

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ОРЕНБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»**

**МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ДЛЯ ОБУЧАЮЩИХСЯ ПО
ОСВОЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ**

ЛЕСНАЯ ГЕНЕТИКА

Направление подготовки: *35.03.01 Лесное дело*

Профиль образовательной программы: *Лесное хозяйство*

Форма обучения: *очная*

СОДЕРЖАНИЕ

1.Конспект лекций.....	3
1.1 Лекция № 1 Молекулярные основы наследственности и изменчивости.....	3
1.2 Лекция № 2 Развитие понятия о гене.....	5
1.3 Лекция № 3 Понятие изменчивости.....	8
1.4 Лекция № 4 Сущность и закономерности модификационной изменчивости.....	13
1.5 Лекция № 5 Неаллельное взаимодействие генов.....	16
1.6 Лекция № 6 Сцепленное наследование признаков.....	22
1.7 Лекция № 7 Генетика популяций.....	32
2. Методические указания по выполнению лабораторных работ.....	45
2.1 Лабораторная работа № ЛР-1 Строение и свойства растительной клетки и ее роль в передаче наследственных свойств.....	45
2.2 Лабораторная работа № ЛР-2 Генетический код, свойства и структура гена.....	50
2.3 Лабораторная работа № ЛР-3 Генно - модифицированные растения, генетическая инженерия.....	52
2.4 Лабораторная работа № ЛР-4 Мутации, мутационная теория Гуго – де - Фриза.....	56
2.5 Лабораторная работа № ЛР-5 Расщепление в F1 и F2 при полном и неполном сцеплении генов в опытах Моргана.....	61
2.6 Лабораторная работа № ЛР-6 Одинарный, двойной и множественный кроссинговер, основной принцип картирования генов, локализация генов, картирующие функции и принцип аддитивности.....	64
2.7 Лабораторная работа № ЛР-7 Генетический подход в понимании и изучении популяций.....	68
2.8 Лабораторная работа № ЛР-8 Генетико-автоматические процессы в популяциях.....	72

1. КОНСПЕКТ ЛЕКЦИЙ

1.1. Лекция № 1 (2 часа)

Тема: «Молекулярные основы наследственности и изменчивости»

1.1.1. Вопросы лекции:

- 1.Строение и функции ДНК.
- 2.Строение и типы РНК: Информационная, транспортная, рибосомальная.
- 3.Отличие РНК от ДНК. Трансформация, трансдукция.

1.1.2 Краткое содержание вопросов

1. Наименование вопроса № 1 Строение и функции ДНК.

Долгое время считалось, что ДНК содержится только в клетках животных, пока в 1930-х гг. российским биохимиком А. Н. Белозерским не было показано, что ДНК является обязательным компонентом всех живых клеток.

В 1953 г Джеймс Уотсон и Френсис Крик (Английский специалист в области молекулярной биологии Фрэнсис Харри Комптон Крик, Под руководством Макса Перуца Крик исследовал молекулярную структуру белков, в связи с чем у него возник интерес к генетическому коду последовательности аминокислот в белковых молекулах. Около двадцати важнейших аминокислот служат мономерными звеньями, из которых построены все белки. Изучая вопрос, определённый им как «граница между живым и неживым», Крик пытался найти химическую основу генетики, которая, как он предполагал, могла быть заложена в дезоксирибонуклеиновой кислоте (ДНК). В 1951 году двадцатитрёхлетний американский биолог Джеймс Уотсон пригласил Крика на работу в Кавендишскую лабораторию. Джеймс Девей Уотсон родился 6 апреля 1928 года в Чикаго (штат Иллинойс) в семье Джеймса Д. Уотсона, бизнесмена, и Джин (Митчелл) Уотсон и был их единственным ребёнком. В октябре 1951 года учёный отправился в Кавендишскую лабораторию Кембриджского университета для исследования пространственной структуры белков совместно с Джоном К. Кендрю. Там он познакомился с Фрэнсисом Криком, физиком, интересовавшимся биологией и писавшим в то время докторскую диссертацию. Впоследствии у них установились тесные творческие контакты. Начиная с 1952 года, основываясь на ранних исследованиях Чаргаффа, Уилкинса и Франклин, Крик и Уотсон решили попытаться определить химическую структуру ДНК.

Они основываясь на данных рентгеноструктурного анализа кристаллов ДНК, пришли к выводу, что ее молекула состоит из двух полимерных цепей, образующих двойную спираль, ДНК - это полинуклеотид, сложенный из отдельных кирпичиков мононуклеотидов.

В состав мононуклеотидов входят нуклеозиды, соединенные остатками фосфорной кислоты.

Каждый нуклеозид представляет собой одно из четырех азотистых оснований (аденин, тимин, гуанин, или цитозин), соединенное с остатком дезоксирибозы.

Номенклатура азотистых оснований, нуклеозидов и мононуклеотидов молекулы ДНК представлена в таблице. ДНК имеет форму спирали, в которой основания разных цепей связаны между собой водородными связями.

Цепи ДНК способны разделяться с помощью специальных ферментов и служить матрицами при синтезе дочерних молекул.

Важнейшее свойство ДНК — комплементарность ее цепей. Это означает, что против аденина в одной из цепей всегда стоит тимин в другой цепи, гуанин всегда соединен с цитозином.

Комплементарные пары аденин и тимин соединены двумя водородными связями, а гуанин с цитозином тремя водородными связями.

По наблюдению Эрвина Чаргаффа, сделанному им в 1951 г., относительные количества комплементарных пар оснований в молекуле ДНК равны, т.е. $A = T$, $G = C$ (правило Чаргаффа). (Эрвин Чаргафф родился 11 августа 1905 года в городе Черновцы в

обеспеченной еврейской семье. Главным направлением научной деятельности было изучение химического состава и структуры нуклеиновых кислот. Эрвин Чаргафф определил количественное отношение азотистых оснований, входящих в их состав. В 1950 — 1953 годах им было показано, что общее количество адениновых остатков в каждой молекуле ДНК равно количеству тиминовых остатков, а количество гуаниновых остатков — количеству цитозиновых. Правила Чаргаффа использовали Френсис Крик и Джеймс Уотсон при определении структуры ДНК в виде двойной спирали. Также Чаргафф доказал, что ДНК обладает видовой специфичностью, и отверг гипотезы о существовании многих разновидностей ДНК. Эрвин Чаргафф был первым, кто начал исследовать денатурацию ДНК. Кроме того, он занимался исследованием свертывания крови, изучал липиды и липопротеины и метаболизм аминокислот. умер в 202 году в США)

Несмотря на это равенство, между разными видами организмов наблюдается значительное различие по отношению $(A + T)/(G + C)$.

Что касается индивидуальной изменчивости, то она основана на различиях в последовательности оснований в кодирующих и особенно в не кодирующих участках генома.

Помимо водородных связей между основаниями разных цепей стабильность двойной спирали ДНК обеспечивают гликозидные связи между азотистыми основаниями и остатками дезоксирибозы, а также фосфодиэфирные связи между двумя соседними остатками дезоксирибозы. ДНК может существовать в виде нескольких форм, различающихся числом пар оснований на виток, углом вращения между соседними парами оснований, расстоянием между парами оснований и диаметром спирали. В условиях *in vivo* наиболее частой является праюсторонняя В-форма, в которой одна цепь повернута вокруг другой по часовой стрелке.

Имеется также и левосторонняя Z-форма. Какие же из перечисленных выше структурных и функциональных особенностей молекулы ДНК позволяют ей хранить и передавать наследственную информацию от клетки к клетке, от поколения к поколению, обеспечивать новые комбинации признаков у потомства?

1. Стабильность. Она обеспечивается водородными, гликозидными и фосфодиэфирными связями, а также механизмом репарации спонтанных и индуцированных повреждений;

2. Способность к репликации. Благодаря этому механизму в соматических клетках сохраняется диплоидное число хромосом. Схематично все перечисленные особенности ДНК как генетической молекулы изображены на рисунке.

3. Наличие генетического кода. Последовательность оснований в ДНК с помощью процессов транскрипции и трансляции преобразуется в последовательность аминокислот в полипептидной цепи;

4. Способность к генетической рекомбинации. Благодаря этому механизму образуются новые сочетания сцепленных генов.

Биосинтез ДНК происходит путем репликации, обеспечивающей точное копирование генетической информации и передачу ее от поколения к поколению. Этот процесс происходит при участии фермента ДНК-полимеразы. Матрицей для синтеза ДНК может служить и односторонняя (одноцепочечная) молекула рибонуклеиновой кислоты (РНК), что происходит, например, при заражении клеток ретровирусами (в их числе и вирусом СПИДа). Жизненный цикл этих вирусов включает обратный поток информации — от РНК к ДНК. При этом комплементарное копирование РНК в ДНК осуществляется с помощью фермента обратной транскриптазы. В ходе жизнедеятельности организмов их ДНК под влиянием внешних факторов может подвергаться различным повреждениям (мутациям), связанным с нарушением структуры азотистых оснований. В ходе эволюции клетки выработали защитные механизмы, обеспечивающие восстановление ее исходной структуры — репарацию ДНК.

2. Наименование вопроса № 2

Строение и типы РНК: Информационная, транспортная, рибосомальная

Рибонуклеиновая кислота (РНК) – это однонитчатый биополимер, в качестве мономеров которого выступают нуклеотиды.

Матрицей для синтеза новых молекул РНК являются молекулы дезоксирибонуклеиновой кислоты (транскрипция РНК).

Хотя в ряде случаев возможен и обратный процесс (образование новых ДНК на матрице РНК в ходе репликации некоторых вирусов). Также основой для биосинтеза РНК могут быть другие молекулы рибонуклеиновой кислоты (репликация РНК). В транскрипции РНК, происходящей в ядре клетки, участвует целый ряд ферментов, наиболее значимым из которых является РНК-полимераза.

Строение РНК

Молекула имеет однонитчатое строение. Полимер. В результате взаимодействия нуклеотидов друг с другом молекула РНК приобретает вторичную структуру, различной формы (спираль, глобула и т.д.). Мономером РНК является нуклеотид (молекула, в состав которой входит азотистое основание, остаток фосфорной кислоты и сахар (пептоза)). РНК напоминает по своему строению одну цепь ДНК. Нуклеотиды, входящие в состав РНК: гуанин, аденин, цитозин, урацил. Аденин и гуанин относятся к пуриновым основаниям, цитозин и урацил к пиримидиновым. В отличие от молекулы ДНК, в качестве углеводного компонента рибонуклеиновой кислоты выступает не дезоксирибоза, а рибоза. Вторым существенным отличием в химическом строении РНК от ДНК является отсутствие в молекуле рибонуклеиновой кислоты такого нуклеотида как тимин. В РНК он заменён на урацил.

Функции РНК различаются в зависимости от вида рибонуклеиновой кислоты

1) Информационная РНК (и-РНК).

Иногда данный биополимер называют матричной РНК (м-РНК). Данный вид РНК располагается как в ядре, так и в цитоплазме клетки. Основное назначение – перенос информации о строении белка от дезоксирибонуклеиновой кислоты к рибосомам, где и происходит сбор белковой молекулы. Относительно небольшая популяция молекул РНК, составляющая менее 1% от всех молекул.

2) Рибосомная РНК (р-РНК).

Самый распространенный вид РНК (около 90% от всех молекул данного вида в клетке). Р-РНК расположена в рибосомах и является матрицей для синтеза белковых молекул. Имеет наибольшие, по сравнению с другими видами РНК, размеры. Молекулярная масса может достигать 1,5 миллионов кДальтон и более.

3) Транспортная РНК (т-РНК).

Расположена, преимущественно, в цитоплазме клетки. Основное назначение – осуществление транспорта (переноса) аминокислот к месту синтеза белка (в рибосомы). Транспортная РНК составляет до 10% от всех молекул РНК, располагающихся в клетке. Имеет наименьшие, по сравнению с другими РНК-молекулами, размеры (до 100 нуклеотидов).

4) Минорные (малые) РНК.

Это молекулы РНК, чаще всего с небольшой молекулярной массой, располагающиеся в различных участках клетки (мембране, цитоплазме, органеллах, ядре и т.д.). Их роль до конца не изучена. Доказано, что они могут помогать созреванию рибосомной РНК, участвуют в переносе белков через мембрану клетки, способствуют редупликации молекул ДНК и т.д.

5) Рибозимы.

Недавно выявленный вид РНК, принимающие активное участие в ферментативных процессах клетки в качестве фермента (катализатора).

6) Вирусные РНК.

Любой вирус может содержать только один вид нуклеиновой кислоты: либо ДНК либо РНК. Соответственно, вирусы, имеющие в своём составе молекулу РНК, получили название РНК-содержащие. При попадании в клетку вируса данного типа может происходить процесс обратной транскрипции (образование новых ДНК на базе РНК), и уже вновь образовавшаяся ДНК вируса встраивается в геном клетки и обеспечивает существование, а также размножение возбудителя. Вторым вариантом сценария является образование комплиментарной РНК на матрице поступившей вирусной РНК. В этом случае, образование новых вирусных белков, жизнедеятельность и размножение вируса происходит без участия дезоксирибонуклеиновой кислоты только на основании генетической информации, записанной на вирусной-РНК.

3. Наименование вопроса № 3

Отличие РНК от ДНК. Трансформация, трансдукция

Трансформация — процесс поглощения клеткой организма свободной молекулы ДНК из среды и встраивания её в геном, что приводит к появлению у такой клетки новых для неё наследуемых признаков, характерных для организма-донора ДНК. Иногда под трансформацией понимают любые процессы горизонтального переноса генов, в том числе трансдукцию, конъюгацию и т. д.

Трансформация была открыта в 1928 году, когда британский учёный Ф. Гриффит показал возможность превращения непатогенных штаммов *Streptococcus pneumoniae* в патогенные (различаются наличием полисахаридной капсулы, позволяющей закрепляться на тканях высших организмов) в результате взаимодействия с убитыми клетками патогенных штаммов.

В 1944 году О. Эйвери (США) показал, что для передачи признака достаточно обработки ДНК патогенного штамма пневмококка. Это открытие стало первым свидетельством роли ДНК как носителя наследственности. (Освальд Теодор Эвери; 21 октября 1877 — 2 февраля 1955) — американский молекулярный биолог, иммунолог, медик.)

В 1960-х годах началось изучение трансформации у животных, в конце 1970-х — у растений.

Трансдукция (от лат. *transductio* — перемещение) — процесс переноса бактериальной ДНК из одной клетки в другую бактериофагом. Общая трансдукция используется в генетике бактерий для картирования генома и конструирования штаммов. К трансдукции способны как умеренные фаги, так и вирулентные, последние, однако, уничтожают популяцию бактерий, поэтому трансдукция с их помощью не имеет большого значения ни в природе, ни при проведении исследований.

Большинство природных ДНК имеет двухцепочечную структуру, линейную (эукариоты, некоторые вирусы и отдельные роды бактерий) или кольцевую (прокариоты, хлоропласты и митохондрии). Линейную одноцепочечную ДНК содержат некоторые вирусы и бактериофаги. Молекулы ДНК находятся *in vivo* в плотно упакованном, конденсированном состоянии[49]. В клетках эукариот ДНК располагается главным образом в ядре и на стадии профазы, метафазы или анафазы митоза доступны для наблюдения с помощью светового микроскопа в виде набора хромосом. Бактериальная (прокариоты) ДНК обычно представлена одной кольцевой молекулой ДНК, расположенной в неправильной формы образовании в цитоплазме, называемым нуклеоидом[50]. Генетическая информация генома состоит из генов. Ген — единица передачи наследственной информации и участок ДНК, который влияет на определённую характеристику организма.

1.2 Лекция № 2 (2 часа)

Тема: «Развитие понятия о гене»

1.2.1. Вопросы лекции:

1. Структура и молекулярное строение гена.
2. Локализация гена.
3. Генетический код: триплетный характер

1.2.2 Краткое содержание вопросов

1. Наименование вопроса № 1

Структура и молекулярное строение гена

Ген (др.-греч. γένος — род) — структурная и функциональная единица наследственности живых организмов. Ген представляет собой последовательность ДНК, задающую последовательность определённого полипептида либо функциональной РНК. Гены (точнее, аллели генов) определяют наследственные признаки организмов, передающиеся от родителей потомству при размножении. При этом некоторые органеллы (митохондрии, пластиды) имеют собственную, определяющую их признаки, ДНК, не входящую в геном организма.

В настоящее время, в молекулярной биологии установлено, что гены — это участки ДНК, несущие какую-либо целостную информацию — о строении одной молекулы белка или одной молекулы РНК. Эти и другие функциональные молекулы определяют развитие, рост и функционирование организма.

В то же время, каждый ген характеризуется рядом специфических регуляторных последовательностей ДНК, таких как промоторы, которые принимают непосредственное участие в регулировании проявления гена. Регуляторные последовательности могут находиться как в непосредственной близости от открытой рамки считывания, кодирующей белок, или начала последовательности РНК, как в случае с промоторами (так называемые *cis*-регуляторные элементы, англ. *cis-regulatory elements*), так и на расстоянии многих миллионов пар оснований (нуклеотидов), как в случае с энхансерами, инсуляторами и супрессорами (иногда классифицируемые как *trans*-регуляторные элементы, англ. *trans-regulatory elements*). Таким образом, понятие гена не ограничено только кодирующим участком ДНК, а представляет собой более широкую концепцию, включающую в себя и регуляторные последовательности.

Изначально термин ген появился как теоретическая единица передачи дискретной наследственной информации.

История биологии помнит споры о том, какие молекулы могут являться носителями наследственной информации.

Большинство исследователей считали, что такими носителями могут быть только белки, так как их строение (20 аминокислот) позволяет создать больше вариантов, чем строение ДНК, которое составлено всего из четырёх видов нуклеотидов. Позже было экспериментально доказано, что именно ДНК включает в себя наследственную информацию, что было выражено в виде центральной догмы молекулярной биологии.

Гены могут подвергаться мутациям — случайным или целенаправленным изменениям последовательности нуклеотидов в цепи ДНК.

Мутации могут приводить к изменению последовательности, а следовательно изменению биологических характеристик белка или РНК, которые, в свою очередь, могут иметь результатом общее или локальное изменённое или аномальное функционирование организма. Такие мутации в ряде случаев являются патогенными, так как их результатом является заболевание, или летальными на эмбриональном уровне.

Однако далеко не все изменения последовательности нуклеотидов приводят к изменению структуры белка (благодаря эффекту вырожденности генетического кода) или к существенному изменению последовательности и не являются патогенными. В частности, геном человека характеризуется однонуклеотидными полиморфизмами и вариациями числа копий (англ. *copy number variations*), такими как делеции и дупликации,

которые составляют около 1 % всей нуклеотидной последовательности человека. Однонуклеотидные полиморфизмы, в частности, определяют различные аллели одного гена.

Мономеры, составляющие каждую из цепей ДНК, представляют собой сложные органические соединения, включающие в себя азотистые основания: аденин(А) или тимин(Т) или цитозин(Ц) или гуанин(Г), пятиатомный сахар-пентозу-дезоксирибозу, по имени которой и получила название сама ДНК, а также остаток фосфорной кислоты. Эти соединения носят название нуклеотидов.

Свойства гена.

дискретность — несмешиваемость генов;

стабильность — способность сохранять структуру;

лабильность — способность многократно мутировать;

множественный аллелизм — многие гены существуют в популяции во множестве молекулярных форм;

аллельность — в генотипе диплоидных организмов только две формы гена;

специфичность — каждый ген кодирует свой признак;

плейотропия — множественный эффект гена;

экспрессивность — степень выраженности гена в признаке;

пенетрантность — частота проявления гена в фенотипе;

амплификация — увеличение количества копий гена.

Строение гена.

Согласно современным представлениям, ген, кодирующий синтез определенного белка, у эукариот состоит из нескольких обязательных элементов.

Прежде всего, это обширная регуляторная зона, оказывающая сильное влияние на активность гена в той или иной ткани организма на определенной стадии его индивидуального развития.

Далее расположен непосредственно примыкающий к кодирующим элементам гена промотор – последовательность ДНК длиной до 80-100 пар нуклеотидов, ответственная за связывание РНК-полимеразы, осуществляющей транскрипцию данного гена.

Вслед за промотором лежит структурная часть гена, заключающая в себе информацию о первичной структуре соответствующего белка. Эта область для большинства генов эукариот существенно короче регуляторной зоны, однако ее длина может измеряться тысячами пар нуклеотидов.

Важная особенность эукариотических генов – их прерывность. Это значит, что область гена, кодирующая белок, состоит из нуклеотидных последовательностей двух типов. Одни – экзоны – это участки ДНК, которые несут информацию и строению белка и входят в состав соответствующих РНК и белка.

Другие – интроны – не кодируют структуру белка и в состав зрелой молекулы и-РНК не входят, хотя и транскрибируются. Процесс вырезания интронов – «ненужных» участков молекулы РНК и сращивания экзонов при образовании и-РНК осуществляется специальными ферментами и получил название Сплайсинг (сшивание, сращивание). Экзоны обычно соединяются вместе в том же порядке, в котором они располагаются в ДНК.

Однако не абсолютно все гены эукариот прерывисты. Иначе говоря, у некоторых генов, подобно бактериальным, наблюдается полное соответствие нуклеотидов последовательности первичной структуре кодируемых ими белков. Таким образом, ген эукариот во многом похож на оперон прокариот, хотя и отличается от него более сложной и протяженной регуляторной зоной, а также тем, что он кодирует обычно только один белок, а не несколько, как оперон у бактерии.

2. Наименование вопроса № 2

Локализация гена

Локализация первого одиночного гена в хромосоме человека, осуществленная Мэри Вейсс и Говардом Грином с помощью техники окрашивания хромосом в 1971 г., положила начало установлению места других генов: к 1973 г. стали известны местоположения и функции еще 28 генов. К середине 1976 г. было картировано уже 200 генов. По свидетельству д-ра Фрэнка Рэддла из Йельского университета, одного из лидеров картирования, на карте появляются по три новых гена в месяц.

Приведем высказывание Поля Муди из Университета штата Вермонт относительно перспектив картирования генов: Бесспорно, постепенно мы узнаем, какая из хромосом содержит ген, управляющий специфическим ферментом - это только вопрос времени. Для определения положения гена в хромосоме, т. е. его локализации, сначала необходимо определить группу сцепления, т. е. установить, в какой хромосоме находится определяемый ген.

Из признания факта существования групп сцепления генов вытекают следующие положения:

1. число групп сцепления генов у каждого вида животных и растений должно соответствовать гаплоидному числу хромосом данного вида;
2. гены в каждой группе сцепления расположены в определенной последовательности; иначе говоря, каждая хромосома в отношении расположения генов имеет свою топографию.

3. Наименование вопроса № 3

Генетический код: триплетный характер

Генетический код — свойственный всем живым организмам способ кодирования аминокислотной последовательности белков при помощи последовательности нуклеотидов.

В ДНК используется четыре азотистых основания — аденин (А), гуанин (Г), цитозин (С), тимин (Т), которые в русскоязычной литературе обозначаются буквами А, Г, Ц и Т. Эти буквы составляют алфавит генетического кода. В РНК используются те же нуклеотиды, за исключением нуклеотида, содержащего тимин, который заменён похожим нуклеотидом, содержащим урацил, который обозначается буквой У (У в русскоязычной литературе).

