случай так называемой **кумулятивной полимерии** (сложной) когда степень проявления признака зависит от числа доминантных аллелей

в генотипе. Так наследуется, например, длина початка у кукурузы (рис. 2.12.).

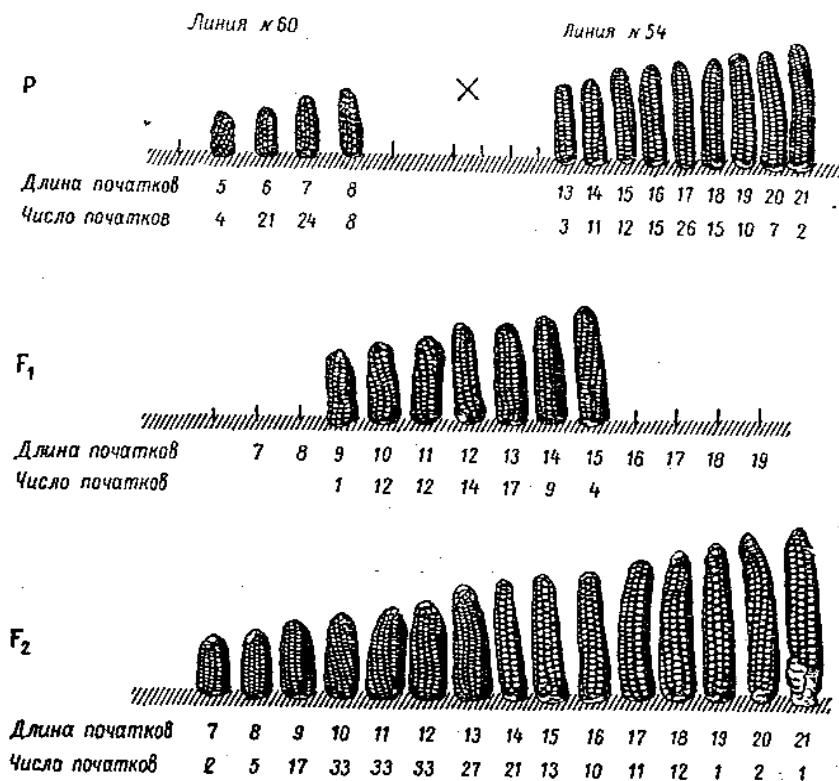


Рис. 2.12. Наследование и изменчивость длины початков (в сантиметрах) у *Zea mays* в F<sub>1</sub> и F<sub>2</sub> (Лобашев М.Е., 1969)

Одна из исходных линий (№ 60) имеет длину початков в пределах от 5 до 8 см, линия № 54 – от 13 до 21 см. Гибриды F<sub>1</sub> имеют средние значения длины початков. Растения F<sub>2</sub> фенотипически неоднородны, длина початков варьирует от 7 до 21 см. При этом длина початка пропорциональна числу (дозе) доминантных генов в генотипе.

По типу кумулятивной полимерии наследуется пигментация кожи у человека. Например, в потомстве у чернокожего мужчины и белой женщины (или наоборот) рождаются дети с промежуточным цветом кожи – мулаты. У супружеской пары мулатов рождаются дети с цветом кожи от черного до белого, что определяется числом доминантных аллелей в генотипе:



$A_1A_1A_2A_2 \times a_1a_1a_2a_2$   
 чернокожий      белый



$A_1a_1A_2a_2 \times A_1a_1A_2a_2$   
 мулаты



$A_1A_1A_2A_2$      $A_1A_1A_2a_2$      $A_1a_1A_2A_2$   
 1/16            2/16            2/16  
 чернокожие      «темные»

$A_1a_1A_2a_2$      $A_1A_1a_2a_2$      $a_1a_1A_2A_2$      $A_1a_1a_2a_2$   
 4/16            1/16            1/16            2/16  
 мулаты            «светлые»

$a_1a_1A_2a_2$      $a_1a_1a_2a_2$   
 2/16            1/16  
 белые

При **некумулятивной полимерии** (простой), наличие в генотипе хотя бы одного доминантного аллеля полимерных генов определяет треугольную форму плодов. Например, при скрещивании растений пастушьей сумки с треугольными плодами (стручками) с растением с овальными плодами в F<sub>1</sub> образуются растения с плодами треугольной формы (рис.2.13.).