В молекулах ДНК и РНК нуклеотиды выстраиваются в цепочки и, таким образом, получают последовательности генетических букв.

Генетический код

Белки практически всех живых организмов построены из аминокислот всего 20 видов. Эти аминокислоты называют каноническими. Каждый белок представляет собой цепочку или несколько цепочек аминокислот, соединённых в строго определённой последовательности. Эта последовательность определяет строение белка, а следовательно все его биологические свойства.

Реализация генетической информации в живых клетках (то есть синтез белка, кодируемого геном) осуществляется при помощи двух матричных процессов: транскрипции (то есть синтеза м РНК на матрице ДНК) и трансляции генетического кода в аминокислотную последовательность (синтез полипептидной цепи на м РНК).

Для кодирования 20 аминокислот, а также сигнала «стоп», означающего конец белковой последовательности, достаточно трёх последовательных нуклеотидов. Набор из трёх нуклеотидов называется триплетом.

1.3 Лекция 3 (Л-3). (2 часа)

Тема: «Понятие изменчивости»

1.3.1. Вопросы лекции:

1. Генотипическая и фенотипическая изменчивость.
2. Мутационная изменчивость.
3. Классификация мутаций (генные, хромосомные, геномные, цитоплазматические).

1.3.2 Краткое содержание вопросов:

1. Наименование вопроса № 1

Генотипическая и фенотипическая изменчивость

Разнообразие в проявлении одинаковых генотипов в различных условиях среды называют модификационной изменчивостью.

Для модификаций характерны следующие признаки:

1. ненаследственный характер модификаций, они не передаются по наследству.
2. степень выраженности модификации прямо пропорциональна силе и продолжительности воздействия на организм фактора, вызывающего модификацию.
3. в большинстве случаев модификация представляет собой приспособительную реакцию организма на какой-либо фактор и т.д.

Границы модификационной изменчивости, которые определяются генотипом, называются нормой реакции. Нормой реакции называют генотипически обусловленную способность организма варьировать степень выраженности признака в определенных пределах в зависимости от условий внешней среды.

Генотипическая (наследственная) изменчивость – изменчивость, обусловленная возникновением мутаций и их комбинаций при скрещивании.

Изменение свойств и признаков организма может быть обусловлено изменением гена или других элементов генетического аппарата клетки. Такие изменения называют мутациями. Мутации возникают скачкообразно в отдельных половых клетках и сохраняются в поколениях. Примером может служить появление в потомстве гомозиготных белых кроликов черного, у остистой пшеницы безостых форм, у зеленой водоросли хлореллы салатных и т. д.

Изменчивость может быть обусловлена не только мутациями генов, но и различной их комбинацией. Комбинация генов при наличии взаимодействия между ними может привести к появлению новых признаков или к новому их сочетанию. Такую изменчивость называют комбинативной, и возникает она в результате скрещивания.

Мутационная и комбинативная изменчивость обусловлены разнообразием генотипов, поэтому они относятся к генотипической, или наследственной, изменчивости.

2. Наименование вопроса № 2

Мутационная изменчивость.

Мутационной называется изменчивость, вызванная возникновением мутации. Мутации — это наследуемые изменения генетического материала, приводящие к изменению тех или иных признаков организма.

Мутационная изменчивость– это тип наследственной изменчивости, обусловленной проявлением различных изменений в структуре генов, хромосом или генома.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФОРМ ИЗМЕНЧИВОСТИ

характеристика	Модификационная изменчивость	Мутационная изменчивость
Объект изменения	Фенотип в пределах нормы реакции	Генотип
Отбирающий фактор	Изменение условий окружающей среды	Изменение условий окружающей среды
Наследование признаков	Не наследуются	Наследуются
Изменения в хромосомах	Нет изменений	Есть при хромосомных мутациях
Изменения в молекуле ДНК	Нет изменений	Есть при генных мутациях

Значение для особи	Повышает или понижает жизнеспособность, продуктивность, адаптацию	Полезные изменения приводят к победе в борьбе за существование, вредные – к гибели
Значение для вида	Способствуют выживанию	Приводят к образованию новых популяций, видов
Роль в эволюции	Приспособление организмов к условиям среды	Материал для естественного отбора
Форма изменчивости	Определенная (групповая)	Неопределенная (индивидуальная)

3. Наименование вопроса № 3

Классификация мутаций (генные, хромосомные, геномные, цитоплазматические).

Мутации (лат. *mutatio* — изменение) — внезапные естественные или вызванные искусственно наследуемые изменения генетического материала, приводящие к изменению тех или иных признаков организма.

Теория мутаций зародилась в трудах Г. Де Фриза (1901—1903) вскоре после переоткрытия законов Г. Менделя. Еще раньше к представлениям о скачкообразном изменении наследственных свойств, как отмечает С. Г. Инге-Вечтомов (1989), пришел русский ботаник С. И. Коржинский (1899) в своей работе «Гетерогенез и эволюция».

Существует несколько принципов классификации мутаций.

1. По характеру изменения генома:
 - 1) генные мутации — изменение генов;
 - 2) хромосомные мутации, или хромосомные перестройки, — изменение структуры хромосом;
 - 3) геномные мутации — изменение числа хромосом.
2. По проявлению в гетерозиготе:
 - 1) доминантные мутации;
 - 2) рецессивные мутации.
3. По отклонению от нормы и так называемого дикого типа:
 - 1) прямые мутации;
 - 2) реверсии — включающие как обратные, так и супрессорные мутации, возникающие под действием генов-супрессоров.
4. В зависимости от причин, вызывающих мутации:
 - 1) спонтанные — возникающие без видимых причин;
 - 2) индуцированные — вызванные искусственно.

Перечисленные принципы классификации имеют универсальный характер для эукариот, прокариот и их вирусов. Кроме того, существуют и чистые принципы классификации мутаций:

I. По локализации в клетке:

- 1) ядерные;
- 2) цитоплазматические, т.е. мутации неядерных генов. } По отношению к возможности наследования:
 - 1) генеративные — происходящие в половых клетках;
 - 2) соматические — происходящие в соматических клетках.

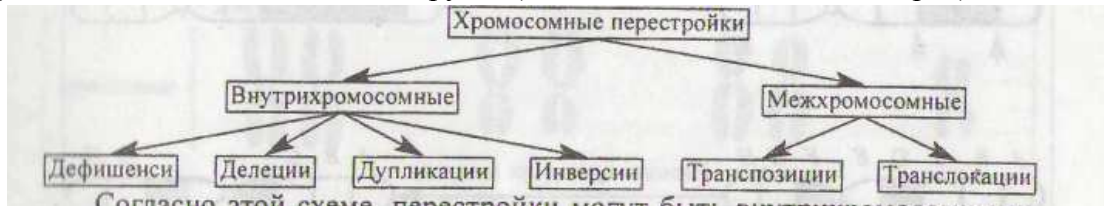
Существуют и другие, более частные принципы классификации мутаций (летальные, малые, обратные, плазмидные и т. д.).

Представляется целесообразным подробнее рассмотреть мутации, связанные с изменением генома.

Генные мутации

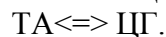
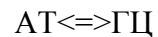
Основное внимание при изучении генных мутаций уделяют изменениям чередования пар нуклеотидов в ДНК и прежде всего изменениям, затрагивающим отдельные пары нуклеотидов, которые составляют класс точковых, или точечных, мутаций. Точковые мутации связаны с изменениями пар нуклеотидов ДНК (или нуклеотида РНК). Этот класс мутаций подразделяется на следующие группы: транзиции, трансверсии, вставка, выпадение.

1. Транзиция (лат. transitio — переход, перемещение) — это мутация, обусловленная заменой азотистого основания в молекуле нуклеиновой кислоты. При транзиции одно пуриновое основание заменяется на другое (аденин на гуанин или наоборот) или одно пиримидиновое основание — на другое (тимин на цитозин или наоборот).

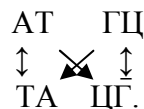


Транзиции и называют простыми

заменами, так как в этом случае не происходит изменения ориентации пуринов—пиримидин в мутантном сайте двуцепочечной молекулы нуклеиновой кислоты:



2. Трансверсия (лат. transversus — повернутый в сторону, отведенный) — мутация, обусловленная заменой пуринового основания (аденин, гуанин) на пиримидиновое (тимин, цитозин) и наоборот, т. е. это замена пар нуклеотидов ($AT \rightleftharpoons CG$, $AT \rightleftharpoons TA$, $GC \rightleftharpoons CG$, $TA \rightleftharpoons GC$), изменяющая ориентацию пуринов—пиримидин в мутантном сайте двуцепочечной молекулы нуклеиновой кислоты:



В связи с чем, в отличие от транзиции, трансверсии иногда называют сложными или перекрестными заменами.

3. Вставка — происходит вставка лишней пары нуклеотидов.

4. Выпадение — выпадение пары нуклеотидов.

Причиной генных мутаций, по Р. фон Борстелу (Инге-Вечтомов, 1989), является ошибка трех Р: репликации (или копирования), репарации (или ремонта) и рекомбинации (или образования новых комбинаций).

Хромосомные мутации

Хромосомные мутации (или хромосомные перестройки, или хромосомные абберрации) — это тип мутаций, вызванный перемещением генетического материала и приводящий к изменению структуры хромосом. С. Г. Инге-Вечтомов (1989) приводит следующую схему хромосомных перестроек: Согласно этой схеме, перестройки могут быть внутрихромосомными и межхромосомными. В свою очередь, внутрихромосомные перестройки подразделяют на четыре группы:

1) *дефиценсии* — нехватки концевых участков хромосом;

2) *делеции* — нехватки внутренних участков хромосом;

3) *дупликации* — удвоение или умножение части хромосом;

4) *инверсии* — изменение чередования генов в хромосоме в результате поворота участка хромосомы на 180° .

Межхромосомные перестройки подразделяют на транслокации и транспозиции.

Транслокации — перемещение части хромосомы на другую хромосому, гомологичную ей. Особое положение занимают *транспозиции* — изменение локализации небольших участков генетического материала, включающих один или несколько генов.

Транслокации могут происходить и в пределах одной хромосомы.

Поскольку хромосомы являются носителями генов, подобные структурные изменения имеют для организма более или менее значительные последствия.

Особенно сильно они влияют на плодоношение и жизнеспособность.

Потеря сегментов в гомологичной хромосоме чаще всего приводит к летальности. Установлено, что из двух гомологичных хромосом только одна становится укороченной, поэтому нехватки и другие изменения структуры гетерозиготном состоянии не всегда сказываются на фенотипе и рецессивные мутации могут долгое время находиться в скрытом состоянии.

К растениям, в том числе и лесным, у которых нарушена структура хромосом, Э. Ромедер и Г. Шенбах (1962) относят лишенные или бедные хлорофиллом особи (проростки), которые, как правило, нежизнеспособны. Предполагается, что мутации хромосом могут оказывать не только вредное, но и в отдельных случаях и полезное влияние на формирование организмов.

Мутация геномов. Полиплоидия

Мутации геномов — это изменение числа хромосом у особи или изменение гаплоидного набора хромосом с локализованными в них генами. Если изменения пропорциональны (или кратны) гаплоидному набору хромосом, то говорят о полиплоидии; если изменяется число хромосом внутри гаплоидного набора — об анеуплоидии.

Полиплоиды различаются в зависимости от способа формирования их хромосомных наборов: от одних и тех же или от разных родительских видов. Первые называются аутоплоидами, вторые — *аллоплоидами*. сюда ауто tripлоиды, ауто tetrapлоиды и т.д. или алло tetrapлоиды, аллогексаплоиды и т.д. Принято различать сбалансированные полиплоиды (или *ортоплоиды*) с четным числом наборов хромосом ($4n$, $6n$, $8n$ и т.д.) и несбалансированные полиплоиды (или *анортоплоиды*) — с нечетной плоидностью ($3n$, $5n$, $7n$ и т.д.). Последние имеют пониженную фертильность, так как у них возникают проблемы в мейозе.

Однако у многих растений именно триплоиды проявляют признаки большей мощности и более высокой продуктивности по сравнению с диплоидами и тетраплоидами (осина $3n = 27$, сахарная свекла $3n = 27$, яблоня $3n = 51$ и др.). Среди анеуплоидов выделяются нуллисомы — нехватка двух гомологичных хромосом ($2n - 2$), моносомы — ($2n - 1$), трисомы — ($2n + 1$), тетрасомы — ($2n + 2$) и др.

У голосеменных явление полиплоидии редкое. Дж. Райт (1978) отмечает, что известны только три естественных полиплоида: секвойя вечнозеленая — калифорнийское мамонтово дерево ($6n$), лжелиственница китайская — *Pseudolarix amabilis* ($4n$) и можжевельник Пфитцера — *Juniperus chinensis* var. *pfitzeriana* ($4n$).

У некоторых видов сосен, лиственниц и елей тетраплоидные формы были получены искусственным путем. Обычно эти особи отличаются замедленным ростом и представляют интерес только как декоративные парковые растения. Kiliander, 1950 (цит. по Дж. Райту, 1978) в Швеции нашел, что все полиплоиды были карликами, хотя не все карлики были полиплоидами.

Явление анеуплоидии у голосеменных считается более значимым, в частности, для дугласии тиссолистной — *Pseudotsuga taxifolia*.

Среди покрытосеменных полиплоидия имеет более широкое распространение: почти треть всех видов покрытосеменных — полиплоиды (Stebbins — цит. по Дж. Райту, 1978). Джонатан Райт в своей книге поместил сводку покрытосеменных с полиплоидными ($2n$, $4n$, $6n$, $8n$) и разнотелными наборами хромосом — всего около 150 родов и семейств. В некоторых случаях роды и семейства произошли при посредстве полиплоидии.

Так, у рода липа $n = 41$, в то время как у всех родственных ему родов $n = 7$.

Возможно, гексаплоидное растение ($n = 42$) образовалось из прежнего вида с $n = 7$, но в результате потери одной хромосомы получилось $n = 41$.

Представители семейства березовые *Alnus* и *Betula*, видимо, являются полиплоидными производными древних видов, имевших по 7 хромосом ($n = 7$). Отмечается также, что полиплоидные виды обычны для вишен и ивы, но еще не найдены для дубов и эвкалиптов.

Следует, однако, отметить, что сотрудниками Центрального НИИ лесной генетики и селекции (В. В. Иевлев, А. К. Буторина, Л. С. Мурая, 1978) в Воронежском государственном заповеднике в 70-х годах был найден первый в мире триплоид дуба черешчатого.

1.4 Лекция 4 (Л-4). (2 часа)

Тема : «Сущность и закономерности модификационной изменчивости»

1.4.1. Вопросы лекции:

1. Нормы реакции

2. Среднее арифметическое, Стандартное отклонение, размах изменчивости, коэффициент вариации, нормированное отклонение

1.3.2 Краткое содержание вопросов:

1. Наименование вопроса № 1

1. Нормы реакции

Норма реакции - это диапазон изменчивости, в пределах которой фенотипически проявляется ген, т.е. один и тот же генотип способен давать различную степень проявления фенотипа. Норма реакции зависит от действия условий внешней среды на один и тот же ген от почти полного отсутствия признака до полной (максимальной выраженности).

Например, масса тела человека зависит не только от генотипа, но и от калорийности пищи, занятий физкультурой, стрессовых нагрузок (влияние условий внешней среды). Если человек занимается спортом, ограничивает потребление высококалорийных продуктов, то показатель массы тела у него будет минимальный а если человек не занимается спортом, злоупотребляет сладким, жирной пищей, то показатель массы тела у него будет значительно выше, но в пределах его нормы реакции.

Степень варьирующего признака в пределах нормы реакции называется экспрессивностью гена. Таким образом, экспрессивность - это выраженность генотипического проявления гена.

Признак может проявляться у одних организмов, и отсутствовать у других, но имеющих тот же ген.

Количественный показатель фенотипического проявления гена называется пенетрантностью.

Пенетрантность характеризуется процентом особей, у которых ген мог бы проявиться (если рецессивный ген, то у гомозигот - aa , если доминантный, то у доминантных гомозигот - AA и гетерозигот Aa).

Например, врожденный вывих бедра наследуется аутосомно-доминантно с пенетрантностью 25%. Это значит, что у носителей гена ($AA + Aa$) только в 25% случаев он проявится, а 75% носителей этого гена будут здоровы.

Из вышесказанного можно сделать вывод:

а) фенотипическое проявление признаков у организмов зависит от взаимодействия генотипа и условий внешней среды;

б) фенотипическая изменчивость наблюдается в пределах нормы реакции

по каждому конкретному признаку;

в) условия среды могут влиять на степень выраженности признака у организмов, имеющих соответствующий ген (экспрессивность), или на численность особей, которые будут иметь этот признак (пенетрантность).

2. Наименование вопроса № 2.

Среднее арифметическое, Стандартное отклонение, размах изменчивости, коэффициент вариации, нормированное отклонение

Генетический состав популяции часто выражен в форме частоты генов и генотипов. Чтобы найти отношение между частотами генов и явными количественными различиями в измеряемых характеристиках, необходимо ввести новый термин — «оценка» (value — значение признака), выражаемый в единицах, в которых измеряется характеристика (D. S. Falconer, 1989). При этом используются следующие термины:

P — фенотипическая оценка (значение признака) данной популяции;

G — генотипическая оценка (значение признака). Генотип означает полный генетический характер индивидуума;

E — отклонение, обусловленное окружающей средой или всеми негенетическими условиями, влияющими на фенотипическую оценку (значение признака).

Отношение между оценками может быть выражено формулой:

$$P = G + E.$$

Для популяции как целого среднее средового отклонения принимается равным нулю, так что среднее фенотипическое равно среднему генотипическому значению:

$$\text{средняя оценка } m(E) = 0 \text{ или } m(P) = m(G).$$

Поэтому понятие популяционного среднего может быть одинаково отнесено и к фенотипическому и к генотипическому значению (D. S. Falconer, 1989).

Среднее значение признака популяции может быть выражено двойным Способом:

1) КВК отклонение от какой-либо точки отсчета, например от среднего значения гомозигот (тогда оно называется средней генотипической оценкой популяции); 2) как сумма а) среднего значения гомозигот и б) отклонения от него (тогда оно называется действительной средней популяции). Рассмотрим теперь, как частоты генов влияют на среднее значение признака популяции.

Оценка гетерозиготы d зависит от степени доминирования. Если доминирования нет, то $d=0$; если A_1 доминирует над A_2 , то d положительна (как в данном примере, рис. 10.2); если A_2 доминирует над A_1 то d отрицательна. При полном доминировании $d=+a$ или $-a$, а при сверхдоминировании d больше, чем +a, или меньше, чем -a. Степень доминирования можно выразить как d/a . Разберем это условие на численном примере, исходные данные для которого заимствованы из книги Д. С. Фолконера (1985) и трансформированы к лесным древесным породам. Допустим, что у некоторой древесной породы (пусть это будет береза) существует ген карликовости (k), который уменьшает размеры растений и по влиянию почти, хотя и не совсем, рецессивен.

Суммирование в последней колонке произведено следующим образом:

$$p^2a + 2pqd - q^2a = p^2a - q^2a + 2pqd = a(p^2 - q^2) + 2pqd;$$

$$\text{поскольку } p^2 - q^2 = (p + q)(p - q), a(p + q) = I,$$

$$\text{то } p^2 - q^2 = (p + q)(p - q) = p - q.$$

Следовательно, популяционное среднее (средняя генотипическая оценка популяции)

$$M = a(p - q) + 2dpq.$$

Оно представляет как среднее генотипическое, так и среднее фенотипическое значение признака для данной популяции. Следует напомнить, ЧТО это не действительная величина признака, а только отклонение от заданной точки отсчета на шкале генотипического значения признака. Вклад любого локуса в популяционное среднее выражен двояко:

$a(p - q)$ принадлежит гомозиготам, а $2dpq$ — гетерозиготам.

Если нет доминирования ($d=0$), то второй член обращается в нуль И среднее оказывается пропорциональным частоте гена: $M=a(1-2q)$. При расчете здесь исходят из того, что $p+q=1$, а следовательно, $p=1-q$, т. е. $M=a(p-q)+2dpq=a(p-q)+0=a(1-q-q)=a(1-2q)$.

При полном доминировании ($d=a$) среднее пропорционально квадрату частоты гена: $M=a(1-2q^2)$. Расчет здесь производят аналогично предыдущему случаю, т. е.

$$M=a(p-q)+2apq=a(p-q+2pq)=a(1-2q+2(1-q)q)=a(1-2q+2q-2q^2)=a(1-2q^2).$$

Размах изменчивости будет равен $2a$, если отсутствует сверхдоминирование. Таким образом, если в популяции фиксирован аллель A_1 ($p=1$), то популяционное среднее равно a , а если фиксирован аллель A_2 ($q=1$), то популяционное среднее равно $-a$. Однако если локус проявляет сверхдоминирование, то среднее в исследуемой популяции может лежать за пределами этого спектра.

Генотипические значения a и d соответствуют отклонению двух гомозигот от средней оценки (рис. 10.2), т. е. популяционное среднее, выраженное уравнением (10.3), соответствует отклонению от средней оценки гомозигот, которая определяет нулевую точку шкалы. Если среднее приходится выражать как отклонение от иной величины, то надо вычесть или прибавить соответствующую константу. Например, если выражают среднее отклонение от минимальной величины признака обеих гомозигот, то прибавляют a . После упрощения среднее будет равно: $M=2p(a+dp)$.

Так как от родителей к потомкам переходят не генотипы, а гены, то необходимо оценить средний эффект гена. Средний эффект гена — это среднее отклонение от популяционного среднего у особей, которые получили этот ген от одного из родителей, при условии, что ген, полученный от другого родителя, как бы случайно выбран из пула гамет (Д. С. Фолконер, 1985).

Это можно представить и по-другому. Пусть все гаметы, несущие ген A_1 случайно объединяются с другими гаметами всей популяции. Тогда для полученных таким путем генотипов среднее отклонение от популяционного среднего и есть средний эффект гена A_1 .

Понятие средний эффект гена можно рассматривать как эффект замещения гена, особенно в случае, когда локус представлен только двумя аллелями гена. Если бы мы могли заменить ген A_2 на ген A_1 в случайной выборке особей, то соответствующее изменение среднего значения признака I было бы средним эффектом замещения гена. Этот эффект равен разнице средних эффектов замещающих друг друга генов.

Средний эффект гена или генного замещения зависит от частоты гена. Рассмотрим это на примере замещения доминантного гена A его рецессивным аллелем a . Замена AA на Aa не скажется на оценке. Однако если мы будем и дальше заменять уже Aa на aa , то оценка изменится в сторону генотипа aa . Если частота рецессивного аллеля a низка, то будет много особей AA , на которые замещение не повлияет. Если же рецессив имеет высокую частоту, то будет мало особей AA , т. е. большинство составят особи, у которых замещение приведет к изменению оценки. Поэтому средний эффект замещения будет мал, если частота рецессивного аллеля низка, и велик, если она высока.

Попытаемся теперь выразить вышеизложенное в математической форме. Рассмотрим, каким образом средний эффект гена изменяет генетические значения a и d , через которые выражалось популяционное среднее

В отличие от среднего эффекта, селекционная ценность может быть измерена непосредственно. Если некоторая особь спаривается со множеством случайно выбранных особей, то ее селекционная, или репродуктивная, ценность равна удвоенному среднему отклонению ее потомков от популяционного среднего. Удвоение отклонения обусловлено тем, что каждый рассматриваемый родитель передает своим потомкам только половину их генов. Другая часть генов потомков приходит случайно из всей популяции.

Селекционную ценность можно измерить в абсолютных единицах или рассчитать. При расчете ее удобнее выражать в величинах отклонения от популяционного среднего.

Если действие генов носит аддитивный характер, то оба значения селекционной ценности (практическое — как среднее значение признака потомков и теоретическое — в понятиях среднего эффекта генов) будут одинаковыми. Неаддитивность действия генов обуславливает неравнозначность этих определений.

Из определения селекционной ценности видно, что в популяции, находящейся в Харди — вайнбергском равновесии (которое будет рассмотрено ниже), ее среднее должно быть нулевым. Другими словами, если селекционная ценность выражается в абсолютных единицах, то среднее их оценки должно равняться среднему генотипическому или среднему фенотипическому признака

1.5. Лекция 5 (Л-5). (2 часа)

Тема : «Неаллельное взаимодействие генов»

1.5.1. Вопросы лекции

1. Неполное доминирование
2. Эпистаз.
3. Комплементарность

1.5.2 Краткое содержание вопросов:

1. Наименование вопроса № 1

Неполное доминирование

а) **полное доминирование** — это наследование, при котором доминантный ген полностью подавляет рецессивный, при этом типе доминирования доминантные аллели (гены) проявляют своё действие, как в гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии, а рецессивные аллели фенотипически проявляются только в гомозиготном состоянии.

Гомо- и гетерозиготы неотличимы;

б) **неполное доминирование** — это наследование, при котором доминантный ген не полностью подавляет рецессивный, в этом случае гибриды первого поколения имеют промежуточный признак, то есть имеет место промежуточный характер наследования, например, наследование окраски цветков у ночной красавицы, или голубого оперения у кур, окраска шерсти у крупного рогатого скота и др.

Гомо- и гетерозиготы отличаются друг от друга.

Не всегда признаки можно четко разделить на доминантные и рецессивные. В этих случаях доминантный ген не до конца подавляет рецессивный ген из аллельной пары. При этом будут возникать промежуточные признаки, и признак у гомозиготных особей будет не таким, как у гетерозиготных. Это явление получило название неполного доминирования. Поясним его на примере. При скрещивании растений ночной красавицы, имеющей пурпурные цветки (АА) с растением, имеющим белые цветки (аа), все растения первого поколения будут иметь промежуточную розовую окраску. Это не противоречит правилу единообразия гибридов первого поколения Г. Менделя: ведь действительно в первом поколении все цветки розовые. При скрещивании двух особей ночной красавицы из первого поколения во втором поколении происходит расщепление, но не в соотношении 3 : 1, а в соотношении 1:2:1, т. е. один цветок белый (аа), два розовых (Аа) и один пурпурный (АА).

До сих пор мы рассматривали случай наследования одного признака, определяемого одним геном. Но любой организм имеет огромное количество признаков, причем это не только внешние, видимые особенности, но и признаки биохимические (строение молекул, активность ферментов, концентрация веществ в тканях крови и т. п.), анатомические (размеры и форма органов) и т. п.

Любой признак, каким бы простым он ни казался, зависит от многочисленных физиологических и биохимических процессов, каждый из которых, в свою очередь, зависит от деятельности белков-ферментов.

Совокупность всех внешних и внутренних признаков и свойств организма называют фенотипом.

Совокупность всех генов какого-либо организма называют генотипом.

2. Наименование вопроса № 2.

Эпистаз

Подавление (ингибирование) действия одной аллельной пары генов геном другой, не аллельной им пары, называется *эпистазом*. Различают доминантный и рецессивный эпистаз. Если обычное аллельное доминирование можно представить в виде формулы $A > a$, то явление эпистаза выразится формулой $A > B$ (доминантный эпистаз) или $A > b$ (рецессивный эпистаз), когда доминантный или рецессивный ген одной аллельной пары не допускает проявления генов другой аллельной пары.

Гены, подавляющие действие других, не аллельных им генов, называются эпистатическими, а подавляемые — гипостатическими.

Эпистатическое взаимодействие генов по своему характеру противоположно комплементарному взаимодействию. При эпистазе фермент, образующийся под контролем одного гена, полностью подавляет или нейтрализует действие фермента, контролируемого другим геном.

Разберем эпистатическое действие генов на примере наследования окраски зерна у овса (рис. 28). У этой культуры были установлены доминантные гены, определяющие черную и серую окраску зерна. Обозначим один из них буквой А, а второй — В. При этом можно представить себе скрещивание, в котором родительские формы имели генотипы ААbb (черносемянный) и АаВВ (серосемянный). В генотипе растения первого поколения (АаВВ) содержатся доминантные гены и черной окраски А, и серой окраски В. Так как ген А эпистатичен по отношению к гену В, он не дает ему проявиться, и все гибриды F₁ будут черносемянными. В F₁ произойдет расщепление в отношении 12 черных : 3 серых : 1 белый. Такой результат расщепления легко понять, если представить себе отношение 12:3:1 как видоизменение типичного для дигибридных скрещиваний отношения 9:3:3:1.

В девяти сочетаниях присутствуют оба доминантных гена А и В, но ген серой окраски В не может проявляться, и они дают черносемянные растения. В трех сочетаниях (ААbbАabb, Аabb) —

Ген черной окраски семян А также обусловит развитие черносемянных растений. Эта группа по фенотипу будет совершенно сходна с первой, и, следовательно, из каждых 16 растений 12 будут черносемянными. В трех сочетаниях (aaBB, aaBb, aabb) доминантный ген В при отсутствии эпистатического гена А может проявить доминантное действие по отношению к своему рецессивному аллелю b, и разовьются растения с серыми семенами. Один генотип (Aabb) представляет собой новую комбинацию, в которой проявится белая окраска зерна, так как отсутствуют оба доминантных гена.

3. Наименование вопроса № 3

Комплементарность

К **комплементарным**, или **дополнительным**, генам относят такие гены, которые при совместном действии в генотипе в гомо- или гетерозиготном состоянии ($A-B-$) обуславливают развитие нового признака.

Действие же каждого гена в отдельности ($A-bb$ или $aaB-$) воспроизводит признак лишь одного из скрещиваемых родителей.

Впервые такого рода взаимодействие было обнаружено у душистого горошка (*Lathyrus odoratus*). При скрещивании двух рас этого растения с белыми цветками у гибрида F₁ цветки оказались пурпурными. При самоопылении растений F₁ в F₂ наблюдалось расщепление по окраске цветков в отношении, близком к 9:7. Один

фенотипический класс ($\frac{9}{16}$) имел такую же окраску цветков, как и у растений первого поколения, а второй ($\frac{7}{16}$) — белую окраску, такую же, как у родительских растений.

Чтобы выяснить, укладывается ли это расщепление в схему дигибридного менделевского расщепления, представим себе, что у каждой исходной расы душистого горошка имеется в гомозиготном состоянии лишь по одной из доминантных аллелей (AAbb и aaBB), которые при взаимодействии определяют развитие окраски.

Поскольку у гибрида первого поколения присутствуют доминантные аллели обоих генов (AaBb), цветки гибридных растений F₁ будут окрашенными. Во втором поколении происходит расщепление в отношении $\frac{9}{16}A—B—$: $\frac{3}{16}A—bb$: $\frac{3}{16}aaB—$: $\frac{1}{16}aabb$. Каждый из генов в отдельности не может обусловить развитие окраски, так как выработка антоциановых пигментов осуществляется лишь при наличии доминантных аллелей обоих генов. Поэтому растения с генотипами A—bb, aaB— и aabb имеют белые цветки и во втором поколении наблюдается расщепление по фенотипу в отношении 9 : 7. Анализирующим скрещиванием и анализом в F₃ можно точно подтвердить данное выше объяснение.

Приведем еще несколько примеров, иллюстрирующих действие комплементарных генов у растений и животных.

У земляники развитие «усов», т. е. вегетативных самоукореняющихся побегов, определяется доминантной аллелью, а «безусость» — рецессивной. Но существуют такие формы безусой земляники, которые при скрещивании друг с другом дают гибрид F₁ с сильно выраженным признаком «усатости».

Исследованиями Т. С. Фадеевой было показано, что в потомстве такого гибрида в F₂ получается расщепление, близкое к отношению 9 : 7, а именно: из 752 растений F₂ 419 оказались с усами, 333 — без усов. Это соответствует теоретически ожидаемому расщеплению: $752 \times \frac{9}{16} = 423$ и $752 \times \frac{7}{16} = 329$.

У белого клевера имеются формы с высоким и низким содержанием цианида. Цианиды, как известно, блокируют дыхательный фермент, но повышают активность папаина (растительной протеазы), катепсина и других ферментов.

Высокое содержание цианида в белом клевере связано с усиленным вегетативным ростом без снижения его кормовых качеств. При скрещивании растений с высоким и низким содержанием цианида в F₁ доминирует первое свойство, а в F₂ наблюдается расщепление, близкое к отношению 3 : 1.

Эти результаты указывают на то, что в данном случае альтернативные признаки определяются одной парой аллелей.

Но иногда при скрещивании двух растений клевера с низким содержанием цианида гибриды F₁ характеризуются высоким его содержанием, а в F₂ расщепление оказывается близким к отношению: $\frac{9}{16}$ — с высоким содержанием цианида и $\frac{7}{16}$ — с низким. Так же, как у душистого горошка, в данном случае имеет место обычное дигибридное расщепление, в котором $\frac{9}{16}$ потомков обладают двумя доминантными генами A—B—, а $\frac{7}{16}$ относятся к трем остальным фенотипически неотличимым классам: $\frac{3}{16}A—bb$ + $\frac{3}{16}aaB—$ + $\frac{1}{16}aabb = \frac{7}{16}$.

Доминантные аллели разных генов в отдельности не увеличивают содержание цианида по сравнению с тем низким уровнем, который характерен для растения, гомозиготного по рецессивным аллелям обоих генов, но при совместном действии доминантных аллелей обоих генов содержание цианида повышается.

Подобное явление можно показать на примере кукурузы. При скрещивании некоторых форм кукурузы с белыми зернами в F₁ зерна в початках оказываются пурпурными. В F₂ происходит расщепление на $\frac{9}{16}$ пурпурных (A—B—) и $\frac{7}{16}$ белых (aaB—, A—bb и aabb).

До сих пор мы рассматривали примеры комплементарного взаимодействия доминантных генов, при котором каждый из генов в отдельности не обладал способностью вызывать развитие признака.

Последний развивался лишь в результате взаимодействия доминантных аллелей двух генов. В силу этого в F_2 обнаруживались только два фенотипических класса в соотношении 9:7. Известны, однако, случаи, когда один или оба комплементарных гена характеризуются самостоятельным проявлением. В соответствии с этим меняется и характер расщепления в F_2 .

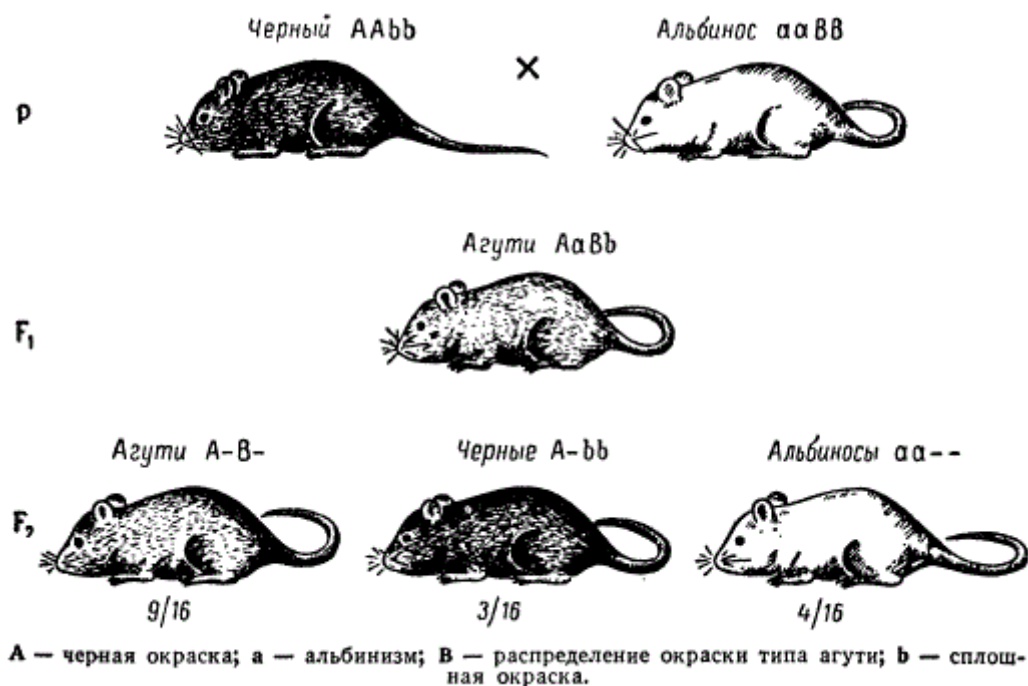
Рассмотрим наследование трех типов окраски шерсти у мышей: дикой, или рыжевато-серой (агути), черной и белой.

Окраска дикого типа зависит от наличия гена, определяющего развитие окраски, и от гена, обуславливающего распределение пигмента по длине волоса. Каждый волос у мышей агути имеет по длине кольцо желтого пигмента, а в основании и на конце волоска — черный пигмент. Такое зонарное распределение пигментов и создает окраску агути, свойственную диким грызунам (белка, кролик, морская свинка и др.). У черных мышей отсутствует зонарное распределение пигмента — волосы до всей длины окрашены равномерно. Белые мыши с красной радужной оболочкой глаз, так называемые альбиносы, лишены пигмента.

Надо сказать, что альбинизм встречается у животных почти всех классов — млекопитающих, птиц, амфибий и др.

Встречается альбинизм и у человека. Так, например, иногда у родителей-негров рождаются дети альбиносы, т. е. с белой кожей и белыми волосами, но с чертами лица негритянского типа. Известны случаи, когда в семье негров рождаются двойни (разнойцевые), и один из детей оказывается альбиносом. Такой ребенок имеет рецессивную аллель гена альбинизма в гомозиготном состоянии.

Окраска шерсти у мышей типа агути доминирует над черной, и над белой. При скрещивании черных мышей с белыми с белыми, все гибриды F_1 оказываются агути, а в F_2 наблюдается расщепление в отношении $9/16$ агути : $3/16$ черных : $4/16$ белых.



Наследование окраски у мышей при взаимодействии двух пар генов (комплементарность)

Взятые в скрещивание мыши-альбиносы являются, очевидно, гомозиготными по рецессивной аллели гена окраски и доминантной аллели гена попарного распределения пигмента ($aaBB$), а черные мыши — гомозиготными по доминантной аллели гена окраски и рецессивной аллели гена распределения пигмента в волоске ($AAbb$). У гибридов F_1

(AaBb) вследствие взаимодействия доминантных аллелей обоих генов развивается окраска типа агути.

Такая же окраска характерна и для $\frac{9}{16}$ особей в F_2 с генотипом A—B—. Черными в F_2 оказываются мыши, имеющие генотип A—bb, а белыми — все остальные — (aaB— и aabb) в силу отсутствия у них гена A, определяющего образование пигмента. Ген B в отсутствие гена A не имеет собственного проявления.

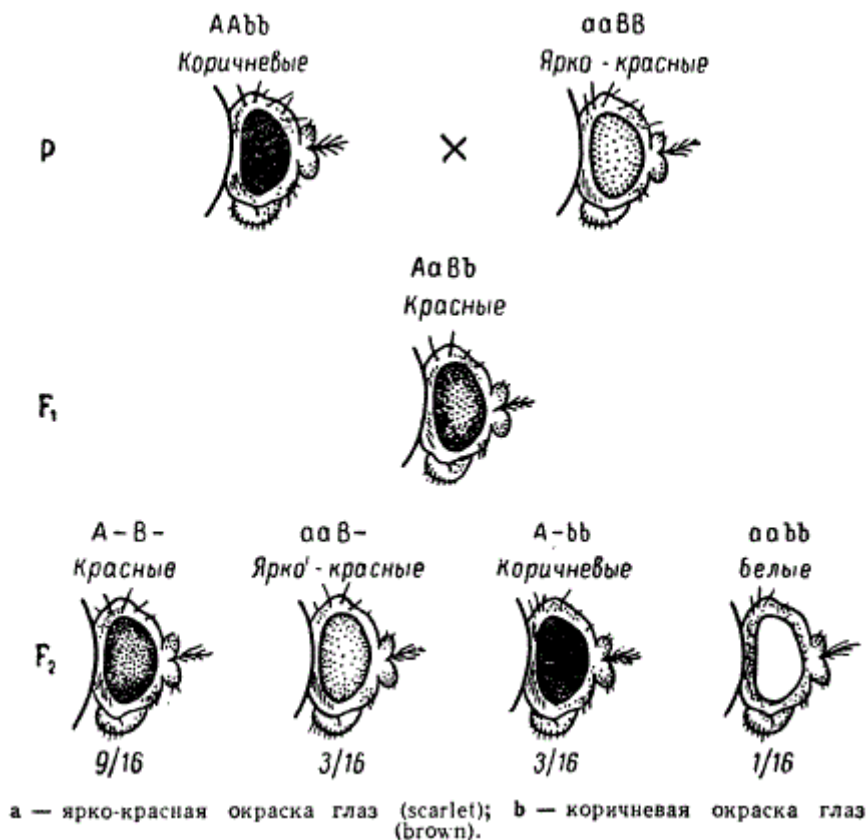
Подобные примеры наследования известны и у растений (лук, кукуруза и др.).

У лука скрещивание формы, имеющей неокрашенную (белую) луковицу, с формой, имеющей желтую луковицу, дает в F_1 растения с красными луковицами, а в F_2 появляются растения с красными ($\frac{9}{16}$), желтыми ($\frac{3}{16}$) и белыми ($\frac{4}{16}$) луковицами. В этом случае опять-таки одна из доминантных аллелей двух генов способна действовать самостоятельно (определяет желтую окраску луковицы), а другой ген проявляется лишь в присутствии комплементарного гена.

Известны и такие случаи, когда каждый из двух комплементарных генов способен проявлять свое действие самостоятельно. Один таких примеров мы уже рассматривали при анализе наследования формы гребня у кур.

Каждая из доминантных аллелей генов обуславливала развитие гребня определенной формы (гороховидной или розовидной), а взаимодействие этих генов определяло развитие новой формы гребня ореховидной. В данном примере каждый из комплементарных доминантных генов характеризуется собственным специфическим эффектом, а взаимодействие между ними приводит к новообразованию, к новому выражению признака.

Ряд подобных примеров наследования известен и у других животных и растений. Так, у дрозофилы рецессивная аллель гена scarlet в гомозиготном состоянии определяет ярко-красную окраску глаз, а рецессивная аллель другого гена — brown (также в гомозиготном состоянии) определяет коричневую окраску глаз. При скрещивании гибриды F_1 оказываются красноглазыми (дикого типа), если же оба эти рецессивных гена находятся в гомозиготном состоянии, то такая особь оказывается белоглазой. Если скрестить красноглазых мух F_1 друг с другом, то во втором поколении по признаку окраски глаз будет наблюдаться расщепление на 4 фенотипических класса в отношении $\frac{9}{16}$ красных : $\frac{3}{16}$ ярко-красных : $\frac{3}{16}$ коричневых : $\frac{1}{16}$ белых. Такое поведение признаков в наследовании также говорит о расщеплении по двум комплементарным генам с самостоятельным действием.



Наследование окраски глаз у *Drosophila* при взаимодействии двух пар генов (комплементарность)

Если генотип мух с коричневыми глазами условно обозначить AA bb, с ярко-красными — aa BB, а генотип красноглазых гибридов F₁ — Aa Bb и белоглазых мух — aabb, то фенотипические радикалы полученных в F₂ классов могут быть представлены как A—B— ($9/16$), aaB— ($3/16$), A—bb ($3/16$) и aabb ($1/16$).

Природа взаимодействия генов в этом случае более ясна, чем в случае наследования формы гребней у кур.

Нормальная красная окраска глаз у мух обеспечивается в основном тремя видами пигментов красным, коричневым и желтым. В гомозиготном состоянии рецессивный ген а блокирует образование коричневого пигмента, вследствие чего развиваются ярко-красные глаза, а другой рецессивный ген b в гомозиготном состоянии блокирует одновременно образование красного и желтого пигментов, и поэтому развиваются коричневые глаза.

В F₁ объединяются доминантные аллели этих генов, поэтому образуются все пигменты, дающие в совокупности красную окраску глаз. Новый класс белоглазых мух, появляющихся в F₂, очевидно, является результатом одновременного блокирования синтеза всех трех пигментов.

Подобные примеры можно привести и на растительных объектах. Известно, что окраска плодов у томатов обуславливается каротиновыми пигментами (ликопины и бета-каротин), имеющими огромное значение в синтезе витаминов.

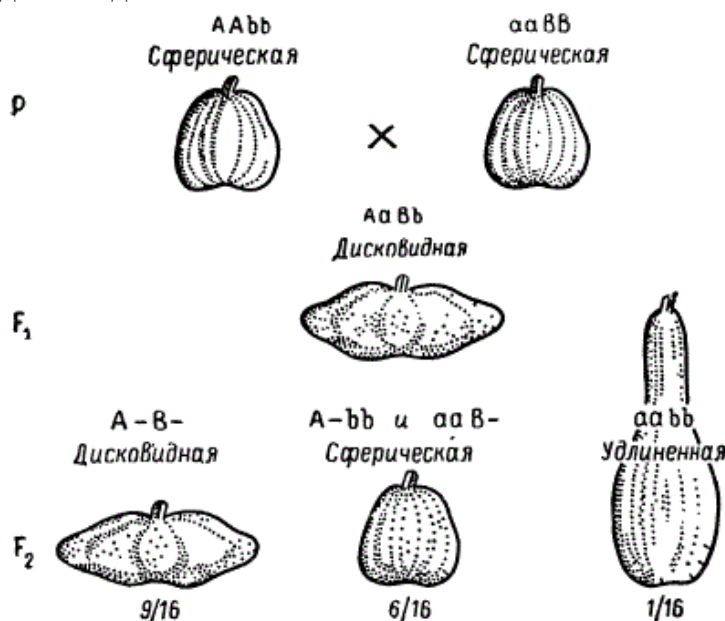
Анализ наследования окраски плодов у томатов показывает, что красная окраска плодов определяется взаимодействием комплементарных доминантных генов R и T, оранжевые плоды образуются на растениях с генотипом R—tt, желтые — на растениях с генотипом rrT—, промежуточные, желтооранжевые — на растениях rttt. Здесь также расщепление в F₂ соответствует генетической формуле дигибридного скрещивания 9:3:3:1. При этом установлено, что красные и оранжевые плоды содержат наибольшее количество каротинов, а желтые — наименьшее. Двойной рецессив содержит промежуточное количество каротинов в плоде.

Качественные различия в наборе каротинов соответствуют определенным различиям в генотипе.