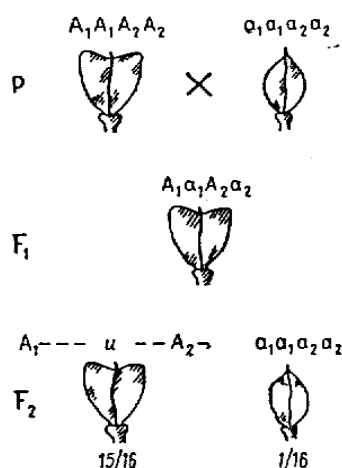


Рис. 2.13. Наследование формы стручка у *Capsella bursa pastoris* при взаимодействии двух пар генов (Лобашев М.Е., 1969)

При их самоопылении в F<sub>2</sub> наблюдается расщепление на растения с треугольными и овальными плодами в соотношении 15:1. Если расщепление в F<sub>2</sub> составляет 63:1, то в формировании признака участвуют 3 пары однозначных генов.

При полимерном типе наследования возможно проявление **трансгрессий**. Трансгрессия – форма, у которой степень проявления признака больше, чем у родительских форм.

Трансгрессии могут быть положительными и отрицательными:

P: A<sub>1</sub>A<sub>1</sub>a<sub>2</sub>a<sub>2</sub>A<sub>3</sub>A<sub>3</sub>a<sub>4</sub>a<sub>4</sub> × a<sub>1</sub>a<sub>1</sub>A<sub>2</sub>A<sub>2</sub>a<sub>3</sub>a<sub>3</sub>A<sub>4</sub>A<sub>4</sub>

F1: A<sub>1</sub>aA<sub>2</sub>a<sub>2</sub>A<sub>3</sub>a<sub>3</sub>A<sub>4</sub>a<sub>4</sub>

F2: A<sub>1</sub>A<sub>1</sub>A<sub>2</sub>A<sub>2</sub>A<sub>3</sub>A<sub>3</sub>A<sub>4</sub>A<sub>4</sub>      aa<sub>1</sub>a<sub>2</sub>a<sub>2</sub>a<sub>3</sub>a<sub>3</sub>a<sub>4</sub>a<sub>4</sub>

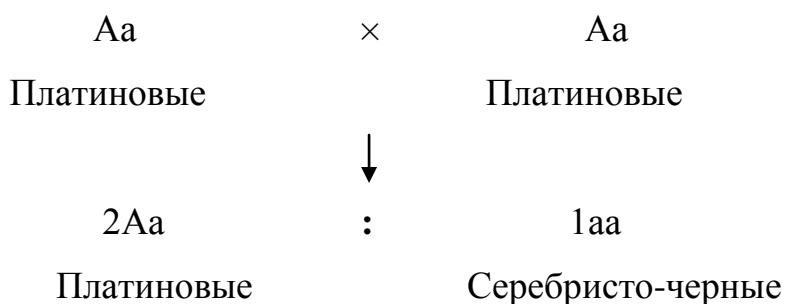
положительная                      отрицательная      трансгрессии

Таким образом, трансгрессии проявляются в F<sub>2</sub>, когда родительские формы не обладают крайним проявлением признаков и не несут всех доминантных (при положительной трансгрессии) или всех рецессивных (при отрицательной трансгрессии) аллелей.

**Плейотропия** – явление, которое заключается в том, что один ген оказывает влияние на несколько признаков.

Например, влияние плейотропного гена окраски меха у лисиц на жизнеспособность потомства.

Ген платиновой окраски является доминантным по отношению к серебристо-черной. Однако в гомозиготном состоянии он приводит к гибели зародышей (AA) на ранних стадиях:



Выживают только платиновые лисицы, гетерозиготные по этому гену. По этой же схеме наследуется наличие (aa) и отсутствие (Aa) чешуи у зеркального карпа, серая (Aa) и черная (aa) окраска шерсти каракулевых овец.

У человека известен доминантный ген, определяющий признак «паучьи пальцы» (синдром Марфана). Одновременно этот же ген определяет аномалию хрусталика глаза и порок сердца.

**Гены-модификаторы** – гены, усиливающие или ослабляющие действие основного гена.

Изучение окраски млекопитающих показало, что наряду с крайними формами, обладающими полным развитием пигмента (черная окраска) или его отсутствием (альбиносы), имеется целый ряд промежуточных форм – сероватых, бурых, желтых. Окраска шерсти зависит от наличия генов-

модификаторов, не имеющих собственное проявление, но изменяющих действие основного гена.