Во всех разобранных примерах мы имели дело с комплементарным взаимодействием доминантных и рецессивных неаллельных генов. Взаимодействие доминантных генов обуславливало развитие ореховидного гребня у кур, красной окраски глаз у дрозофилы, красной окраски плодов у томатов. Взаимодействие рецессивных аллелей этих генов приводило к развитию пластинчатого, или ликвидного, гребня у кур, белых глаз у дрозофилы, желто-оранжевой окраски плодов у томатов.

Следует отметить, что в ряде случаев комплементарные гены, способные к самостоятельному проявлению, при отсутствии дополнительного гена могут давать каждый в отдельности сходный фенотипический эффект.

Характер расщепления дигибрида в F_2 при этом также изменяется. Так, у тыквы (*Cucurbita pepo*) имеются сорта с разной формой плода: сферической, дисковидной и удлиненной. Сферическая форма плода является рецессивной по отношению к дисковидной.



Наследование формы плода у *Cucurbita pepo* при взаимодействии двух пар генов (комплементарность)

От скрещивания растений с плодами сферической формы, но имеющими разное происхождение, возникают гибридные растения, дающие плоды только дисковидной формы. В потомстве этих растений в F_2 появляются три фенотипических класса в отношении 9/16 дисковидными плодами, 6/16 — со сферическими и $1/16$ — с удлиненными. Зная закономерности дигибридного расщепления при взаимодействии генов, нетрудно понять, что и здесь имеет место взаимодействие двух генов, влияющих на развитие формы плода, каждый из доминантных комплементарных генов обуславливает развитие плодов сферической формы, а их взаимодействие приводит к образованию дисковидных плодов.

Взаимодействие рецессивных аллелей этих генов определяет развитие плодов удлиненной формы.

Рассматривая примеры комплементарного действия генов, мы убеждаемся, что такое взаимодействие генов приводит к развитию признаков, свойственных диким предкам данных видов (серая окраска грызунов, дисковидная форма у тыквы и т. д.). Некоторые авторы рассматривают это явление как пример атавизма. Эти представления основываются на предположении, что в процессе эволюции животных и растений доминантные гены, действующие комплементарным образом, изменились, мутировали в рецессивное состояние ($A \rightarrow a$, $B \rightarrow b$, $C \rightarrow c$ и т. д.).

У диких предков домашних животных и растений доминантные гены комплементарного действия поддерживались естественным отбором вместе в одном генотипе (например, серая окраска грызунов, дисковидная форма плода у тыквы, красная окраска глаз у дрозофилы и др.). При одомашнивании и проведении селекции с помощью скрещиваний и искусственного отбора комплементарные гены как бы разобшились. Генотип AaBb разлагался селекционерами на генотипы AABb и aaBB. Поэтому при скрещивании таких организмов иногда наблюдается как бы возврат к признакам диких предков.

Мы остановились более подробно на комплементарном действии генов потому, что этот тип взаимодействия иллюстрирует один из путей возникновения комбинативной изменчивости и имеет отношение к широко используемому явлению гибридной мощности — гетерозису.

1.6 Лекция 6 (Л-6). (2 часа)

Тема : «Сцепленное наследование признаков»

1.6.1. Вопросы лекции

1. Явление сцепления генов. Определение понятия о группах сцепления генов. Соответствие числа групп сцепления гаплоидному числу хромосом как доказательство хромосомной теории наследственности.
2. Величина кроссинговера и линейное расположение генов в хромосомах. Понятие о природе гена в классической генетике.

1.6.2. Краткое содержание вопросов.

1. Наименование вопроса № 1

Явление сцепления генов Определение понятия о группах сцепления генов. Соответствие числа групп сцепления гаплоидному числу хромосом как доказательство хромосомной теории наследственности.

Каждая хромосома в кариотипе человека несет в себе множество генов, которые могут наследоваться совместно.

Закономерности наследования генов, локализованных в одной хромосоме, должны быть иные, чем при независимом наследовании. Явление совместного наследования генов было впервые описано Пеннетом, назвавшим это явление “притяжением генов”. Томас Гент Морган и его сотрудники подробно изучили явление сцепленного наследования генов и вывели законы сцепленного наследования (1910).

Группа сцепления — это совокупность генов, локализованных в одной хромосоме. Число групп сцеплений для каждого вида равно гаплоидному набору хромосом, а точнее — равно количеству пар гомологичный хромосом. У человека половая пара хромосом негомологична, поэтому у женщин групп сцепления — 23, а у мужчин — 24 (22 группы сцепления - аутосомные и две по половым хромосомам X и Y).

В лаборатории Моргана изучали наследование двух признаков — цвета тела и формы крыльев к дрозофилы.

Оказалось, что при анализирующем скрещивании гибридов получались разные результаты в зависимости от того, какой пол был у гибрида.

Если гибридным был самец (фенотип был доминантен: серое тело, нормальные крылья), то потомство в анализирующем скрещивании давало расщепление 1:1, т.е. получалось 2 фенотипических класса, вместо ожидаемых по Менделю — четырех. Причем эти два класса имели фенотипическое выражение родительских особей гибрида. Если гибридной была самка, то получались 4 фенотипических класса в неравных пропорциях: большую часть из них составляли особи, повторяющие фенотипы родителей гибрида, меньшую — особи с новыми сочетаемыми признаками.

Сколько бы не повторялись опыты, результаты были неизменны.

Постоянство результатов позволило сделать Моргану следующие выводы: сцепленное наследование может быть полным — явление полного сцепления генов, при котором группа сцепления не нарушается, все гены наследуются совместно (гибридный

самец), и неполным(гибридная самка) – группа сцепления нарушается явлением кроссинговера.

Кроссинговер –обмен идентичными участками между гомологичными хромосомами, приводящий к рекомбинации наследственных задатков и формированию новых сочетаний генов в группах сцепления.

Как оказалось явление полного сцепления генов встречается в природе крайне редко. В настоящее время в природе только два вида имеют такой тип наследования: дрозофилы и тутовый шелкопряд, причем в обоих случаях это только гетерогаметный пол. В связи с этим становятся понятными результаты опытов Моргана: у гибридных самцов полное сцепление генов (отсутствие кроссинговера), поэтому образуется только два типа гамет, в результате оплодотворения образуются два фенотипических класса, без изменений повторяющий признаки родителей.

В случае анализирующего скрещивания, где самка гибридна, группы сцепления самки могут нарушаться явлением кроссинговера.

При этом в гаметогенезе будут получаться гаметы, у которых отсутствовал кроссинговер (некроссоверы), и гаметы, которые образовались в результате кроссинговера (кроссоверы). После оплодотворения первые полностью повторили фенотипы родителей, а вторые образовали особи с новыми сочетаниями признаков.

Схема опытов скрещивания дрозофилы предложенная Морганом

Цитогенетика изучает особенности строения и число хромосом у видов. У каждого вида постоянный набор хромосом (У дрозофилы 8 хромосом, у человека 46).

Кариотип – это диплоидный набор хромосом в соматических клетках организма с характерной, типичной для данного вида формой и размером.

Каждая хромосома характеризуется определенным набором генов. Набор генов всех парных хромосом данной особи называется генотипом.

не всегда наследование признаков подчиняется законам Менделя. Есть признаки менделирующие и неменделирующие. Американский генетик Гент Томас Морган предположил, что разные гены могут находиться в одной и той же хромосоме. Данное явление он изучил на мушках дрозофилах.

Если предположить, что признаки цвета тела и формы крыльев наследуются независимо, необходимо провести анализирующее скрещивание.

На основании полученного эксперимента Морган пришел к выводу, что гены, ответственные за серое тело и нормальные крылья и черное тело и укороченные крылья располагаются в одних хромосомах.

А потому они наследуются сцеплено. Этим можно объяснить: почему в потомстве анализирующего скрещивания особей похожих на родителей получилось значительно больше (по 41,5%).

На основании данных опытов, которые проводились Морганом с 1911 по 1920 год, была предложена хромосомная теория наследственности.

Положение теории на момент открытия: Гены большинства организмов сцеплены друг с другом. Потому большинство признаков детей повторяет признаки родителей.

Явление сцепления генов, локализованных в одной хромосоме, называется законом Моргана.

Современные положения хромосомной теории наследственности:

1. Гены располагаются в хромосомах. Каждая хромосома представляет группу сцеплений генов. Число групп сцепления у каждого вида равняется гаплоидному числу хромосом.
2. Ген в хромосоме занимает определенный локус (положение, место). Гены в хромосоме расположены линейно.
3. Между гомологичными хромосомами может происходить обмен аллельными генами.
4. Расстояние между генами в хромосоме пропорционально проценту кроссинговера.

5. Гены гомологичных хромосом распределяются между гаметami независимо. Единица расстояния между генами равна 1% кроссинговера = 1 морганида = 1 сМ (сантиморган)

2. Наименование вопроса № 2.

Хромосомная теория наследственности. Основные положения хромосомной теории наследственности. Хромосомный анализ. Формирование хромосомной теории. В 1902—1903 гг. американский цитолог У. Сеттон и немецкий цитолог и эмбриолог Т. Бовери независимо друг от друга выявили параллелизм в поведении генов и хромосом в ходе формирования гамет и оплодотворения. Эти наблюдения послужили основой для предположения, что гены расположены в хромосомах.

Однако экспериментальное доказательство локализации конкретных генов в конкретных хромосомах было получено только в 1910 г. американским генетиком Т. Морганом, который в последующие годы (1911—1926) обосновал хромосомную теорию наследственности.

Согласно этой теории, передача наследственной информации связана с хромосомами, в которых линейно, в определенной последовательности, локализованы гены. Таким образом, именно хромосомы представляют собой материальную основу наследственности. Хромосомная теория наследственности — теория, согласно которой хромосомы, заключённые в ядре клетки, являются носителями генов и представляют собой материальную основу наследственности, то есть преемственность свойств организмов в ряду поколений определяется преемственностью их хромосом. Хромосомная теория наследственности возникла в начале 20 в. на основе клеточной теории и использовалась для изучения наследственных свойств организмов гибридологического анализа.

Основные положения хромосомной теории наследственности. 1. Гены локализованы в хромосомах.

При этом различные хромосомы содержат неодинаковое число генов. Кроме того, набор генов каждой из нехомологичных хромосом уникален.

2. Аллельные гены занимают одинаковые локусы в гомологичных хромосомах.

3. Гены расположены в хромосоме в линейной последовательности.

4. Гены одной хромосомы образуют группу сцепления, то есть наследуются преимущественно сцепленно (совместно), благодаря чему происходит сцепленное наследование некоторых признаков. Число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом данного вида (у гомогаметного пола) или больше на 1 (у гетерогаметного пола).

5. Сцепление нарушается в результате кроссинговера, частота которого прямо пропорциональна расстоянию между генами в хромосоме (поэтому сила сцепления находится в обратной зависимости от расстояния между генами).

6. Каждый биологический вид характеризуется определенным набором хромосом — кариотипом. Сцепленное наследование

Независимое комбинирование признаков (третий закон Менделя) осуществляется при условии, что гены, определяющие эти признаки, находятся в разных парах гомологичных хромосом. Следовательно, у каждого организма число генов, способных независимо комбинироваться в мейозе, ограничено числом хромосом. Однако в организме число генов значительно превышает количество хромосом. Например, у кукурузы до эры молекулярной биологии было изучено более 500 генов, у мухи дрозофилы — более 1 тыс., а у человека — около 2 тыс. генов, тогда как хромосом у них 10, 4 и 23 пары соответственно.

То, что число генов у высших организмов составляет несколько тысяч, было ясно уже У. Сэттону в начале XX века. Это дало основание предположить, что в каждой хромосоме локализовано множество генов.

Гены, локализованные в одной хромосоме, образуют группу сцепления и наследуются вместе. Совместное наследование генов Т. Морган предложил назвать сцепленным наследованием.

Число групп сцепления соответствует гаплоидному числу хромосом, поскольку группу сцепления составляют две гомологичные хромосомы, в которых локализованы одинаковые гены.

(У особей гетерогаметного пола, например, у самцов млекопитающих, групп сцепления на самом деле на одну больше, так как X- и Y-хромосомы содержат разные гены и представляют собой две разные группы сцепления. Таким образом, у женщин 23 группы сцепления, а у мужчин — 24). Способ наследования сцепленных генов отличается от наследования генов, локализованных в разных парах гомологичных хромосом.

Так, если при независимом комбинировании дигетерозиготная особь образует четыре типа гамет (AB, Ab, aB и ab) в равных количествах, то при сцепленном наследовании (в отсутствие кроссинговера) такая же дигетерозигота образует только два типа гамет: (AB и ab) тоже в равных количествах. Последние повторяют комбинацию генов в хромосоме родителя. Было установлено, однако, что кроме обычных (некроссоверных) гамет возникают и другие (кроссоверные) гаметы с новыми комбинациями генов — Ab и aB, отличающимися от комбинаций генов в хромосомах родителя. Причиной возникновения таких гамет является обмен участками гомологичных хромосом, или кроссинговер. Кроссинговер происходит в профазе I мейоза во время конъюгации гомологичных хромосом. В это время части двух хромосом могут перекрещиваться и обмениваться своими участками. В результате возникают качественно новые хромосомы, содержащие участки (гены) как материнских, так и отцовских хромосом. Особи, которые получают из таких гамет с новым сочетанием аллелей, получили название кроссинговерных или рекомбинантных. Частота (процент) перекреста между двумя генами, расположенными в одной хромосоме, пропорциональна расстоянию между ними. Кроссинговер между двумя генами происходит тем реже, чем ближе друг к другу они расположены.

По мере увеличения расстояния между генами все более возрастает вероятность того, что кроссинговер разведет их по двум разным гомологичным хромосомам. Расстояние между генами характеризует силу их сцепления.

Имеются гены с высоким процентом сцепления и такие, где сцепление почти не обнаруживается. Однако при сцепленном наследовании максимальная частота кроссинговера не превышает 50 %. Если же она выше, то наблюдается свободное комбинирование между парами аллелей, не отличимое от независимого наследования. Биологическое значение кроссинговера чрезвычайно велико, поскольку генетическая рекомбинация позволяет создавать новые, ранее не существовавшие комбинации генов и тем самым повышать наследственную изменчивость, которая дает широкие возможности адаптации организма в различных условиях среды. Человек специально проводит гибридизацию с целью получения необходимых вариантов комбинаций для использования в селекционной работе. Сцепление и кроссинговер. Из принципов генетического анализа, изложенных в предыдущих главах, с очевидностью вытекает, что независимое комбинирование признаков может осуществляться лишь при условии, что гены, определяющие эти признаки, находятся в негомологичных хромосомах. Следовательно, у каждого организма число пар признаков, по которым наблюдается независимое наследование, ограничено числом пар хромосом. С другой стороны, очевидно, что число признаков и свойств организма, контролируемых генами, чрезвычайно велико, а число пар хромосом у каждого вида относительно мало и постоянно. Остается предположить, что в каждой хромосоме находится не один ген, а много. Если это так, то третий закон Менделя касается распределения хромосом, а не генов, т. е. его действие ограничено.

Явление сцепленного наследования.

Из третьего закона Менделя следует, что при скрещивании форм, различающихся двумя парами генов (AB и ab), получается гибрид AaBb, образующий четыре сорта гамет AB, Ab, aB и ab в равных количествах. В соответствии с этим в анализирующем скрещивании осуществляется расщепление 1 : 1 : 1 : 1, т.е. сочетания признаков, свойственные родительским формам (AB и ab), встречаются с такой же частотой, как и новые комбинации (Ab и aB), — по 25%. Однако по мере накопления фактов генетики все чаще стали сталкиваться с отклонениями от независимого наследования.

В отдельных случаях новые комбинации признаков (Ab и aB) в F₂ совсем отсутствовали — наблюдалось полное сцепление между генами исходных форм. Но чаще в потомстве в той или иной степени преобладали родительские сочетания признаков, а новые комбинации встречались с меньшей частотой, чем ожидается при независимом наследовании, т.е. меньше 50%. Таким образом, в данном случае гены чаще наследовались в исходном сочетании (были сцеплены), но иногда это сцепление нарушалось, давая новые комбинации.

Совместное наследование генов, ограничивающее их свободное комбинирование, Морган предложил называть сцеплением генов или сцепленным наследованием.

Кроссинговер и его генетическое доказательство. При допущении размещения в одной хромосоме более одного гена встает вопрос, могут ли аллели одного гена в гомологичной паре хромосом меняться местами, перемещаясь из одной гомологичной хромосомы в другую. Если бы такой процесс не происходил, то гены комбинировались бы только путем случайного расхождения нехомологичных хромосом в мейозе, а гены, находящиеся в одной паре гомологичных хромосом, наследовались бы всегда сцепленно — группой. Исследования Т.Моргана и его школы показали, что в гомологичной паре хромосом регулярно происходит обмен генами. Процесс обмена идентичными участками гомологичных хромосом с содержащимися в них генами называют перекрестом хромосом или кроссинговером. Кроссинговер обеспечивает новые сочетания генов, находящихся в гомологичных хромосомах.

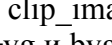
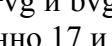
Явление кроссинговера, так же как и сцепление, оказалось общим для всех животных, растений и микроорганизмов.

Наличие обмена идентичными участками между гомологичными хромосомами обеспечивает обмен или рекомбинацию генов и тем самым значительно увеличивает роль комбинативной изменчивости в эволюции. О перекресте хромосом можно судить по частоте возникновения организмов с новым сочетанием признаков.

Такие организмы называют рекомбинантами. Гаметы с хромосомами, претерпевшими кроссинговер, называют кроссоверными, а с непретерпевшими — некроссоверными.

Соответственно организмы, возникшие от сочетания кроссоверных гамет гибрида с гаметами анализатора, называют кроссоверами или рекомбинантами, а возникшие за счет некроссоверных гамет гибрида — некроссоверными или нереккомбинантными. Закон сцепления Морган. При анализе расщепления в случае кроссинговера обращает на себя внимание определенное количественное отношение кроссоверных и некроссоверных классов.

Обе исходные родительские комбинации признаков, образовавшиеся из некроссоверных гамет, оказываются в потомстве анализирующего скрещивания в равном количественном отношении.

В указанном опыте с дрозофилой тех и других особей было примерно по 41,5%. В сумме некроссоверные мухи составили 83% от общего числа потомков. Два кроссоверных класса по числу особей также одинаковы, и сумма их равна 17%. Частота кроссинговера не зависит от аллельного состояния генов, участвующих в скрещивании. Если в качестве родителя использовать мух  и , то в анализирующем скрещивании кроссоверные (b+vg и bvg+) и некроссоверные (bvg и b+vg+) особи появятся с той же частотой (соответственно 17 и 83%), что и в первом случае.

Результаты этих опытов показывают, что сцепление генов реально существует, и лишь в известном проценте случаев оно нарушается вследствие кроссинговера. Отсюда и был сделан вывод, что между гомологичными хромосомами может осуществляться взаимный обмен идентичными участками, в результате чего гены, находящиеся в этих участках парных хромосом, перемещаются из одной гомологичной хромосомы в другую. Отсутствие перекреста (полное сцепление) между генами представляет исключение и известно лишь у гетерогаметного пола немногих видов, например у дрозофилы и шелкопряда.

Изученное Морганом сцепленное наследование признаков получило название закона сцепления Моргана.

Поскольку рекомбинация осуществляется между генами, а сам ген кроссинговером не разделяется, его стали считать единицей кроссинговера. Величина кроссинговера. Величина кроссинговера измеряется отношением числа кроссоверных особей к общему числу особей в потомстве от анализирующего скрещивания. Рекомбинация происходит реципрокно, т.е. между родительскими хромосомами осуществляется взаимный обмен; это обязывает подсчитывать кроссоверные классы вместе как результат одного события. Величина кроссинговера выражается в процентах. Один процент кроссинговера составляет единицу расстояния между генами.

Линейное расположение генов в хромосоме. Т. Морган предположил, что гены расположены в хромосомах линейно, а частота кроссинговера отражает относительное расстояние между ними: чем чаще осуществляется кроссинговер, тем далее отстоят гены друг от друга в хромосоме; чем реже кроссинговер, тем они ближе друг к другу. Одним из классических опытов Моргана на дрозофиле, доказывающим линейное расположение генов, был следующий.

Самки, гетерозиготные по трем сцепленным рецессивным генам, определяющим желтую окраску тела y , белый цвет глаз w и вильчатые крылья bi , были скрещены с самцами, гомозиготными по этим трем генам. В потомстве было получено 1,2% мух кроссоверных, возникших от перекреста между генами y и w ; 3,5% — от кроссинговера между генами w и bi и 4,7% — между y и bi . Из этих данных с очевидностью вытекает, что процент перекреста является функцией расстояния между генами. Поскольку расстояние между крайними генами y и bi равно сумме двух расстояний между y и w , w и bi , следует предположить, что гены расположены в хромосоме последовательно, т.е. линейно.

Воспроизводимость этих результатов в повторных опытах указывает на то, что местоположение генов в хромосоме строго фиксировано, т.е. каждый ген занимает в хромосоме свое определенное место — локус. Основным положением хромосомной теории наследственности — парности аллелей, их редукции в мейозе и линейному расположению генов в хромосоме — соответствует односторонняя модель хромосомы. Одинарный и множественный перекресты.

Приняв положения, что генов в хромосоме может быть много и расположены они в хромосоме в линейном порядке, а каждый ген занимает определённый локус в хромосоме, Морган допустил, что перекрест между гомологичными хромосомами может происходить одновременно в нескольких точках. Это предположение было им доказано тоже на дрозофиле, а затем полностью подтвердилось на ряде других животных, а также на растениях и микроорганизмах.

Кроссинговер, происходящий лишь в одном месте, называют одинарным, в двух точках одновременно — двойным, в трёх — тройным и т.д., т.е. он может быть множественным. Чем дальше отстоят друг от друга в хромосоме гены, тем больше вероятность двойных перекрестов между ними. Процент рекомбинаций между двумя генами тем точнее отражает расстояние между ними, чем оно меньше, так как в случае малого расстояния уменьшается возможность двойных обменов. Для учета двойного

кроссинговера необходимо иметь дополнительный маркер, находящийся между двумя изучаемыми генами.

Определение расстояния между генами осуществляют следующим образом: к сумме процентов одинарных кроссоверных классов прибавляют удвоенный процент двойных кроссинговеров. Удвоение процента двойных кроссинговеров необходимо в связи с тем, что каждый двойной кроссинговер возникает благодаря двум независимым одинарным разрывам в двух точках. Интерференция. Установлено, что кроссинговер, происшедший в одном месте хромосомы, подавляет кроссинговер в близлежащих районах. Это явление носит название интерференции.

При двойном перекресте интерференция проявляется особенно сильно в случае малых расстояний между генами. Разрывы хромосом оказываются зависимыми друг от друга.

Степень этой зависимости определяется расстоянием между происходящими разрывами: по мере удаления от места разрыва возможность другого разрыва увеличивается. Эффект интерференции измеряется отношением числа наблюдаемых двойных разрывов к числу возможных при допущении полной независимости каждого из разрывов. Локализация гена. Если гены расположены в хромосоме линейно, а частота кроссинговера отражает расстояние между ними, то можно определить местоположение гена в хромосоме.

Прежде чем определить, положение гена, т. е. его локализацию, необходимо определить, в какой хромосоме находится данный ген. Гены, находящиеся в одной хромосоме и наследующиеся сцепленно, составляют группу сцепления. Очевидно, что количество групп сцепления у каждого вида должно соответствовать гаплоидному набору хромосом. К настоящему времени группы сцепления определены у наиболее изученных в генетическом отношении объектов, причем во всех этих случаях обнаружено полное соответствие числа групп сцепления гаплоидному числу хромосом.

Так, у кукурузы (*Zea mays*) гаплоидный набор хромосом и число групп сцепления составляют 10, у гороха (*Pisum sativum*) – 7, дрозофилы (*Drosophila melanogaster*) – 4, домовая мышь (*Mus musculus*) – 20 и т. п. Поскольку ген занимает определенное место в группе сцепления, это позволяет устанавливать порядок расположения генов в каждой хромосоме и строить генетические карты хромосом. Генетические карты. Генетической картой хромосом называют схему относительного расположения генов, находящихся в данной группе сцепления. Они составлены пока лишь для некоторых наиболее изученных с генетической точки зрения объектов: дрозофилы, кукурузы, томатов, мыши, нейроспоры, кишечной палочки и др. Генетические карты составляют для каждой пары гомологичных хромосом.

Группы сцепления нумеруют. Для того, чтобы составить карты, необходимо изучить закономерности наследования большого числа генов. У дрозофилы, например, изучено более 500 генов, локализованных в четырех группах сцепления, у кукурузы — более 400 генов, локализованных в десяти группах сцепления и т.д. При составлении генетических карт указывается группа сцепления, полное или сокращенное название генов, расстояние в процентах от одного из концов хромосомы, принятого за нулевую точку; иногда обозначается место центромеры. У многоклеточных организмов рекомбинация генов бывает реципрокной.

У микроорганизмов она может быть односторонней. Так, у ряда бактерий, например у кишечной палочки (*Escherichia coli*), перенос генетической информации происходит во время конъюгации клеток.

Единственная хромосома бактерии, имеющая форму замкнутого кольца, рвется во время конъюгации всегда в определенной точке и переходит из одной клетки в другую. Длина переданного участка хромосомы зависит от длительности конъюгации. Последовательность генов в хромосоме оказывается постоянной. В силу этого расстояние между генами на такой кольцевой карте измеряется не в процентах кроссинговера, а в

минутах, что отражает продолжительность конъюгации. Цитологическое доказательство кроссинговера.

После того как генетическими методами удалось установить явление кроссинговера, необходимо было получить прямое доказательство обмена участками гомологичных хромосом, сопровождающегося рекомбинацией генов. Наблюдаемые в профазе мейоза картины хиазм могут служить лишь косвенным доказательством этого явления, констатация происшедшего обмена прямым наблюдением невозможна, так как обменивающиеся участками гомологичные хромосомы обычно абсолютно одинаковы по величине и форме.

Чтобы сопоставить цитологические карты гигантских хромосом с генетическими, Бриджес предложил воспользоваться коэффициентом кроссинговера. Для этого он разделил общую длину всех хромосом слюнных желез (1180 мкм) на общую длину генетических карт (279 единиц). В среднем это отношение оказалось равным 4,2. Следовательно, каждой единице перекреста на генетической карте соответствует 4,2 мкм на цитологической карте (для хромосом слюнных желез). Зная расстояние между генами на генетической карте какой-либо хромосомы, можно сравнить относительную частоту перекреста в разных ее районах.

Например, в X-хромосоме дрозофилы гены у и ес находятся на расстоянии 5,5%, следовательно, расстояние между ними в гигантской хромосоме должно быть $4,2 \times 5,5 = 23$ мкм, но непосредственное измерение дает 30 мкм. Значит, в этом районе X-хромосомы кроссинговер идет реже средней нормы. В силу неравномерного осуществления обменов по длине хромосом гены при нанесении их на карту распределяются на ней с разной плотностью. Следовательно, распределение генов на генетических картах можно рассматривать как показатель возможности осуществления перекреста по длине хромосомы.

Механизм кроссинговера. Еще до открытия перекреста хромосом генетическими методами цитологи, изучая профазу мейоза, наблюдали явление взаимного обвивания хромосом, образования ими χ -образных фигур – хиазм (χ -греческая буква «хи»). В 1909 г. Ф.Янсенс высказал предположение, что хиазмы связаны с обменом участками хромосом. Впоследствии эти картины послужили дополнительным аргументом в пользу гипотезы генетического перекреста хромосом, выдвинутой Т.Морганом в 1911 г. Механизм перекреста хромосом связан с поведением гомологичных хромосом в профазе I мейоза. Кроссинговер происходит на стадии четырех хроматид и приурочен к образованию хиазм. Если в одном биваленте произошел не один обмен, а два и более, то и в этом случае образуется несколько хиазм.

Поскольку в биваленте четыре хроматиды, то, очевидно, каждая из них имеет равную вероятность обмениваться участками с любой другой. При этом в обмене могут участвовать две, три или четыре хроматиды. Обмен внутри сестринских хроматид не может приводить к рекомбинациям, поскольку они генетически идентичны, и в силу этого такой обмен не имеет смысла в качестве биологического механизма комбинативной изменчивости.

Соматический (митотический) кроссинговер.

Как уже говорилось, кроссинговер происходит в профазе I мейоза при образовании гамет. Однако существует соматический, или митотический, кроссинговер, который осуществляется при митотическом делении соматических клеток главным образом эмбриональных тканей. Известно, что гомологичные хромосомы в профазе митоза обычно не конъюгируют и располагаются независимо друг от друга.

Однако иногда удается наблюдать синапсис гомологичных хромосом и фигуры, похожие на хиазмы, но при этом редукции числа хромосом не наблюдается. Гипотезы о механизме кроссинговера.

По поводу механизма перекреста существует несколько гипотез, но ни одна из них не объясняет полностью фактов рекомбинации генов и наблюдаемых при этом

цитологических картин. Согласно гипотезе, предложенной Ф.Янсеном и развитой К.Дарлингтоном, в процессе синапсиса гомологичных хромосом в биваленте создается динамическое напряжение, возникающее в связи со спирализацией хромосомных нитей, а также при взаимном обвивании гомологов в биваленте. В силу этого напряжения одна из четырех хроматид рвется.

Разрыв, нарушая равновесие в биваленте, приводит к компенсирующему разрыву в строго идентичной точке какой-либо другой хроматиды этого же бивалента. Затем происходит реципрное воссоединение разорванных концов, приводящее к кроссинговеру. Согласно этой гипотезе хиазмы непосредственно связаны с кроссинговером.

По гипотезе К.Сакса хиазмы не являются результатом кроссинговера: сначала образуются хиазмы, а затем происходит обмен. При расхождении хромосом к полюсам вследствие механического напряжения в местах хиазм происходят разрывы и обмен соответствующими участками.

После обмена хиазма исчезает. Смысл другой гипотезы, предложенной Д.Беллингом и модернизированной И. Ледербергом, заключается в том, что процесс репликации ДНК может реципрно переключаться с одной нити на другую; воспроизведение, начавшись на одной матрице, с какой-то точки переключается на матричную нить ДНК. Факторы, влияющие на перекрест хромосом. На кроссинговер влияет множество факторов как генетической природы, так и внешней среды. Поэтому в реальном эксперименте о частоте кроссинговера можно говорить, имея в виду все те условия, в которых она была определена. Кроссинговер практически отсутствует между гетероморфными X- и Y-хромосомами. Если бы он происходил, то хромосомный механизм определения пола постоянно разрушался бы.

Блокирование кроссинговера между этими хромосомами связано не только с различием в их величине (оно наблюдается не всегда), но и обусловлено Y-специфичными нуклеотидными последовательностями. Обязательное условие синапса хромосом (или их участков) — гомология нуклеотидных последовательностей. Для абсолютного большинства высших эукариот характерна примерно одинаковая частота кроссинговера как у гомогаметного, так и гетерогаметного полов. Однако есть виды, у которых кроссинговер отсутствует у особей гетерогаметного пола, в то время как у особей гомогаметного пола он протекает нормально.

Такая ситуация наблюдается у гетерогаметных самцов дрозофилы и самок шелкопряда.

Существенно, что частота митотического кроссинговера у этих видов у самцов и самок практически одинакова, что указывает на различные элементы контроля отдельных этапов генетической рекомбинации в половых и соматических клетках. В гетерохроматических районах, в частности прицентромерных, частота кроссинговера снижена, и поэтому истинное расстояние между генами в этих участках может быть изменено.

Обнаружены гены, выполняющие роль запираателей кроссинговера, но есть также гены, повышающие его частоту. Они иногда могут индуцировать заметное число кроссоверов у самцов дрозофилы.

В качестве запираателей кроссинговера могут выступать также хромосомные перестройки, в частности инверсии. Они нарушают нормальную конъюгацию хромосом в зиготене. Обнаружено, что на частоту кроссинговера влияют возраст организма, а также экзогенные факторы: температура, радиация, концентрация солей, химические мутагены, лекарства, гормоны.

При большинстве указанных воздействий частота кроссинговера повышается. В целом кроссинговер представляет собой один из регулярных генетических процессов, контролируемых многими генами как непосредственно, так и через физиологическое состояние мейотических или митотических клеток. Частота различных типов

рекомбинаций (мейотический, митотический кроссинговер и сестринские, хроматидные обмены) может служить мерой действия мутагенов, канцерогенов, антибиотиков и др. Законы наследования Моргана и вытекающие из них принципы наследственности. Огромную роль в создании и развитии генетики сыграли работы Т.Моргана. Он автор хромосомной теории наследственности.

Им были открыты законы наследования: наследование признаков, сцепленных с полом, сцепленное наследование.

Из этих законов вытекают следующие принципы наследственности:

1. Фактор-ген есть определённый локус хромосомы.
2. Аллели гена расположены в идентичных локусах гомологичных хромосом.
3. Гены расположены в хромосоме линейно.
4. Кроссинговер – регулярный процесс обмена генами между гомологичными хромосомами.

Мобильные элементы генома. В 1948 г. американская исследовательница Мак-Клинток открыла у кукурузы гены перемещающиеся из одного участка хромосомы в другой и назвала феномен транспозицией, а сами гены контролируемыми элементами (КЭ).

1. Эти элементы могут перемещаться из одного сайта в другой;
2. их встраивание в данный район влияет на активность генов расположенных рядом;
3. утрата КЭ в данном локусе превращает прежде мутабельный локус в стабильный;
4. в сайтах, в которых присутствуют КЭ, могут возникать делеции, транслокации, транспозиции, инверсии, а также разрывы хромосом.

В 1983 г. за открытие мобильных генетических элементов Нобелевская премия была присуждена Барбаре Мак-Клинток. Наличие мобильных элементов в геномах имеет разнообразные последствия:

1. Перемещения и внедрение мобильных элементов в гены может вызывать мутации;
2. Изменение состояния активности генов;
3. Формирование хромосомных перестроек;
4. Формирование теломер.
5. Участие в горизонтальном переносе генов;
6. Транспозоны на основе Р-элемента используют для трансформации у эукариот, клонирования генов, поиска энхансеров и т.д. У прокариот существуют три типа мобильных элементов – IS-элементы (инсерции), транспозоны, и некоторые бактериофаги. IS-элементы встраиваются в любой участок ДНК, часто вызывают мутации, разрушая кодирующие или регуляторные последовательности, влияют на экспрессию соседних генов. Бактериофаг может вызывать мутации в результате встраивания.

1.7 Лекция 7 (Л-7). (2 часа)

Тема: «Генетика популяций»

1.7.1. Вопросы лекции

1. Работы Иогансена по изучению популяций самооплодотворяющихся организмов.
2. Основной генетический процесс в таких популяциях – процесс гомозиготизации.
3. Понятие панмиктической популяции.

1.7.2. Краткое содержание вопросов

1. Наименование вопроса 1

Работы Иогансена по изучению популяций самооплодотворяющихся организмов

История понятия «популяция». Современное определение популяции. Генетическая структура популяции.

Термин «популяция» происходит от латинского *populus* – население. Долгое время (начиная с конца XVIII в.) популяцией называли (а часто называют и сейчас) любую группировку организмов, обитающих на определенной территории. В 1903 г. датский генетик Вильгельм Людвиг Иогансен впервые употребил термин «популяция» для

обозначения группы особей, неоднородной в генетическом отношении. Иогансен впервые применил комплекс генетических и статистических методов для изучения структуры популяции самооплодотворяющихся (самоопыляющихся) организмов. Он избрал объектом исследования популяции самоопылителей, которые можно было легко разложить на группы потомков отдельных самоопыляющихся растений, т. е. произвести выделение чистых линий.

Анализу была подвергнута масса (размеры) семян фасоли *Phaseolus vulgaris*. В настоящее время известно, что масса семян определяется полигенно и в сильной степени подвержена влиянию факторов внешней среды.

Иогансен провел взвешивание семян одного сорта фасоли и построил вариационный ряд по этому показателю. Масса варьировала в пределах от 150 до 750 мг. В дальнейшем семена массой 250...350 и 550...650 мг были высеяны отдельно. С каждого выросшего растения семена были вновь взвешены. Тяжелые (550...650 мг) и легкие (250...350 мг) семена, выбранные из сорта, представляющего популяцию, дали растения, семена которых отличались по массе: средняя масса семян растений, выросших из тяжелых семян, составила 518,7 мг, а из легких – 443,4 мг. Этим было показано, что сорт – популяция фасоли состоит из генетически различных растений, каждое из которых может стать родоначальником чистой линии

. На протяжении 6...7 поколений Иогансен отбирал тяжелые и легкие семена с каждого растения в отдельности. Ни в одной линии не произошло сдвига массы семян. Изменчивость размеров семян внутри чистой линии была ненаследственной, модификационной. Таким образом, В. Иогансен генетически неоднородные (гетерогенные) популяции противопоставлял однородным чистым линиям (или клонам), в которых невозможен отбор (нет выбора!). Вскоре подобные исследования были выполнены и для перекрестно-оплодотворяющихся организмов (работы Д. Джонса и Е. Иста с табаком).

Английский математик Годфри Харди (1908) сформулировал понятия панмиксии (свободного скрещивания) и создал математическую модель для описания генетической структуры панмиктической популяции, т.е. популяции свободно скрещивающихся раздельнополых организмов. Немецкий врач-антропогенетик Вильгельм Вайнберг (в этом же 1908 г.) независимо от Харди создал сходную модель панмиктической популяции.

Учение о неоднородности популяций развил российский генетик Сергей Сергеевич Четвериков. Его работой «О некоторых аспектах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (1926) было положено начало современной эволюционной и популяционной генетики. В 1928 г. Александр Сергеевич Серебровский создает учение о генофонде.

В течение 1920–1950-ых гг. в англоязычных странах формируется понятие идеальной популяции, и на основании этого понятия интенсивно развивается математическая генетика (Сьюелл Райт, Рональд Фишер, Джон Холдейн (J.B.S. Haldane, не путать с физиологом Холдейном) и др.). В нашей стране, несмотря на господство лысенковщины, учение о популяциях развивалось в работах

И.И. Шмальгаузена (популяция рассматривалась как элементарная единица эволюционного процесса), А.Н. Колмогорова (анализировались случайные процессы в популяциях) и других ученых. Однако в большинстве случаев популяция рассматривалась с экологической точки зрения (например, как форма существования вида; С.С. Шварц).

Лишь в 1906–1970-гг., благодаря работам Н.В. Тимофеева-Ресовского и его сотрудников формируется синтетический подход к определению популяции как эколого-генетической системы. Рассмотрим три основных подхода к определению понятия «популяция»: экологический, генетический и синтетический. **ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД** С точки зрения экологии, популяцией является совокупность особей одного вида в пределах одного биоценоза (фитоценоза), то есть целостная внутривидовая группировка, которой соответствует минимальная реализованная экологическая ниша.

Такую группу особей иначе называют экологической, или локальной популяцией, а также (для растений) ценотической популяцией, или просто ценопопуляцией.

Для описания экологических ниш используют пространственные, временные и собственно экологические характеристики.

Реализованную экологическую нишу можно представить как фактическую совокупность пространственно-временных и собственно экологических условий, в которых протекает существование и воспроизведение вида. Совокупность пространственно-временных и собственно экологических условий, необходимых для воспроизведения вида, иначе называется его регенерационной нишей. У растений именно специфические особенности регенерационных ниш определяют основные типы хорологической (пространственной) структуры популяций.

Таким образом, с точки зрения экологии, популяция представляет собой множество особей, объединенных в пространственно-временном и экологическом отношении.

Популяции – это надорганизменные биологические системы, которые обладают рядом свойств, которые не присущи отдельно взятой особи или просто группе особей. Различают статические характеристики популяции (численность, плотность, популяционный ареал) и динамические (рождаемость, смертность, относительный и абсолютный прирост численности).

2. Наименование вопроса 2

Основной генетический процесс в таких популяциях – процесс гомозиготизации.

Статика популяций Численность.

Численностью называют общее число особей в популяции. Существует нижний предел численности, ниже которого популяция не может существовать длительное время. При этом нужно учитывать не всех особей, а только тех, которые принимают участие в размножении – это эффективная численность популяций. Например, если из 100 особей – 50 самцов и 50 самок, то $N_{\text{э.}} = 100$.

Если из 100 особей – 90 особей одного пола, а 10 другого, то $N_{\text{э.}} = 36$. Если же из 100 особей на 99 особей одного пола приходится 1 особь другого пола, то $N_{\text{э.}} = 4$.

При наличии популяционных волн средняя численность популяции определяется как средняя гармоническая. Обычно численность популяций измеряется сотнями и тысячами особей (такие популяции называют мезопопуляции). У крупных наземных млекопитающих численность популяций может снижаться до нескольких десятков особей (микрорепопуляции).

У растений и беспозвоночных существуют также мегапопуляции, численность которых достигает миллионов особей. У человека минимальная численность популяций составляет около 100 особей.

Плотность. В большинстве случаев абсолютную численность популяции определить невозможно. Тогда используют производную характеристику – плотность популяции. Плотность определяется как среднее число особей на единицу площади или объема занимаемого популяцией пространства. В экологии плотность определяется также как масса (биомасса) членов популяции в единице площади или объема. Низкая плотность популяции уменьшает ее шансы на воспроизведение, но увеличивает шансы на выживание.

Высокая плотность, наоборот, увеличивает шансы на воспроизведение, но уменьшает шансы на выживание. Следовательно, каждая конкретная популяция должна обладать некоторой оптимальной плотностью. Популяционный ареал Плотность популяции тесно связана с ее пространственной структурой. В популяциях островного типа (с хорошо выраженной границей распространения) плотность распределения особей может быть равномерной.

Однако в равнинных популяциях граница распространения всегда размыта. В идеальной популяции можно выделить ее ядро (территория с максимальной плотностью, например, круг), субпериферию (территорию с пониженной плотностью, например,

кольцо) и периферию (территорию с низкой плотностью, не обеспечивающей воспроизведение популяции). В реальных популяциях существует множество типов пространственной структуры и, соответственно, типов распределения плотности. Обычно различают следующие типы популяционных ареалов: сплошные, разорванные, сетчатые, кольцевые, ленточные и комбинированные.

Динамика популяций

Рождаемость. Размножение приводит к появлению в популяции новых особей. Число новых особей, появляющихся в популяции за единицу времени, называется абсолютной рождаемостью. Понятие «новая особь» определяется достаточно произвольно и зависит от видовых особенностей, от целей и задач исследования и других факторов. Например, новой особью (или особью нулевого возраста) может считаться зигота, яйцо, личинка или особь, вышедшая из-под родительской опеки.

Отношение числа новых особей к числу имевшихся особей называется относительной (удельной) рождаемостью. Относительная рождаемость может рассчитываться или на одну особь, или на 1000 особей. В ходе размножения численность популяции постоянно изменяется, поэтому вводится понятие мгновенной удельной рождаемости – то есть рождаемости в пересчете на одну особь за бесконечно малый промежуток времени.

Этот промежуток зависит от видовых особенностей; для человека достаточно малым промежутком времени считается 1 год.

Существуют моноциклические (у растений монокарпические) виды, представители которых размножаются один раз в жизни, и полициклические (у растений поликарпические) виды, представители которых размножаются неоднократно. У раздельнополых диплоидных организмов оценка рождаемости осложняется тем, что для воспроизведения одного потомка требуется пара родителей. В демографии часто учитываются только женские особи. Однако, с точки зрения генетики, самки и самцы в равной степени передают свои гены (аллели) в последующие поколения.

Поэтому следует различать плодовитость самок и коэффициент воспроизведения в пересчете на одну особь, независимо от ее пола. Например, в популяции из 500 самцов и 500 самок за единицу времени появилось 1000 особей нулевого возраста. Удельная рождаемость составила одного новорожденного на одну особь, однако каждая самка оставила двух потомков, и каждый самец оставил двух потомков. Численность популяции может увеличиваться не только за счет рождаемости, но и за счет иммиграции особей из других популяций. Существуют зависимые и полузависимые популяции, которые поддерживают и увеличивают свою численность именно за счет иммиграции. Смертность. Смертность – это понятие, противоположное рождаемости. Различают абсолютную смертность (количество погибших особей за единицу времени) и относительную (удельную) смертность (количество погибших особей за единицу времени в расчете на одну особь или на 1000 особей). Характер смертности описывается таблицами и кривыми выживаемости, которые показывают, какая часть новорожденных особей дожила до определенного возраста.

Кривые выживаемости обычно строятся в системе координат: «возраст – логарифм числа выживших особей». В этом случае кривые могут быть выпуклыми, вогнутыми и комбинированными. В связи с постоянной смертностью вводится понятие мгновенной удельной смертности, то есть отношению погибших особей к общему числу особей за бесконечно малый промежуток времени (аналогично мгновенной удельной рождаемости). Численность популяции может уменьшаться не только за счет смертности, но и за счет эмиграции особей.

Относительный прирост численности. Первоначально при расчете прироста популяции учитывается мгновенная удельная рождаемость и мгновенная удельная смертность (относительные показатели). Тогда прирост популяции называется биотический потенциал, или мальтузианский параметр (r). Для изолированной популяции

r = рождаемость – смертность В открытой популяции r = (рождаемость + иммиграция) – (смертность + эмиграция) Прирост популяции может быть положительным, нулевым и отрицательным. Если $r > 0$, то популяция увеличивает свою численность, если $r = 0$, то популяция сохраняет стабильную численность, если $r < 0$, то численность популяции сокращается. Абсолютный прирост численности. Если r величина постоянная (не зависит от численности популяции), то изменение абсолютной численности популяции в единицу времени (dN/dt) и абсолютная численность популяции в данный момент времени (Nt) описываются уравнениями экспоненциального роста.

Однако в реальных сообществах всегда существует ограниченность ресурсов. Емкость экологической ниши (K) – это максимально возможная численность популяции в данных условиях. В условиях экологического вакуума (то есть при неограниченности ресурсов среды и при отсутствии конкуренции) величина r остается максимально возможной и постоянной. Но при увеличении численности популяции эта величина снижается; в простейшем случае линейно уменьшается при увеличении численности популяции. В этом случае изменение абсолютной численности популяции описывается уравнением Ферхюльста–Пёрла. Графически эта закономерность отображается логистической (сигмовидной) кривой.