Гены-модификаторы контролируют вкус, цвет и аромат плодов, поэтому их рекомендуется накапливать для улучшения признаков сортов плодовых культур.

### **КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ**

1. Назовите основные причины отклонения числа фенотипических классов от классической схемы менделеевского наследования признаков.
2. Дайте понятие комплементарности, формулы расщепления и примеры комплементарного взаимодействия генов.
3. Дайте понятие эпистаза, формулы расщепления и примеры эпистатических взаимодействий генов.
4. Дайте определения понятиям полимерии, трансгрессии при полимерии и сопроводите их примерами.
5. Что такое плейотропное действие гена? Приведите примеры.
6. Как осуществляется действие генов-модификаторов? Приведите примеры.

### **Задачи с решением**

Задача 1. При скрещивании растений льна с гладкой формой лепестков в первом поколении все растения имели гладкие лепестки, а во втором среди 632 растений 125 имели гофрированную форму лепестков, остальные – гладкую. Как наследуется признак? Каковы генотипы исходных растений и растений  $F_1$ ?

#### **Решение:**

1. В  $F_1$  единообразии, по-видимому, исходные растения гомозиготны.
2. В  $F_2$  расщепление не соответствует расщеплению при моногенном наследовании 3 : 1, поэтому предполагаем дигенное наследование.

Находим величину одного возможного сочетания гамет:  $632 : 16 = 39,5$ .  
Расщепление в опыте:  $507 : 39,5 = 12,8$ ;  $125 : 39,5 = 3,2$ , т.е. примерно  $13 : 3$ .

Следовательно, форма лепестков определяется взаимодействием двух пар генов по типу доминантного эпистаза: ген В обуславливает гофрированную форму лепестков, ген в – гладкую, ген А – супрессор, подавляющий проявление неаллельного гена В, а ген а не оказывает влияние на форму лепестков.

Поскольку исходные растения гомозиготны с гладкими лепестками, в генотипе одного из них должен присутствовать аллель А – ААВВ, а в генотипе другого два рецессивных аллеля в – аавв, растения F<sub>1</sub> – дигетерозиготны.

3. Выводы:

1) Форма лепестков у льна контролируется двумя генами, взаимодействующими по типу доминантного эпистаза с расщеплением  $13 : 3$ .

2) Генотипы исходных растений: ААВВ, аавв – гладкие лепестки, генотип гибридов F<sub>1</sub> – АаВа – гладкие лепестки.

Задача 2. От скрещивания двух растений кукурузы – с красными морщинистыми и белыми гладкими зернами – в первом поколении все растения имели пурпурные гладкие зерна. Во втором поколении произошло следующее расщепление:

840 пурпурных гладких

280 пурпурных морщинистых

378 белых гладких

123 белых морщинистых

273 красных гладких

89 красных морщинистых

1983

Как наследуются признаки? Определите генотипы исходных растений и гибридов F<sub>1</sub>.



### Решение:

1. Поскольку в  $F_1$  наблюдается единообразие, родительские формы гомозиготны по обоим признакам.
2. Анализируем наследование каждого признака:

1) Окраска зерен:

В  $F_2$  – расщепление:

Пурпурные	Красные	Белые
840	273	378
<u>280</u>	<u>89</u>	<u>123</u>
1120	362	501

Расщепление не соответствует расщеплению при моногенном наследовании  $1 : 2 : 1$ , предполагаем дигенное наследование. Находим величину одного возможного сочетания гамет –  $1983:16=123,9$ . Расщепление в опыте –  $1120:123,9=9,1$ ;  $362:123,9=2,9$ ;  $501:123,9=4,0$ , т.е. примерно  $9 : 3 : 4$ . Следовательно, окраска зерен определяется двумя генами, взаимодействующими по типу комплементарности.

Вводим обозначение аллелей:

наличие в генотипе доминантных генов А и В детерминирует пурпурную окраску, ген А обуславливает красную окраску, доминантный ген В не имеет собственного фенотипического проявления и объединяется по фенотипу с рецессивной гомозиготой гена а ( $aaV$ – белая окраска).

Гомозиготное исходное растение с красными зернами имеет в генотипе доминантный аллель А и рецессивный в –  $AAbb$ .