Однако в реальных популяциях зависимость r от N и K носит нелинейный характер (эффект группы). Кроме того, при изменении численности происходит изменение экологических характеристик популяции (например, происходит переход с основной пищи на второстепенную), и тогда величина K может измениться. Нужно учитывать также инерционность процессов размножения и гибели, то есть для изменения этих показателей требуется время. За это время может измениться характер действия экологических факторов (например, сезонные или многолетние изменения среды). В природных популяциях могут возникать колебательные процессы (популяционные волны) из-за наличия обратной отрицательной связи между r и N . Уравнение Ферхюльста–Пёрла достаточно точно описывает динамику лишь простых популяций, например, искусственных популяций инфузорий и других мелких организмов с коротким временем генерации в лабораторных условиях.

Однако это уравнение помогает выявить основные закономерности роста природных популяций и при введении поправочных коэффициентов достаточно точно прогнозировать их динамику. Дополнительные факторы, определяющие динамику популяций. На динамику популяции влияют факторы, зависящие и независящие от плотности (численности) популяции. Например, действие климатических факторов в большинстве случаев (но не всегда!) не зависит от плотности популяции. Однако такие факторы как доступность ресурсов, межвидовые взаимоотношения, как правило, зависят от плотности.

Популяции видов, у которых рождаемость и смертность в значительной мере зависят от действия внешних факторов, подвержены быстрому изменению биотического потенциала и, соответственно, быстро изменяют свою численность, называются оппортунистическими.

Амплитуда популяционных волн достигает 3-6 порядков (то есть за короткий период времени численность изменяется в тысячи и миллионы раз). Эти популяции редко достигают численности K и существуют за счет высокой плодовитости (высокое значение r_{max}).

Такой способ сохранения популяций называется r -стратегия. r -Стратеги («шакалы») характеризуются высокой плодовитостью, низкой конкурентоспособностью, быстрым развитием и короткой продолжительностью жизни. Популяции видов, у которых рождаемость и смертность в значительной мере зависят от их плотности (то есть от характеристики самой популяции), в меньшей степени зависят от действия внешних факторов.

Эти популяции называются равновесными, или стационарными. Они поддерживают численность, близкую к величине K , поэтому способ сохранения таких популяций называется K -стратегия. K -Стратеги («львы») характеризуются низкой смертностью, высокой конкурентоспособностью, длительным развитием и длительной продолжительностью жизни.

3. Наименование вопроса 3

Понятие панмиктической популяции.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОДХОД С точки зрения генетики, популяция – это генетическая система, обладающая исторически сложившейся генетической структурой. Основные положения популяционной генетики сложились на основании изучения природных и модельных популяций высших раздельнополых животных (моллюсков, насекомых, позвоночных), которые воспроизводят себя с помощью нормального полового размножения – амфимиксиса, или объединения женских и мужских гамет.

В таких случаях группировка особей, способных скрещиваться между собой и производить полноценное (т.е. жизнеспособное и плодовитое) потомство, называется генетической, или менделевской популяцией.

В свою очередь, потомки, достигшие половозрелости, также должны скрещиваться между собой и производить полноценное потомство, то есть популяция должна существовать длительное число поколений. Таким образом, с точки зрения генетики, популяция представляет собой множество особей, объединенных достаточно высокой степенью родства. В рамках генетического подхода выделяется представление об идеальной популяции.

Идеальная популяция – это абстрактное понятие, которое широко используется в моделировании микроэволюционных процессов. При описании систем скрещивания в идеальной популяции широко используется понятие панмиксии – случайного свободного скрещивания, при котором вероятность встречи гамет не зависит ни от генотипа, ни от возраста скрещивающихся особей.

Если исключить половой отбор, то к панмиктической популяции применима концепция гаметного резервуара, согласно которой в популяции в период размножения формируется гаметный резервуар (генный пул), включающий банк женских гамет и банк мужских гамет.

Если члены популяции равноудалены друг от друга, то встреча гамет и формирование зигот происходят случайным образом. (Подробнее понятие идеальной популяции будет рассмотрено ниже.) Реальные популяции в большей или меньшей степени отличаются от идеальной. Одним из наиболее существенных отличий является множество способов воспроизведения.

По способу воспроизведения различают следующие типы популяций: амфимиктические – основным способом размножения является нормальное половое воспроизведение; амфимиктические панмиктические – при формировании брачных пар наблюдается панмиксия (свободное скрещивание); амфимиктические инбредные – при формировании брачных пар наблюдается близкородственное скрещивание (инбридинг, инцухт, инцест); крайним случаем близкородственного скрещивания является самооплодотворение; апомиктические – наблюдаются различные отклонения от нормального полового процесса, например, апомиксис, партеногенез, гиногенез, андрогенез; наблюдается у агамных (бесполох) форм; клональные – при отсутствии полового процесса и размножении только вегетативным путем или с помощью спор бесполого размножения (например, конидий); частным случаем клонирования является полиэмбриония – развитие нескольких зародышей из одной зиготы: комбинированные – например, клонально-амфимиктические при метагенезе у кишечнополостных (чередовании бесполого и полового размножения) и гетерогонии (чередовании партеногенетического и амфимиктического поколений у червей, некоторых членистоногих и низших хордовых).

Определения Панмиксия (свободное скрещивание) означает, что на формирование брачных пар не влияет генотип или возраст особей, участвующих в размножении. Фактически это означает, что рассматриваемый признак не оказывает заметного влияния на формирование брачных пар.

Инбридинг – близкородственное скрещивание у животных; инцухт – близкородственное скрещивание у растений; инцест (кровосмешение) – близкородственное скрещивание у человека. Апомиксис – это множество форм образования зародышей, при которых не происходит объединения двух клеток. Обычно этот термин используют по отношению к растениям. При апомиксисе новый организм может развиваться из неоплодотворенной яйцеклетки (см. партеногенез), а также из какой-либо другой специализированной клетки зародышевого мешка (например, из клеток–антипод или синергид), реже – непосредственно из клеток нуцеллуса или покровов семязачатка.

Примеры растений–апомиктов: ястребинки, одуванчики, манжетки. Партеногенез – это девиантная форма полового процесса, при которой новый организм развивается из неоплодотворенной яйцеклетки без участия мужских гамет. Различают нередуцированный партеногенез с развитием зародыша из диплоидной клетки и редуцированный партеногенез с развитием зародыша из гаплоидной яйцеклетки. Как правило, партеногенез чередуется с нормальным половым размножением (при цикломорфозе у коловраток, дафний, тлей).

Гиногенез – это девиантная форма полового процесса, при которой мужские гаметы служат для стимуляции развития нового организма из яйцеклетки, но оплодотворения не происходит, и мужское ядро (пронуклеус) погибает. В этом случае у дочернего организма сохраняются только материнские хромосомы. Гиногенез встречается у гибридов рыб, земноводных, а также в бессамцовых популяциях. Андрогенез – это девиантная форма полового процесса, при которой происходит оплодотворение, но затем женское ядро (пронуклеус) погибает, а мужское ядро замещает его в качестве ядра зиготы. В этом случае у дочернего организма сохраняются только отцовские хромосомы. Андрогенез обычно наблюдается в лабораторных условиях. Агамные формы – организмы, у которых отсутствует нормальный половой процесс.

Генетическая структура популяций Каждая популяция обладает собственной генетической структурой. Генетическая структура популяций определяется исходным соотношением аллелей, естественным отбором и элементарными эволюционными факторами (мутационный процесс и давление мутаций, изоляция, популяционные волны, генетико-автоматические процессы, эффект основателя, миграции и др.). Для описания генетической структуры популяций используются понятия «аллелофонд» и «генофонд». Аллелофонд.

Аллелофонд популяции – это совокупность аллелей в популяции. Если рассматриваются два аллеля одного гена: А и а, то структура аллелофонда описывается уравнением: $p_A + q_a = 1$. В этом уравнении символом p_A обозначается относительная частота аллеля А, символом q_a – относительная частота аллеля а. Популяции, в которых структура аллелофонда остается относительно постоянной в течение длительного времени, называются стационарными. Если рассматриваются три аллеля одного гена: a_1 , a_2 , a_3 , то структура аллелофонда описывается уравнением: $p_{a_1} + q_{a_2} + r_{a_3} = 1$. В этом уравнении символами p , q , r обозначаются соответствующие частоты аллелей. Если рассматриваются несколько аллелей нескольких генов (а, b, c), то структура аллелофонда описывается системой уравнений: $p_1 a_1 + p_2 a_2 + p_3 a_3 + \dots + p_i a_i = 1$ $q_1 b_1 + q_2 b_2 + q_3 b_3 + \dots + q_i b_i = 1$ $r_1 c_1 + r_2 c_2 + r_3 c_3 + \dots + r_i c_i = 1$ В этих уравнениях символами p_i , q_i , r_i обозначены относительные частоты аллелей разных генов. Однако в простейших случаях рассматриваются только моногенные диаллельные системы, например: А–а. В популяции с общей численностью особей N и известной численностью особей с генотипами АА, Аа, аа относительные частоты аллелей рассчитываются по формулам: $p(A) = \frac{2 \cdot N(АА) + N(Аа)}{2N}$

$N(Aa) / 2 \sum N$ общ. $q(a) = (2 \sum N(aa) + N(Aa)) / 2 \sum N$ общ. или $q(a) = 1 - p(A)$ Генофонд. Термин генофонд употребляется в разных значениях. Основоположник учения о генофонде и геногеографии Александр Сергеевич Серебровский называл генофондом «совокупность всех генов данного вида...», чтобы подчеркнуть мысль о том, что в лице генофонда мы имеем такие же национальные богатства, как и в лице наших запасов угля, скрытых в наших недрах» (1928). Однако это выражение в настоящее время используется для определения генетического потенциала, а генофондом называют совокупность всех генотипов в популяции.

При изучении природных популяций часто приходится сталкиваться с полным доминированием: фенотипы гомозигот AA и гетерозигот Aa неразличимы. Кроме того, в природе широко распространено полигенное определение признаков, причем типы взаимодействия неаллельных генов (комплементарность, эпистаз, полимерия) не всегда известны. Поэтому на практике часто изучают не генофонд, а фенофонд популяций, то есть соотношение фенотипов.

В настоящее время развивается раздел генетики популяций, который называется фенетика популяций.

СИНТЕТИЧЕСКИЙ ПОДХОД Популяция как эколого-генетическое единство Наиболее полным и всеобъемлющим определением популяции является следующее: Популяция – минимальная самовоспроизводящаяся группировка особей одного вида, более или менее изолированная от других подобных группировок, населяющая определенный ареал в течение длительного ряда поколений, образующая собственную генетическую систему и формирующая собственную экологическую нишу. К этому определению обычно добавляют ряд уточнений: Популяция есть форма существования вида. Популяция есть элементарная единица эволюции. Популяция есть единица биомониторинга. Популяция есть единица управления, то есть единица эксплуатации, охраны и подавления. В некоторых случаях удобно использовать понятие «формы популяционного ранга».

Формой популяционного ранга (ФПР), или группой популяционного ранга (ГПР) называют группу особей, несколько меньшую или несколько большую, чем собственно популяция. К ФПР (ГПР), меньшим, чем «настоящие» популяции, относятся внутрипопуляционные и внепопуляционные группировки особей одного вида, которые хотя бы частично способны к самовоспроизведению. В то же время, эти группировки недостаточно изолированы от других подобных группировок, не образуют устойчивые генетические системы и не формируют собственные экологические ниши. К ФПР, большим, чем «настоящие» популяции, относят популяционные системы, состоящие из нескольких популяций, связанных между собой в пространственно-генетическом и/или историческом (микроэволюционном) отношении.

Для обозначения внутрипопуляционных группировок используют различные термины: панмиктические единицы, соседства, демы и другие. Отдельно выделяют псевдопопуляции – внутривидовые группировки, неустойчивые во времени и, как правило, не оставляющие после себя потомства.

Группировки популяционного ранга, внутрипопуляционные группировки и псевдопопуляции могут быть частью истинных популяций, или на их основе формируются в дальнейшем истинные популяции.

Примеры таких группировок: поле пшеницы, березовая роща, колония грызунов, муравейник, население административного района (например, вороны Брянской области).
2. Закон Харди–Вайнберга – основной закон популяционной генетики

Структура генофонда в панмиктической стационарной популяции описывается основным законом популяционной генетики – законом Харди-Вайнберга, который гласит, что в идеальной популяции существует постоянное соотношение относительных частот аллелей и генотипов, которое описывается уравнением: $(pA + qa)^2 = p^2 AA + 2 \cdot p \cdot q Aa + q^2 aa = 1$ Если известны относительные частоты аллелей p и q и общая численность

популяции $N_{\text{общ}}$, то можно рассчитать ожидаемую, или расчетную абсолютную частоту (то есть численность особей) каждого генотипа. Для этого каждый член уравнения нужно умножить на $N_{\text{общ}}$: $p^2 AA \cdot N_{\text{общ}} + 2 \cdot p \cdot q Aa \cdot N_{\text{общ}} + q^2 aa \cdot N_{\text{общ}} = N_{\text{общ}}$ В данном уравнении: $p^2 AA \cdot N_{\text{общ}}$ – ожидаемая абсолютная частота (численность) доминантных гомозигот AA $2 \cdot p \cdot q Aa \cdot N_{\text{общ}}$ – ожидаемая абсолютная частота (численность) гетерозигот Aa $q^2 aa \cdot N_{\text{общ}}$ – ожидаемая абсолютная частота (численность) рецессивных гомозигот aa Действие закона Харди-Вайнберга при неполном доминировании Рассмотрим действие закона Харди-Вайнберга при неполном доминировании на примере наследования окраски шерсти у лис. Известно, что основное влияние на окраску шерсти у лисиц оказывает ген A , который существует в виде двух основных аллелей: A и a . Каждому возможному генотипу соответствует определенный фенотип: AA – рыжие, Aa – сиводушки, aa – черно-бурые (или серебристые) На заготовительных пунктах пушнины в течение многих лет (в России с XVIII века) ведется учет сданных шкур. Откроем книгу учета сданных шкур лис на одном из заготовительных пунктов Северо-Востока России и выберем произвольно 100 идущих подряд записей.

Подсчитаем число шкур с различной окраской. Предположим, что получены следующие результаты: рыжие (AA) – 81 шкурка, сиводушки (Aa) – 18 шкур, черно-бурые (aa) – 1 шкурка. Подсчитаем число (абсолютную частоту) доминантных аллелей A , учитывая, что каждая лиса – диплоидный организм. Рыжие лисы несут по 2 аллеля A , их 81 особь, всего $2A \times 81 = 162A$. Сиводушки несут по 1 аллелю A , их 18 особей, всего $1A \times 18 = 18A$. Общая сумма доминантных аллелей $N_A = 162 + 18 = 180$. Аналогичным образом подсчитаем число рецессивных аллелей a : у черно-бурых лис $2a \times 1 = 2a$, у сиводушек $1a \times 18 = 18a$, общая сумма рецессивных аллелей $N_a = 2 + 18 = 20$. Общее число всех аллелей гена $A = N_A + N_a = 180 + 20 = 200$. Мы проанализировали 100 особей, у каждой по 2 аллеля, общая сумма аллелей равна $2 \times 100 = 200$. Число аллелей, подсчитанных по каждому гено/фенотипу, и число аллелей, подсчитанных по общему количеству особей, в любом случае равно 200, значит, расчеты проведены правильно. Найдем относительную частоту (или долю) аллеля A по отношению к общему количеству аллелей: $p_A = N_A : (N_A + N_a) = 180 : 200 = 0,9$ Аналогично найдем относительную частоту (или долю) аллеля a : $q_a = N_a : (N_A + N_a) = 20 : 200 = 0,1$ Сумма относительных частот аллелей в популяции описывается соотношением: $p_A + q_a = 0,9 + 0,1 = 1$ Приведенное уравнение является количественным описанием аллелофонда данной популяции, отражает его структуру. Поскольку в книге учета особи представлены случайным образом, и выборка в 100 особей достаточно большая, то полученные результаты можно обобщить (экстраполировать) на всю популяцию. Рассмотрим изменение структуры аллелофонда (то есть частот всех аллелей) и генофонда (то есть частот всех генотипов) данной популяции при чередовании поколений. Все самцы и самки дают аллели A и a в соотношении $0,9A : 0,1a$.

В этом отличие генетики популяций от классической генетики. При рассмотрении законов Менделя изначально задавалось соотношение $1A : 1a$, поскольку родители всегда были гомозиготны: AA и aa . Для нахождения относительных частот генотипов составим решетку Пеннета. При этом учтем, что вероятность встречи аллелей в зиготе равна произведению вероятностей нахождения каждого аллеля. Гаметы самок Гаметы самцов A $p_A = 0,9$ a $q_a = 0,1$ A $p_A = 0,9$ AA $p^2 AA = 0,81$ рыжие Aa $pq Aa = 0,09$ сиводушки a $q_a = 0,1$ Aa $pq Aa = 0,09$ сиводушки aa $q^2 aa = 0,01$ черно-бурые Найдем итоговые относительные и абсолютные частоты генотипов и фенотипов: Генотипы (фенотипы) Сумма $p^2 AA$ рыжие $2 pq Aa$ сиводушки $q^2 aa$ черно-бурые Относительные частоты $0,81$ $0,18$ $0,01$ $1,00$ Абсолютные частоты (в пересчете на 100 особей) 81 18 1 100 Сравнивая полученный результат с первоначальным состоянием популяции, видим, что структура аллелофонда и генофонда не изменились.

Таким образом, в рассмотренной популяции лис закон Харди-Вайнберга выполняется с идеальной точностью. Действие закона Харди-Вайнберга при полном доминировании

Рассмотрим действие закона Харди-Вайнберга при полном доминировании на примере наследования окраски шерсти у кошек. Известно, что черная окраска шерсти у кошек определяется генотипом aa . При этом черная окраска может быть или сплошной, или частичной. Генотипы AA и Aa обуславливают все остальное разнообразие типов окраски, но черный цвет при этом полностью отсутствует. Предположим, что в одной из городских популяций кошек на о. Сахалин из 100 просмотренных животных полную или частичную черную окраску имели 36 животных. Прямой расчет структуры аллелофонда популяции в этом случае невозможен из-за полного доминирования: гомозиготы AA и гетерозиготы Aa фенотипически неразличимы. Согласно уравнению Харди-Вайнберга частота черных кошек составляет $q^2 aa$.

Тогда можно рассчитать частоты аллелей: $q^2 aa = 36/100 = 0,36$; $qa = 0,36 - 1/2 = 0,6$; $pA = 1 - 0,6 = 0,4$ Таким образом, структура аллелофонда данной популяции описывается соотношением: $pA + qa = 0,4 + 0,6 = 1$. Частота рецессивного аллеля оказалась выше, чем частота доминантного. Рассчитаем частоты генотипов: $p^2 AA = 0,4^2 = 0,16$; $2pq Aa = 2 \cdot 0,4 \cdot 0,6 = 0,48$; $q^2 aa = 0,6^2 = 0,36$ Однако проверить правильность расчетов в данном случае невозможно, поскольку неизвестны фактические частоты доминантных гомозигот и гетерозигот. 3. Выполнение закона Харди-Вайнберга в природных популяциях. Практическое значение закона Харди-Вайнберга В ряде случаев (например, в случае полного доминирования) при описании структуры генофонда природных популяций приходится допустить, что они обладают чертами идеальных популяций. Сравнительная характеристика идеальных и природных популяций

Идеальная популяция Природные популяции

1. Численность популяции бесконечно большая, и случайная элиминация (гибель) части особей не влияет на структуру популяции 1

. Популяция состоит из конечного числа особей

2. Отсутствует половая дифференцировка, женские и мужские гаметы равноценны (например, при гомоталличной изогамии у водорослей)

2. Существуют различные типы половой дифференцировки, различные способы воспроизведения и различные системы скрещивания 3. Наличие панмиксии – свободного скрещивания; существование гаметного резервуара; равновероятность встречи гамет и образования зигот независимо от генотипа и возраста родителей 3. Существует избирательность при образовании брачных пар, при встрече гамет и образования зигот 4. В популяции отсутствуют мутации

4. Мутации происходят всегда 5. В популяции отсутствует естественный отбор 5. Всегда существует дифференциальное воспроизведение генотипов, включающее дифференциальное выживание и дифференциальный успех в размножении 6. Популяция изолирована от других популяций этого вида 6. Существуют миграции – поток генов В большинстве изученных популяциях отклонения от перечисленных условий обычно не влияют на выполнение закона Харди-Вайнберга.

Это означает, что: – численность природных популяций достаточно большая; – женские и мужские гаметы равноценны; самцы и самки в равной степени передают свои аллели потомкам); – большинство генов не влияет на образование брачных пар; – мутации происходят достаточно редко; – естественный отбор не оказывает заметного влияния на частоту большинства аллелей; – популяции в достаточной степени изолированы друг от друга. Если же закон Харди-Вайнберга не выполняется, то по отклонениям от расчетных величин можно установить эффект ограниченной численности, различие между самками и самцами при передаче аллелей потомкам, отсутствие свободного скрещивания, наличие мутаций, действие естественного отбора, наличие миграционных связей между популяциями.

В реальных исследованиях всегда существуют отклонения эмпирических, или фактических абсолютных частот ($N_{\text{факт}}$ или $N_{\text{ф}}$) от расчетных, или теоретических ($N_{\text{расч}}$, $N_{\text{теор}}$ или $N_{\text{т}}$). Поэтому возникает вопрос: закономерны эти отклонения или случайны, иными словами достоверны или недостоверны? Для ответа на этот вопрос нужно знать фактические частоты доминантных гомозигот и гетерозигот. Поэтому в популяционно-генетических исследованиях выявление гетерозигот играет очень важную роль. Практическое значение закона Харди–Вайнберга

1. В здравоохранении – позволяет оценить популяционный риск генетически обусловленных заболеваний, поскольку каждая популяция обладает собственным аллелофондом и, соответственно, разными частотами неблагоприятных аллелей. Зная частоты рождения детей с наследственными заболеваниями, можно рассчитать структуру аллелофонда.

В то же время, зная частоты неблагоприятных аллелей, можно предсказать риск рождения больного ребенка. Пример 1. Известно, что альбинизм – это аутосомно-рецессивное заболевание. Установлено, что в большинстве европейских популяций частота рождения детей-альбиносов составляет 1 на 20 тысяч новорожденных. Следовательно, $q_{2aa} = 1/20000 = 0,00005$; $q_a = 0,00005 - 1/2 = 0,007$; $p_A = 1 - 0,007 = 0,993 \approx 1$

Поскольку для редких заболеваний $p_A \approx 1$, то частоту гетерозиготных носителей можно рассчитать по формуле $2 \cdot q$. В данной популяции частота гетерозиготных носителей аллеля альбинизма составляет $2 \cdot q_{Aa} = 2 \cdot 0,007 = 0,014$, или примерно каждый семидесятый член популяции. Пример 2. Пусть в одной из популяций у 1% населения выявлен рецессивный аллель, который не встречается в гомозиготном состоянии (можно предположить, что в гомозиготном состоянии этот аллель летален). Тогда $2 \cdot q_{Aa} = 0,01$, следовательно, $q_a = 0,01:2 = 0,005$. Зная частоту рецессивного аллеля, можно установить частоту гибели зародышей–гомозигот: $q_{2aa} = 0,005^2 = 0,000025$ (25 на миллион, или 1 на 40 тысяч). 2. В селекции – позволяет выявить генетический потенциал исходного материала (природных популяций, а также сортов и пород народной селекции), поскольку разные сорта и породы характеризуются собственными аллелофондами, которые могут быть рассчитаны с помощью закона Харди-Вайнберга. Если в исходном материале выявлена высокая частота требуемого аллеля, то можно ожидать быстрого получения желаемого результата при отборе. Если же частота требуемого аллеля низка, то нужно или искать другой исходный материал, или вводить требуемый аллель из других популяций (сортов и пород).

3. В экологии – позволяет выявить влияние самых разнообразных факторов на популяции. Дело в том, что, оставаясь фенотипически однородной, популяция может существенно изменять свою генетическую структуру под воздействием ионизирующего излучения, электромагнитных полей и других неблагоприятных факторов.

По отклонениям фактических частот генотипов от расчетных величин можно установить эффект действия экологических факторов.

(При этом нужно строго соблюдать принцип единственного различия. Пусть изучается влияние содержания тяжелых металлов в почве на генетическую структуру популяций определенного вида растений. Тогда должны сравниваться две популяции, обитающие в крайне сходных условиях. Единственное различие в условиях обитания должно заключаться в различном содержании определенного металла в почве).

4. Биологическое разнообразие. Генетический полиморфизм популяций как основа биологического разнообразия. Проблема сохранения биоразнообразия. Под биологическим разнообразием понимается все «множество различных живых организмов, изменчивость среди них и экологических комплексов, частью которых они являются, что включает разнообразие внутри видов, между видами и экосистемами»; при этом следует различать глобальное и локальное разнообразие. Биологическое разнообразие представляет собой один из важнейших биологических ресурсов (биологическим ресурсом считается

«генетический материал, организмы или их части, либо экосистемы, используемые или потенциально полезные для человечества, включая природное равновесие внутри экосистем и между ними»).

Различают следующие типы биологического разнообразия: альфа, бета, гамма и генетическое разнообразие. Под α -разнообразием понимают видовое разнообразие, под β -разнообразием – разнообразие сообществ на определенной территории; γ -разнообразие – это интегральный показатель, включающий α - и β -разнообразие. Однако в основе перечисленных типов биоразнообразия лежит генетическое (внутривидовое, внутривидовое) разнообразие. Наличие двух и более аллелей (а, соответственно, и генотипов) в популяции называется генетическим полиморфизмом. Условно принято, что частота наиболее редкого аллеля при полиморфизме должна быть не менее 1% (0,01). Существование генетического полиморфизма – обязательное условие сохранения биоразнообразия. Представления о необходимости сохранения генетического полиморфизма в природных популяциях были сформулированы еще в 1920-ых гг. нашими выдающимися соотечественниками. Николай Иванович Вавилов создал учение об исходном материале, обосновал необходимость создания хранилищ мирового генофонда культурных растений.

Александр Сергеевич Серебровский создал само учение о генофонде. В понятие «генофонд» вкладывалось то генетическое разнообразие вида, которое сложилось в ходе его эволюции или селекции и обеспечило его адаптивные и продукционные возможности. Сергей Сергеевич Четвериков заложил основы учения и методов оценки генетической гетерогенности популяций диких видов растений и животных. Глобальные экологические проблемы обострились после Второй мировой войны. Для их решения в 1948 г. был образован Международный союз охраны природы и природных ресурсов (МСОП). Первоочередной задачей МСОП являлось составление Красных книг – списков редких и находящихся под угрозой исчезновения видов. В 1963-1966 гг. была издана первая Международная Красная книга. В 1980 г. вышло ее четвертое издание. В 1978-1984 гг. издается Красная книга СССР, а в 1985 г. – Красная книга Российской Федерации. Однако человечество осознало всю серьезность этой проблемы лишь в последней четверти XX века.

Чуть более тридцати лет назад (1972 г.) в Стокгольме состоялась первая конференция ООН по окружающей человека природной среде. На этом форуме были намечены общие принципы международного сотрудничества в области охраны природы. На основе решений Стокгольмской конференции были сформулированы современные принципы сохранения среды жизни. Первый принцип – это принцип всеобщей связи в живой природе: выпадение одного звена в сложной цепи трофических и иных связей в природе может привести к непредвиденным результатам.

Этот принцип основан на классических представлениях о существовании причинно-следственных связей между элементами надорганизменных биологических систем, причем, множество этих связей приводит к образованию различных цепей, сетей и пирамид. Отсюда вытекает принцип потенциальной полезности каждого компонента живой природы: невозможно предвидеть, какое значение для человечества будет иметь тот или иной вид в будущем. В общественном сознании утрачивает значение разграничение видов на «полезные» и «вредные», утверждается представление о том, что «вредный или сорный вид – это всего лишь организм не на своем месте». На основании принципов всеобщей связи и потенциальной полезности каждого компонента живой природы формируется концепция невмешательства в процессы, протекающие в природных экосистемах: «Мы не знаем, к чему это приведет, поэтому лучше оставить все как есть». Идеальным способом сохранить status quo считалось создание охраняемых территорий с абсолютным заповедным режимом.

Однако практика заповедного дела показала, что современные экосистемы уже утратили способность к естественному самовосстановлению, и для их сохранения

требуется активное вмешательство человека. В результате стал неизбежным переход от концепции невмешательства и консервации существующего положения к концепции устойчивого развития общества и биосферы. Концепция устойчивого развития подразумевает повышение экологического и ресурсного потенциала природных экосистем, создание устойчивых контролируемых экосистем, удовлетворение потребностей общества в природных ресурсах на основе научно обоснованного рационального, неистощительного и многоцелевого природопользования, охраны, защиты и воспроизводства всех компонентов экосистем.

Дальнейшее развитие концепции устойчивого развития неизбежно привело к принципу необходимости сохранения биологического разнообразия: только многообразная и разнообразная живая природа оказывается устойчивой и высокопродуктивной. Принцип необходимости сохранения биологического разнообразия в полной мере согласуется с основными принципами биоэтики: «каждая форма жизни уникальна и неповторима», «каждая форма жизни имеет право на существование», «что не нами создано, не должно быть нами разрушено».

При этом ценность генотипа определяется не его полезностью для человека, а его уникальностью. Таким образом, было признано, что «сохранение генофонда есть ответственность перед дальнейшей эволюцией» (Франкель, XIII Международный генетический прогресс в Беркли, 1974). Свамианатан (Индия) выделил три уровня ответственности за сохранение генофонда: профессиональный, политический и общественный. В 1980 г. Международным союзом охраны природы и природных ресурсов была разработана «Всемирная стратегия охраны природы». В материалах Всемирной стратегии отмечается, что одной из глобальных экологических проблем является проблема питания: 500 млн. человек систематически недоедают. Труднее учесть число людей, не получающих полноценного питания, сбалансированного по белкам, витаминам и микроэлементам. Всемирная стратегия сформулировала первоочередные задачи охраны природы: – поддержание главных экологических процессов в экосистемах. – Сохранение генетического разнообразия. – Долгосрочное рациональное использование видов и экосистем. В 1992 г. в Рио-де-Жанейро на конференции Организации Объединенных Наций по окружающей среде и развитию (UNCED) был принят ряд документов, подписанных представителями 179 государств: – Программа действий: Повестка дня на XXI век. – Заявление о принципах в отношении лесов. – Конвенция ООН об изменении климата. – Конвенция о биологическом разнообразии. В материалах Конвенции о биологическом разнообразии отмечается, что «...разнообразие важно для эволюции и сохранения систем жизнеобеспечения биосферы».

Для сохранения систем жизнеобеспечения биосферы необходимо сохранение всех форм биологического разнообразия: «Страны, которые присоединяются к Конвенции, должны определять компоненты биологического разнообразия, ...осуществлять контроль за видами деятельности, которые могут оказать вредное воздействие на биологическое разнообразие».

На конференции UNCED было признано, что снижение уровня биологического разнообразия является одной из основных причин прогрессирующей деградации природных экосистем. Не вызывает сомнения, что только при условии сохранения оптимального уровня разнообразия возможно создание экосистем, устойчивых к экстремальным воздействиям физико-химических факторов, вредителей и болезней. В 1995 г. в Софии на конференции министров окружающей среды европейских стран была принята Общеввропейская стратегия сохранения биологического и ландшафтного разнообразия. Перечислим принципы Общеввропейской стратегии сохранения биологического и ландшафтного разнообразия природы: – Охрана наиболее уязвимых экосистем. – Охрана и восстановление нарушенных экосистем. – Охрана территорий с наибольшим видовым разнообразием. – Сохранение эталонных природных комплексов. Прекращение роста продуктивности искусственных экосистем также связывается с

низким уровнем биоразнообразия: в настоящее время возделывается всего 150 видов культурных растений и разводится 20 видов домашних животных. При этом низкий уровень глобального разнообразия сочетается и с низким уровнем локального разнообразия, с господством монокультуры или культуурооборотов с коротким сроком ротации. Погоня за однородностью сортов растений и пород животных привела к резкому сужению генетического разнообразия. Следствием снижения разнообразия является снижение устойчивости к экстремальным физико-химическим факторам среды и, в еще большей степени, к вредителям и болезням. Многочисленными исследованиями доказано, что единственный надежный путь к повышению устойчивости и продуктивности природных экосистем – это повышение уровня их гетерогенности, поскольку в генетически неоднородных системах возникают компенсаторные взаимодействия особей с различными особенностями роста и развития, чувствительности к динамике факторов среды, болезням, вредителям.

Именно гетерогенные насаждения обеспечивают возможность непрерывного и неистощительного природопользования.

Следовательно, назрела необходимость более широкого использования видового и внутривидового (генетического) потенциала возможно большего числа видов, пригодных для культивирования в контролируемых условиях. Все разнообразие материала, подлежащего сохранению, включает следующие категории организмов: сорта и породы, возделываемые и разводимые в настоящее время; сорта и породы, вышедшие из производства, но представляющие большую генетическую и селекционную ценность по отдельным параметрам; местные сорта и аборигенные породы; дикие сородичи культурных растений и домашних животных; дикие виды растений животных, перспективные для введения в культуру и доместикации; экспериментально созданные генетические линии. Естественно, что для решения комплекса задач, связанных с проблемами биологического разнообразия, требуется вначале выработать критерии для оценки биоразнообразия, выявить и оценить уровень разнообразия в конкретных экосистемах (природно-территориальных комплексах), разработать рекомендации по сохранению и приумножению выявленного разнообразия, апробировать и внедрить эти рекомендации в агропромышленное производство.

2. МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ПО ВЫПОЛНЕНИЮ ЛАБОРАТОРНЫХ РАБОТ

2.1 Лабораторная работа № 1 (2 часа)

Тема: Строение и свойства растительной клетки и ее роль в передаче наследственных свойств

2.1.1 Цель работы:

Изучить структурные особенности растительной клетки, связанные с функциональной специализацией.

2.1.2 Задачи работы:

1. Проследить исторические этапы развития и учения о клетке.
2. Дать общее понятие о кариотипе и строении хромосом.
3. Выявить сущность и значение бесполого и полового размножения.

2.1.3. Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:

Калькулятор. Учебные слайды. Раздаточный материал.

2.1.4. Описание (ход) работы

Задание № 1. Заполнить таблицу 1 используя материалы учебника[4].

Таблица 1 - Исторические этапы развития учения о клетке и ее свойствах

Фамилия ученого	Научные достижения	Время события
-----------------	--------------------	---------------

Роберт Гук		1667(65)г.
Марчелло Мальгипий и Неемия Грю		1671г.
Теодор Шванн		
	Открытие клеточного деления	1858г.
Сергей Гаврилович Навашин		1898г.
Камилло Гольджи		1898г
Рихард Альтман		1897г
	Описание пластид клетки.	1676г.

Задание № 2. Заполнить таблицу используя данные учебника электронные ресурсы интернет.

Таблица 2 -Роль органоидов в наследовании

Органоид клетки	Особенности внутреннего строения	Тип строения мембраны	Основная роль в наследовании и передаче информации
Ядро			
Пластиды			
Митохондрии			

Задание 3. Обозначить органоид растительной клетки, соответствующий каждой цифре на рисунке 1.

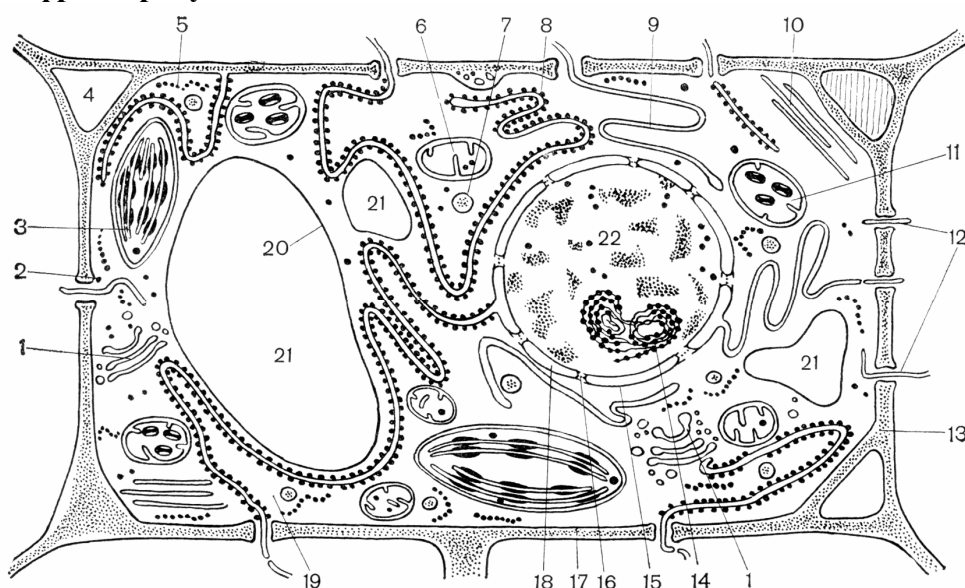


Рисунок 1 Современная (обобщённая) схема строения растительной

клетки, составленная по данным электронно-микроскопического исследования разных растительных клеток (http://molbiol.ru/w/images/d/db/Zr1_028.png)

1.	7.	13.	19.
2.	8.	14.	20.
3.	9.	15.	21.
4.	10.	16.	
5.	11.	17.	
6.	12.	18.	

Задание 4. Рассмотреть строение хромосомы и подписать части метафазной хромосомы и типы хромосом обозначенные цифрами.

Хромосома (от древнегреческого χρῶμα — цвет и σῶμα — тело) - постоянный компонент ядра, отличающийся особой структурой, индивидуальностью, функцией и способностью к самовоспроизведению, что обеспечивает их преемственность, а тем самым и передачу наследственной информации от одного поколения растительных и животных организмов к другому.

Размеры хромосом у разных организмов варьируют в широких пределах. Длина хромосом может колебаться от 0,2 до 50 мкм.

Число хромосом у различных объектов также значительно колеблется, но характерно для каждого вида животных или растений. (Пример: папоротник уховник 500, тутовое дерево 308, ель сибирская 24)

Совокупность числа, величины и морфологии хромосом называется кариотипом данного вида[5].

Хромосомы животных и растений представляют собой палочковидные структуры разной длины с постоянной толщиной, у большей части хромосом имеется зона первичной перетяжки, которая делит хромосому на два плеча.

В области первичной перетяжки находится центромера (цент и греч. méros — часть), где расположен кинетохор (от греч. kinetós движущийся и choros место), это как бы механический центр хромосомы, к которому прикрепляются нити веретена деления клетки. Некоторые хромосомы имеют вторичную перетяжку - это морфологический признак, позволяющий идентифицировать отдельные хромосомы в наборе. От первичной перетяжки отличаются отсутствием заметного угла между сегментами хромосомы. Вторичные перетяжки бывают короткими и длинными и локализуются в разных точках по длине хромосомы.

В конце интерфазы каждая хромосома состоит из двух сестринских хроматид. Каждая из них, в свою очередь, состоит из двух половинок – полухроматид или хромонем. Хромонемы содержат уплотненные участки – хромеры, которые в световом микроскопе имеют вид темноокрашенных гранул. Их число, положение и величина в обеих хроматидах одинаковы и для каждой хромосомы относительно постоянны.

Когда говорят о морфологии хромосом, то принимают во внимание следующие признаки: длину плеч, положение центромеры, наличие вторичной перетяжки или спутника. Спутники разных хромосом отличаются по форме, величине и длине нити, соединяющей их с основным телом.

Метафазная хромосома (хромосомы изучаются в метафазу митоза) состоит из двух хроматид. Концы хромосом называются теломерами. Теломеры (от др.-греч. télos — конец и méros — часть) — концевые участки хромосом. Теломерные участки хромосом характеризуются отсутствием способности к соединению с другими хромосомами или их фрагментами и выполняют защитную функцию. Термин «теломера» предложил Гурман Мёллер в 1932 г

В зависимости от положения центромеры выделяют хромосомы:

- а) метацентрические (равноплечие);
- б) субметацентрические (умеренно неравноплечие);

в) акроцентрические (резко неравноплечие) хромосомы.

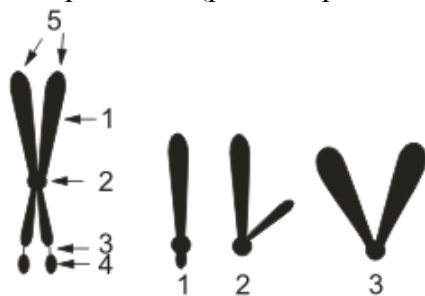


Рисунок 2 Типы хромосом (1-3); строение метафазной хромосомы(1-5).

Типы хромосом

- 1 _____
- 2 _____
- 3 _____

Строение метафазной хромосомы

- 1 _____
- 2 _____
- 3 _____
- 4 _____
- 5 _____

Задание 5. Рассмотрите схему митоза, подпишите каждый из циклов.

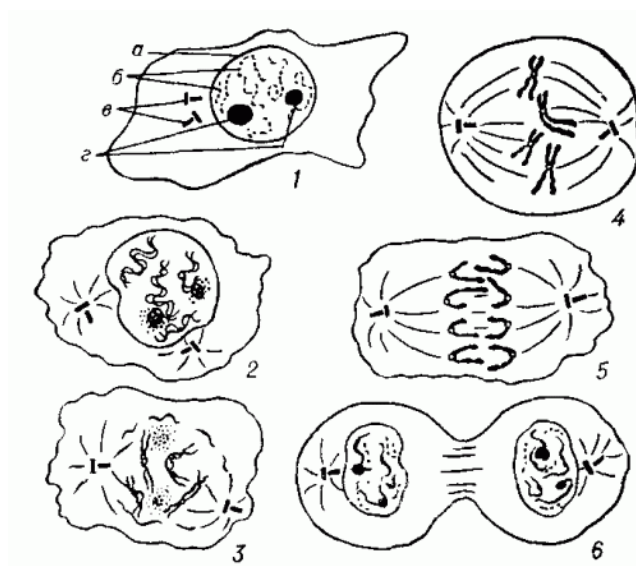


Рисунок 3 - Митоз

(Источник: «Биологический энциклопедический словарь.» Гл. ред. М. С. Гиляров;
Редкол.: А. А. Бабаев, Г. Г. Винберг, Г. А. Заварзин и др. — 2-е изд., исправл. — М.: Сов.
Энциклопедия, 1986)

- 1 _____
- а _____
- в _____
- г _____
- 2 _____
- 3 _____

4

5

6

Задание 6. Рассмотрите и проанализируйте все последовательные стадии мейоза. Используя материалы учебника[1] подпишите и дайте характеристику всем последовательным стадиям мейоза.

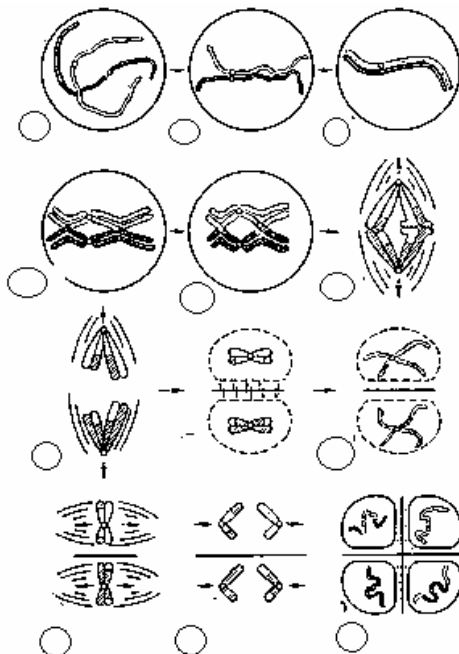


Рисунок 4 Изображение схемы мейоза растительной клетки (<http://dic.academic.ru>)

Схема мейоза:

Лептотена _____

Зиготена _____

Пахитена _____

Диплотена _____

Диакинез _____

Метафаза I _____

Анафаза I _____

Телофаза I _____

Интеркинез _____

Метафаза II _____

Анафаза II _____

Телофаза II _____

Одна из двух гомологичных хромосом заштрихована, другая — белая. Обмен белыми и заштрихованными участками хромосом — результат кроссинговера (англ. crossingover перекрест), взаимный обмен участками парных хромосом. _Маленькие белые кружки — центромеры, большой круг — контур ядра. В метафазе и анафазе обоих делений ядерная мембрана исчезает.

В телофазе возникает снова.

В метафазе и анафазе обоих делений стрелками показано направление растягивания и движения хромосом с помощью нитей веретена.

Дайте ответы на вопросы.

В чем заключается сущность бесполого и полового размножения растений?

Эволюционное значение мейоза.

Механизм кроссинговера и конъюгации.

Задание 7. Дополните пропущенные графы в таблице 3 используя лекционный материал, материалы учебника[4].

Таблица 3- Сравнительная характеристика митоза и мейоза

Сравнение	Митоз	Мейоз
	1.Имеют одинаковые	
Сходства	2.Перед митозом и мейозом	
Различия	1. Одно деление.	1.....
	2. В метафазе все удвоенные хромосомы выстраиваются по экватору раздельно.	2.....
	3.	3. Есть конъюгация
	4. Удвоение молекул ДНК происходит в интерфазе, разделяющий два деления.	4. Между первым и вторым делением нет
	5. Образуются две диплоидные клетки (соматические клетки).	5.
	6.Происходит в соматических клетках	6.
	7.Лежит в основе размножения	7.Лежит в основе размножения

2.2 Лабораторная работа № 2 (2 часа)

Тема: Генетический код, свойства и структура гена

2.2.1 Цель работы: Изучить свойства генетического кода.

2.2.2 Задачи работы:

- 1.Проследить исторические этапы развития и учения гене.
2. Дать общее понятие о структуре гена.

2.2.3. Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:

- 1.Калькуляторы
2. Мультимедийные слайды,
- 3.Раздаточный материал - карточки с заданиями.

2.2.4. Описание (ход) работы

Задание 1. Решите задачи используя таблицу генетического кода.

Задача 1. Фрагмент и-РНК имеет следующее строение: ГАУГАГУАЦУУЦААА. Определите антикодоны т-РНК и последовательность аминокислот, закодированную в этом фрагменте.

Также напишите фрагмент молекулы ДНК, на котором была синтезирована эта и-РНК.

Задача 2: Задача: фрагмент ДНК имеет следующую последовательность нуклеотидов ТТАГЦЦГАТЦЦГ.

Установите нуклеотидную последовательность т-РНК, которая синтезируется на данном фрагменте, и аминокислоту, которую будет переносить эта т-РНК, если третий триплет соответствует антикодону т-РНК.