Растение с белыми зернами имеет в генотипе рецессивную гомозиготу гена а ( $aaBB$ ).

Генотип гибридов  $F_1$  –  $AaBb$ ,

$F_2$ : 9 А–В– пурпурные

3 A–bb красные

4 aaB– белые

aabb белые

2) Форма зерна:

В F<sub>2</sub> расщепление:

Гладкие	Морщинистые
840	280
378	123
<u>273</u>	<u>89</u>
1491	492

Расщепление соответствует двум фенотипическим классам с преобладанием гладкой формы зерен. Предполагаем моногенное наследование. Находим величину одного возможного сочетания гамет:

$1983:4=495,7$ . Расщепление в опыте:  $1491:495,7=3,1$ ,  $492:495,7=0,9$ , т.е. примерно 3 : 1. Вводим обозначение аллелей: С – гладкая форма, с – морщинистая. Генотипы исходных растений: СС – гладкие, сс – морщинистые, гибридов F<sub>1</sub> – Сс.

3. Выводы:

1) Окраска зерен контролируется двумя независимо наследуемыми генами, взаимодействующими по типу комплементарности, с расщеплением 9 пурпурные : 3 красные : 4 белые.

2) Форма зерна контролируется одним геном с доминированием круглой формы над морщинистой.

3) Генотипы исходных растений: красные морщинистые – ААbbсс, белые гладкие – aaBBCC, гибридов F<sub>1</sub> – AaBbCc.

Задача 3. У дрозофилы при скрещивании красноглазых самок с белоглазыми самцами в F<sub>1</sub> получено потомство с пурпурными и с красными глазами. В F<sub>2</sub>

наблюдали расщепление и у самок, и у самцов на 3/8 пурпурноглазых, 3/8 красноглазых, 2/8 белоглазых. Объясните, как наследуется признак окраски глаз. Определите генотипы особей родителей, первого и второго поколений.

**Решение:**

1. Поскольку в F<sub>1</sub> наблюдается расщепление и новое проявление признака, можно предположить, что хотя бы один из родителей гетерозиготен и признак контролируется двумя парами аллелей, взаимодействующих по типу комплементарности.

Присутствие в генотипе двух доминантных генов А и В обуславливает пурпурную окраску глаз, каждый из которых имеет самостоятельное фенотипическое проявление – А – красную окраску, В – белую.

2. Расщепление в F<sub>2</sub> – 3/8 : 3/8 : 2/8 (8 комбинаций гамет) свидетельствует о том, что один из гибридов F<sub>1</sub> образует 4 типа гамет, т.е. дигетерозиготен – АаВв (пурпурная), а другой – 2 типа гамет, т.е. гетерозиготен по гену А – Ааbb (красная):

Гаметы	Ab	ab
AB	AABb	AaBb
Ab	AAbb	Aabb
aB	AaBb	aaBb
ab	Aabb	aabb

3. Выводы:

Генотипы родительских форм: ААbb – красные, aaВв – белые, генотипы гибридов F<sub>1</sub> – АаВв - пурпурные, Ааbb - красные, гибридов F<sub>2</sub> – 3/8 А–В– - пурпурные, 3/8 А–bb – красные, 2/8 aaВв, aabb – белые.

Задача 4. Имеется сорт ячменя, дающий 6 г зерна на растение, и сорт, дающий 12 г. При скрещивании этих сортов в F<sub>1</sub> наблюдается промежуточный фенотип, в среднем 9 г. У 250 растений F<sub>2</sub> масса зерна варьирует от 6 до 12 г на растение. Четыре растения имели массу 6 г, четыре других – 12 г.

Сколько генов определяют данный признак? Определите генотипы всех растений.

**Решение:**

В данном примере наблюдается взаимодействие генов по типу кумулятивной полимерии.

Т.к. 4 растения составляют примерно 1/64 потомства F<sub>2</sub>, данный признак определяют 3 гена, поскольку комбинация гамет дает тригетерозигота - A<sub>1</sub>a<sub>1</sub>A<sub>2</sub>a<sub>2</sub>A<sub>3</sub>a<sub>3</sub>:

$$\begin{array}{rcc}
 \text{P:} & A_1A_1A_2A_2A_3A_3 & \times & a_1a_1a_2a_2a_3a_3 \\
 & 12 \text{ г} & & 6 \text{ г} \\
 & & \downarrow & \\
 \text{F1:} & & A_1a_1A_2a_2A_3a_3 & \\
 & & 9 \text{ г} & \\
 \text{F2:} & A_1A_1A_2A_2A_3A_3, & & A_1A_1A_2A_2A_3a_3 \text{ и т.д.,} \\
 & 1/64 - 12 \text{ г} & & 6/64 - 11 \text{ г} \\
 & A_1A_1A_2a_2A_3a_3 \text{ и т.д.,} & & A_1A_1A_2a_2a_3a_3 \text{ и т.д.,} \\
 & 15/64 - 10 \text{ г} & & 20/64 - 9 \text{ г} \\
 & A_1A_1a_2a_2a_3a_3 \text{ и т.д.,} & & A_1a_1a_2a_2a_3a_3 \text{ и т.д.,} \\
 & 15/64 - 8 \text{ г} & & 6/64 - 7 \text{ г} \\
 & a_1a_1a_2a_2a_3a_3 & & \\
 & 1/64 - 6 \text{ г} & & 
 \end{array}$$

**Задачи для самостоятельного решения**

1) При скрещивании растений тыквы с дисковидной формой плода в потомстве было получено 121 растение с дисковидной формой плода, 77 – со сферической и 12 – с удлиненной. Объясните расщепление, определите генотипы исходных форм. Как наследуется признак? Какое расщепление вы ожидаете получить в анализирующем скрещивании и какое растение будете использовать в качестве анализатора?

- 2) Зеленое растение кукурузы при самоопылении дает около 15/16 зеленых и около 1/16 белых (летальных) семян. Объясните эти результаты, определите генотип исходного растения.
- 3) При скрещивании двух зеленых растений кукурузы получено потомство, в котором примерно 9/16 растений имеет зеленый цвет, а 7/16 – не окрашены. Как можно объяснить этот результат? Определите генотипы исходных растений.
- 4) При скрещивании двух карликовых растений кукурузы было получено потомство нормальной высоты. В  $F_2$  от скрещивания между собой растений  $F_1$  было получено 452 растения нормальной высоты и 352 карликовых. Предложите гипотезу, объясняющую эти результаты, определите генотипы исходных растений.
- 5) У кукурузы одного сорта в початке имеется 16 рядов зерен, а у другого – 8 рядов. При скрещивании этих сортов в  $F_1$  наблюдается промежуточный фенотип, в среднем 12 рядов. Растения  $F_2$  фенотипически очень неоднородны, количество рядов варьирует от 8 до 16, причем примерно в одном из каждых 32 початков имеется столько же рядов зерен, что и у одного из родителей. Сколько генов определяет данный признак?
- 6) Имеется сорт ячменя, дающий 6 г зерна на растение, и сорт, дающий 12 г. каков будет фенотип растений  $F_1$  от скрещивания этих сортов, и как распределятся растения по весу семян на растение в  $F_2$ , если учесть тригненное отличие этих сортов, гены не сцеплены и взаимодействуют по типу некумулятивной полимерии? Какое будет расщепление растений по весу семян на растение, если растение  $F_1$  скрестить с малоурожайным сортом?
- 7) Допустим, что различие по урожайности между двумя чистыми сортами овса, один из которых дает около 4 г зерна, а другой – около 10 г на одно растение, зависит от трех несцепленных полигенов  $A_1$ ,  $A_2$  и  $A_3$ . Каковы будут фенотипы  $F_1$  и  $F_2$  от скрещивания между этими сортами?

- 8) Изучение наследования длины цветка самоопыляющегося табака показало, что этот признак контролируется 4 парами несцепленных генов. Какая часть растений  $F_2$  будет иметь такую же длину цветка, как и гомозиготные по всем доминантным и рецессивным аллелям родительские формы (длина цветка рецессивной формы 40 мм, доминантной формы – 93 мм)?
- 9) Скрещивая две формы гороха – с розовыми и белыми цветками – в первом поколении получили растения с пурпурными цветками, а во втором – 87 растений с пурпурными, 36 – с белыми и 29 – с розовыми цветками. Объясните результаты скрещиваний и определите генотипы исходных растений. Что получится, если растения из  $F_1$  скрестить с родительскими формами?
- 10) Скрестив растения овса с черными и белыми чешуями зерна, в первом поколении получили растения с черными чешуями, а во втором – 418 с черными, 100 с серыми и 42 с белыми. Объясните расщепление. Как наследуется окраска чешуй у овса? Каковы генотипы исходных растений?
- 11) Какой вывод о количестве генов, определяющих число листьев, можно сделать из факта, что максимальное количество листьев, характерное для одного из родителей, не было обнаружено в популяции  $F_2$ , состоящей почти из 2000 особей?
- 12) Растение, гомозиготное по трем парам рецессивных генов, имеет высоту 32 см, а гомозиготное по доминантным аллелям этих генов имеет высоту 50 см. Принимаем, что влияние отдельных доминантных генов на рост во всех случаях одинаково и их действие суммируется. В  $F_2$  от скрещивания этих растений получено 192 потомка. Сколько из них будет иметь генетически обусловленный рост в 44 см?
- 13) Аллель А у крыс обуславливает желтую окраску шерсти. Аллель В другого гена вызывает различие черной окраски шерсти. У особей А–В– шерсть серого цвета, а у особей аabb – белого. Серого самца скрестили с желтой самкой и получили в  $F_1$  3/8 желтых, 3/8 серых, 1/8 черных и 1/8 белых крысят. Определите генотипы родителей.

14) От скрещивания белого петуха с окрашенными курами в первом поколении было получено  $3/8$  окрашенных и  $5/8$  белых цыплят. Объясните расщепление, определите генотипы исходных птиц.

15) От скрещивания белых кур с розовидным гребнем с черными петухами с простым гребнем в  $F_1$  все цыплята оказались белыми, половина из них с розовидными, половина – с простыми гребнями. Скрестив потомков  $F_1$ , различающихся по форме гребня, получили расщепление:

115 белых с розовидным гребнем  
112 белых с простым гребнем  
23 черных с розовидным гребнем  
26 черных с простым гребнем  
276

Объясните результаты, определите генотипы исходных птиц и потомков  $F_1$ .

16) От скрещивания желтых длиннохвостых попугайчиков с голубыми в первом поколении все потомки оказались зелеными, а во втором – 56 зеленых, 18 голубых, 20 желтых и 6 белых. Объясните расщепление, определите генотипы птиц всех окрасок.

17) От скрещивания самок дрозофилы, имеющих коричневые глаза, с самцами, имеющими ярко-красные глаза, в  $F_1$  получено красноглазое потомство. В  $F_2$  наблюдалось следующее расщепление:

128 с ярко-красными глазами  
40 с белыми глазами  
383 с красными глазами  
121 с коричневыми глазами

Определите генотипы родителей и потомства и объясните полученные результаты.

18) От скрещивания белых и голубых кроликов получили в  $F_1$  28 черных крольчат, а в  $F_2$  – 67 черных, 27 голубых и 34 белых. Как наследуются

черная, голубая и белая окраска шерсти у кроликов? Объясните расщепление. Определите генотипы родителей и потомков.

19) При скрещивании растений фасоли с белыми семенами с растениями, дающими коричневые семена, в первом поколении все семена оказались пурпурными, а во втором – 560 пурпурных, 188 коричневых и 265 белых. Как это можно объяснить? Определите генотипы исходных форм.

20) От скрещивания растений ржи с красными ушками на листьях и желтым зерном с растениями с белыми ушками и белым зерном в  $F_1$  получили растения с красными ушками и зеленым зерном, в  $F_2$  произошло расщепление:

360 с красными ушками и зеленым зерном

117 с красными ушками и желтым зерном

164 с красными ушками и белым зерном

122 с белыми ушками и зеленым зерном

42 с белыми ушками и желтым зерном

54 с белыми ушками и белым зерном

859

Как наследуются признаки? Определите генотипы исходных растений.

21) При скрещивании тыкв с белыми плодами в  $F_1$  получили 67 растений с белыми, 19 – с желтыми и 6 – с зелеными плодами. Объясните результаты, определите генотипы исходных растений. Что получится, если скрестить исходные растения с зеленоплодным из  $F_1$ ?

22) При скрещивании растений пшеницы с красным плотным колосом с растениями с белым рыхлым колосом в первом поколении получили красные колосья средней плотности, а во втором – расщепление:

186 красных с плотным колосом

358 красных с колосом средней плотности

184 красных с рыхлым колосом



12 белых с плотным колосом

25 белых с колосом средней плотности

10 белых с рыхлым колосом

775

Как наследуются признаки? Каковы генотипы исходных растений?