Ген (от греч. *genos* — род, происхождение) — участок молекулы геномной нуклеиновой кислоты, характеризующийся специфической для него последовательностью нуклеотидов, представляющий единицу функции, отличной от функций других генов, и способный изменяться путем мутирования

Термин ген предложен Вильгельм Людвиг Иогансен в 1909 году, однако проникновение в его сущность связано с именем Грегора Менделя, который еще в 1860-х гг. ввел термин «наследственный фактор» и на основе точных экспериментов сделал гениальные обобщения относительно свойств и поведения наследственных факторов при передаче информации от родителей потомкам, которые в последующем легли в основу теории гена.

Это следующие фундаментальные свойства наследственных факторов – генов:

1) Наличие альтернативных наследственных факторов для развития каждого конкретного признака организма (в современном представлении доминантный и рецессивный аллели гена).

2) Парность наследственных факторов, определяющих развитие признака (у диплоидного организма). Существенный вывод: наследуются не признаки, а от родителей к потомкам передаются вместе с гаметами гены. Из этих двух положений был развит принцип аллелизма.

3) Относительное постоянство гена.

Классификация генов

Накопленные знания о структуре, функциях, характере взаимодействия, экспрессии, мутабельности и других свойствах генов породили несколько вариантов классификации генов.

По месту локализации генов в структурах клетки различают расположенные в хромосомах ядра ядерные гены и цитоплазматические гены, локализация которых связана с хлоропластами и митохондриями.

По функциональному значению различают структурные гены, характеризующиеся уникальными последовательностями нуклеотидов, кодирующих свои белковые продукты, которые можно идентифицировать с помощью мутаций, нарушающих функцию белка, и регуляторные гены — последовательности нуклеотидов, не кодирующие специфические белки, а осуществляющие регуляцию действия гена (ингибирование, повышение активности и др.).

По влиянию на физиологические процессы в клетке различают летальные, условно летальные, супервитаальные гены, гены-мутаторы, гены-антимутаторы и др.

Следует отметить, что любые биохимические и биологические процессы в организме находятся под генным контролем.

Так, деление клеток (митоз, мейоз) контролируется несколькими десятками генов; группы генов осуществляют контроль восстановления генетических повреждений ДНК (репарация).

Онкогены и гены — супрессоры опухолей участвуют в процессах нормального деления клеток? (от греч. *onkos* — нарост, опухоль и ген), гены, обуславливающие превращение нормальных клеток эукариот в злокачественные. Индивидуальное развитие организма (онтогенез) контролируется многими сотнями генов.

Согласно схеме Сеймона Бензера, генетический материал разделяется на цистроны — единицы функции, мутоны — единицы мутации и реконы — единицы рекомбинации.

Все эти единицы характеризуются разным количеством пар нуклеотидов. Бензер высказал верное предположение, что все 3 единицы не что иное, как разные по протяжённости участки молекул нуклеиновых кислот.

Гены делятся на две категории:

структурные, кодирующие строение определенных белков (именно они определяют строение рибосомальных РНК);

функциональные (акцепторные), служащие местами специфического присоединения белков-репрессоров и белков-активаторов.

К акцепторным генам относятся: ген-оператор, ген-промотор, ген-терминатор.

Ген-оператор координирует проявление соседних генов, составляющих оперон.

Оперон — это функциональная генетическая единица размером, средним между размерами гена и хромосомы, располагается линейно и контролирует обычно родственные биохимические функции.

Ген-промотор — это стартовые точки на ДНК, которым присоединяются РНК-полимеразы с тем, чтобы начать транскрипцию

Ген-терминатор — ген, прекращающий определённые действия других генов.

Задание 2. Используя материалы учебника[4], дать описание свойств гена.

дискретность — _____

стабильность — _____

лабильность — _____

множественный аллелизм — _____

аллельность — _____

специфичность — _____

плейотропия — _____

экспрессивность — _____

пенетрантность — _____

амплификация — _____

2.3 Лабораторная работа № 3 (2 часа)

Тема: Генно - модифицированные растения, генетическая инженерия

2.3.1 Цель работы:

Дать общее понятие о генно-модифицированных растениях.

2.3.2 Задачи работы:

1.Познакомится генно-модифицированными растениями.

2.Выявить причины модификаций у растений.

3.Дать общее представление о методах создания ГМО.

2.3.3. Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:

1.Калькулятор.

2.Учебные слайды.

3.Раздаточный материал-карточки.

2.3.4. Описание (ход) работы

Генетическая инженерия

Прочитать теоретическую часть.Под генной инженерией обычно понимают искусственный перенос нужных генов от одного вида живых организмов (бактерий, животных, растений) в другой вид, часто очень далекий по своему происхождению. Термин генетическая инженерия появился на рубеже 70-х годов XX - века. Тогда был выделен чистый ген кишечной палочки и химическим путем был синтезирован ген аланиновой тРНК дрожжей.

Генетическая инженерия состоит из двух разделов: генной и геномной инженерий.

Генная инженерия решает задачи введения в геном клетки одного или нескольких чужеродных генов либо создания в геноме новых типов регуляторных связей, в этом случае материнский организм не меняется, а в потомстве появляются новые признаки.

Растения и животные, геном которых изменен в результате таких генно-инженерных операций, получили название трансгенных растений или животные

Геномная инженерия осуществляет более глубокое вмешательство в геном, вплоть до создания нового организма. Особые успехи связаны с векторной трансформацией, в

основе которой лежит использование векторных молекул, или векторов, в качестве которых применяли плазмиды. Чтобы осуществить перенос генов (или трансгенез от лат. trans — через, пере- и ...генез), необходимо выполнить следующие сложные операции:

- выделение из клеток бактерий, животных или растений тех генов, которые намечены для переноса. Иногда эту операцию заменяют искусственным синтезом нужных генов, если таковой оказывается возможным;

- создание специальных генетических конструкций (векторов), в составе которых намеченные гены будут внедряться в геном другого вида. Такие конструкции кроме самого гена должны содержать все необходимое для управления его работой (промоторы, терминаторы) и гены-«репортеры», которые будут сообщать, что перенос успешно осуществлен;

- внедрение генетических векторов сначала в клетку, а затем в геном другого вида и выращивание измененных клеток в целые организмы (регенерация).

На первом этапе из клеток выделяют и-РНК. Затем на ней, как на матрице, синтезируют нить комплиментарной ей ДНК (к-ДНК). Благодаря этому получается гибридная ДНК-РНК-молекула. После удаления РНК из этой молекулы на оставшейся одноцепочечной ДНК осуществляют синтез второй нити. В результате возникает полноценная молекула ДНК.

Векторы – это молекулы ДНК, способные переносить включенные в них гены в клетку.

Там уже молекулы реплицируются автономно или после интеграции с геномом.

Плазмиды - это кольцевые двухцепочечные молекулы ДНК, состоящие из нескольких тысяч пар нуклеотидов, несущие важные для бактерии гены.

Простота устройства плазмид и легкость, с которой они входят и выходят из бактерий, используются генными инженерами для введения в клетки бактерий генов высших организмов. В 1974 году был открыт фермент рестриктаза швейцарским ученым Вернером Арбером.

Рестриктазы узнают последовательности нуклеотидов - сайты и вносят разрывы в цепях ДНК на равных расстояниях, в результате на концах каждого фрагмента образуются хвосты, называемые липкими концами. Весь процесс клонирования состоит из последовательных стадий.

1. Рестрикция (от лат. restrictio – ограничение) – разрезание ДНК рестриктазой на множество различных фрагментов, но с одинаковыми липкими концами. Такие же липкие концы получают при разрезании плазмидной ДНК той же рестриктазой.
2. Лигирование (от лат. ligare «связывать») – включение фрагментов ДНК в плазмиды благодаря сшиванию липких концов ферментом лигазой.
3. Трансформация (от лат. transformatio преобразование, превращение) – введение рекомбинантных плазмид в бактериальные клетки, обработанные таким образом, чтобы они на короткое время стали проницаемы для макромолекул. Затем бактерии высевают на питательную среду, и каждая из трансформированных бактерий размножается и образует колонию из многих тысяч потомков – клон.
4. Скрининг (англ. screening -screen просеивать, сортировать) - отбор среди трансформированных бактерий тех, которые содержат плазмиды несущие нужный ген. Затем проводят молекулярную гибридизацию и фильтрацию.

В настоящее время выделены и проклонированы несколько десятков генов контролирующие запасные белки сои, ячменя, кукурузы, а также гены контролирующие активность ферментов. Организмы, в которых чужеродные гены обнаруживаются во всех клетках, включая, половые, называются трансгенными.

Они обладают свойством передавать новые признаки своему потомству. В 80-х годах в Воронеже были начаты первые опыты по генетической инженерии лесных древесных растений.

Одним из продуктивных направлений генетической инженерии применительно к растениям стала клеточная инженерия растений. Она заключается в способности клеток

делится и дифференцируется даже во взрослом состоянии, при культивировании в среде содержащей питательные вещества и гормоны роста.

Клетки делятся, образуя однородную массу – каллус (от лат. callus толстая кожа, мозоль), а уже внутри каллуса формируются побеги, затем корни. Таким способом, минуя половой процесс создаются соматические гибриды.

Кафедра биологических и экологических исследований факультета энергетики университета Пердью (США) выступила с предложением вернуться к древесине как основному источнику энергии, сообщает Physorg.com.

Для этого ученые планируют создать методами генной инженерии специальные тополя с высокой скоростью роста. Ожидается, что растения будут достигать высоты 27-28 метров за шесть лет.

Тополь – неприхотливый вид, не требующий внесения удобрений или специальной обработки почвы.

Масштабы работ по генетической инженерии к настоящему времени приобрели такой размах, что это вызывает обеспокоенность экологических и политических организаций в отношении возможных негативных последствий со стороны не только трансгенных растений, но и других организмов, полученным генным путем.

До сих пор не ясно их воздействие на окружающую природу и собственно на потребителей.

Хромосомная инженерия.

В настоящий момент хромосомная инженерия связывается, прежде всего, с возможностями замещения (замены) отдельных хромосом у растений или добавления новых.

Известно, что в клетках каждого диплоидного организма имеются пары гомологичных хромосом. Такой организм называют дисомиком. Если в какой-либо паре хромосом остается одна гомологичная хромосома, то получается моносомик.

При добавлении третьей гомологичной хромосомы возникает трисомик, а при отсутствии в геноме одной пары гомологичных хромосом возникает нуллисомик.

Такие манипуляции с хромосомами дают возможность заменять одну или обе гомологичные хромосомы, допустим, одного сорта пшеницы на ту же пару хромосом, но из другого сорта. Что это дает селекционеру? Тем самым он может один признак, который ему кажется слабым у данного сорта, заменить на этот же, но более сильный признак из другого сорта. Таким образом, он приближается к созданию «идеального» сорта, у которого все полезные признаки будут выражены в максимальной степени.

Эту же цель преследует и методика замены отдельных хромосом одного вида на хромосомы другого вида, близкого по своему происхождению.

В литературе принято вместо слов «замена хромосом» употреблять «замещение хромосом». Поэтому полученные таким путем формы называются замещенными линиями. Другой методический прием состоит во введении (внедрении) в геном определенного вида или сорта какой-либо дополнительной пары хромосом другого вида растений, которые определяют развитие признака, отсутствующего у первого вида. Если такое введение пары дополнительных хромосом удастся осуществить, то полученные формы называют дополненными линиями.

Нерешенные проблемы генной инженерии.

Одной из самых значительных трудностей генной инженерии является введение в геном больших генов или нескольких функциональных генов. Это связано с емкостью векторов для трансформации.

Гены, в особенности эукариотические значительны по размеру (5-15 т.н.п.), но они все чаще используются для трансформации растений. Но кроме выбранного гена векторные конструкции должны содержать в себе селективные гены. В некоторых случаях для укорачивания конструкции используют кДНК последовательности.

Однако кДНК комплексы не всегда приемлемы из-за специфики сплайсинга.

Лимитирующим фактором для трансформации растений может быть и то, что необходимый признак кодируется несколькими генами, и получение трансгенных растений обладающих такими признаками пока технически не выполнимо. Отдельно стоит проблема, возникающая при экспрессии чужеродного гена.

Чаще всего инактивация трансгена происходит из-за метилирования регуляторных последовательностей, либо возможна репрессия в результате взаимодействия с промотором каких-то белков.

Активировать такой выключенный трансген не представляется возможным. Спрогнозировать данную ситуацию трудно, так как она зависит от ряда факторов, в том числе и от последовательности самого белка и конкретном месте интеграции его в геном растения .

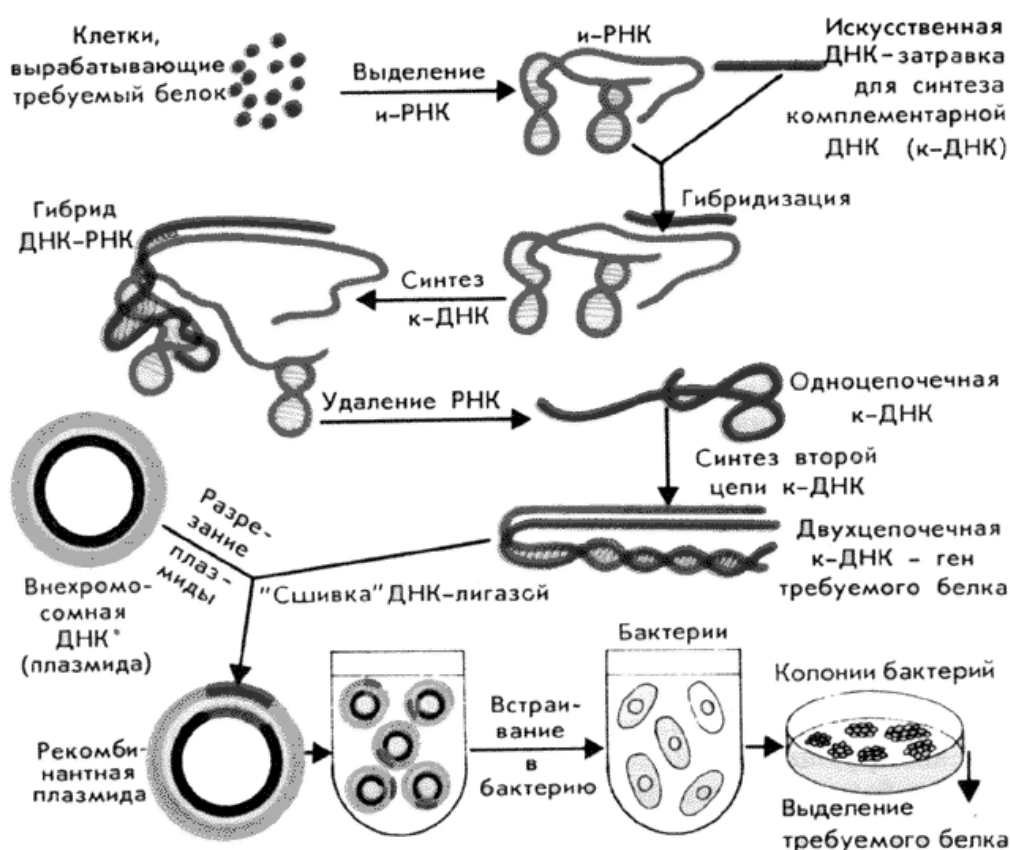


Рисунок 8 Схема получения гена, кодирующего нужный в производстве белок (<http://www.referat.ru>) Рассмотреть рисунок.

Задание. Дайте ответ на вопрос.

1. На чем основана клеточная инженерия растений, и каковы ее возможности? _____

2. Каково значение генной инженерии для лесной генетики? _____

2.4 Лабораторная работа № 4 (2 часа)

Тема: Мутации, мутационная теория Гуго – де - Фриза

2.4.1 Цель работы:

Дать общее понятие о мутациях, биологической и хозяйственной полезности мутаций. Познакомится с классификацией мутаций

2.4.2 Задачи работы:

- 1.Выявить причины возникновения различного рода мутаций у растений. Дать общее представление о методах изучения мутаций.
2. Дать общее понятие о полиплоидах, биологической и хозяйственной полезности полиплоидов.
- 3.Познакомится с классификацией полиплоидов. Выявить причины возникновения различного рода полиплоидии.
- 4.Дать общее представление генетической инженерии о методах получения трансгенных организмов.

2.4.3. Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:

- 1.Калькулятор.
2. Комплект мультимедийных слайдов.

2.4.4. Описание (ход) работы

Классификация мутаций

Прочитать теоретическую часть.

Мутации (от лат. mutatio — изменение, перемена), внезапно возникающие естественные (спонтанные) или вызываемые искусственно (индуцированные) стойкие изменения наследственных структур живой материи, ответственных за хранение и передачу генетической информации.

Способность давать мутации — мутировать — универсальное свойство всех форм жизни от вирусов и микроорганизмов до высших растений, животных и человека; оно лежит в основе наследственной изменчивости в живой природе.

Мутации, возникающие в половых клетках или спорах, передаются по наследству. Мутации, возникающие в клетках, не участвующих в половом размножении, приводят к генетическому мозаицизму: часть организма состоит из мутантных клеток, другая — из немутантных.

В этих случаях мутации могут наследоваться только при вегетативном размножении с участием мутантных соматических частей организма (почек, черенков, клубней и т. п.).

Внезапное возникновение наследственных изменений отмечалось многими учёными 18 и 19 вв., было хорошо известно Чарлзу Дарвину, но углублённое изучение мутаций началось лишь с зарождением на пороге 20 в. экспериментальной генетики.

Теория мутаций зародилась в трудах Гуго Де Фриза вскоре после переоткрытия законов Грегора Менделя, он же и впервые предложил этот термин.

Основные положения мутационной теории Гуго де Фриза не утратили своего значения и звучат так:

- мутации возникают внезапно, без всяких переходов;
- новые формы вполне устойчивы
- мутации не образуют непрерывных рядов, не группируются и не относятся к качественным изменениям.

- одни и те же мутации могут возникать повторно.

Задание 1. Используя ранее полученные знания и материалы учебника[4] дайте характеристику типам мутаций

1. По характеру изменения генома:

генные мутации – _____
хромосомные мутации или перестройки – _____

_____ геномные мутации – _____

2. По проявлению в гетерозиготе:

доминантные мутации _____
рецессивные мутации _____

3. По отклонению от нормы и так называемого дикого типа:

прямые мутации _____
реверсии – _____

4. В зависимости от причин, вызывающие мутаций:

спонтанные _____
индуцированные – _____

5. По локализации в клетке:

ядерные _____
цитоплазматические _____

6. По возможности наследования:

генеративные – _____
соматические – _____

Генные мутации

Генные мутации или точковые включают изменения чередования пар нуклеотидов и включают следующие группы: транзиции, трансверсии, вставка, выпадение.

1. Транзиция (от лат. transitu) — переход, перемещение) – это мутация, обусловленная заменой азотистого основания в молекуле нуклеиновой кислоты, когда одно пуриновое основание меняется на другое и одно пиримидиновое на другое

2. Трансверсия (от лат. transversus — повернутый в сторону, отведённый) – мутация, обусловленная заменой пуринового основания на пиримидиновое и наоборот, т.е. это замена пар нуклеотидов. Их иногда называют перекрестными заменами.

3. Вставка - происходит вставка лишней пары нуклеотидов

4. Выпадение – выпадение пары нуклеотидов.

Причиной генной мутации, возможно, является ошибка трёх Р: репликации (копирования), репарации (ремонта) или рекомбинации (образование новых комбинаций).

Хромосомные мутации

Хромосомные мутации – это тип мутаций, вызванный перемещением генетического материала и приводящий к изменению структуры хромосом. Многие из хромосомных мутаций доступны изучению под микроскопом.

Перестройки могут быть внутрихромосомными и межхромосомными. Внутрихромосомные перестройки подразделяются на четыре группы.

1. Дефишенсы – нехватка концевых участков хромосом

2. Делеции – нехватки внутренних участков хромосом

3. Дупликации – удвоение или умножение части хромосом

4. Инверсии - изменение чередования генов в хромосоме в результате поворота участка хромосомы на 180 градусов

Межхромосомные перестройки подразделяют на транслокации и транспозиции

Транслокации (от лат. trans через и locatio размещение) – перемещение части хромосомы на другую хромосому, гомологичную ей.

Особое положение занимают транспозиции (лат. transpositio – перестановка) - изменение локализации небольших участков генетического материала, включающих один или несколько генов. Транслокации могут происходить и в пределах одной хромосомы.

Поскольку хромосомы являются носителями генов, такие структурные изменения имеют для организма значительные последствия. Особенно сильно они влияют на плодородие и жизнеспособность.

Потеря сегментов в гомологичной хромосоме приводит к летальности. Часто из двух гомологичных хромосом только одна становится укороченной, поэтому нехватки и другие структурные изменения в гетерозиготном состоянии не всегда сказываются на фенотипе и рецессивные мутации долгое время могут находиться в скрытом состоянии.

К растениям, у которых нарушена структура хромосом, относят лишанные или бедные хлорофиллом особи, которые нежизнеспособны. Хромосомные мутации играют серьезную роль в эволюционных преобразованиях видов, а возникают они под действием мутагенов[4].

Геномные мутации

Мутации геномов – это изменение числа хромосом у особи или изменение гаплоидного набора хромосом.

Мутагены — физические и химические факторы, воздействие которых на живые организмы вызывает изменения наследственных свойств (генотипа).

Задание 2. Приведите примеры мутагенов.

Мутагены разделяются на:

физические _____
физико-химические _____
химические _____
биологические _____

Мутагенез (мутация + греч. genesis возникновение, развитие) — процесс возникновения наследственных изменений — мутаций, появляющихся естественно (спонтанно) или вызываемых (индуцируемых) различными физическими или химическими факторами — мутагенами.

В основе мутагенеза лежат изменения в молекулах нуклеиновых кислот, хранящих и передающих наследственную информацию.

Эти изменения выражаются в виде генных мутаций или хромосомных перестроек.

Задание 3. Напротив каждого типа хромосомных мутаций поставьте соответствующее ему цифровое значение.

A B C D E F G H	→	A B C E F G H
A B C D E F G H	→	A B C B C D E F G H
A B C D E F G H	→	A B C F E D G H
A B C D E F G H	→	A D C B E F G H
A B C D E F G H	→	M N O C D E F G H
M N O P Q R	→	A B P Q R
A B C D E F G H	→	A D E F B C G H

1-транспозиция;

2- делеция;

3-центрическая инверсия;

4-дупликация;

5- реципрокная транслокация;

6- парацентрическая инверсия.

Полиплоидия (от греч. polýploos — многопутный, здесь — многократный и éidos — вид), кратное увеличение числа хромосом в клетках растений или животных. Полиплоидия широко распространена в мире растений.

Соматические клетки растений и животных, как правило, содержат двойное (диплоидное) число хромосом ($2n$); одна из каждой пары гомологичных хромосом происходит от материнского, а другая — от отцовского организмов.

В отличие от соматических, половые клетки имеют уменьшенное исходное (гаплоидное) число хромосом (n).

В гаплоидных клетках каждая хромосома единична, не имеет парной себе гомологичной.

Задание 4. Впишите пропущенные слова .

Гаплоидное число хромосом в _____ организмов одного вида называется основным, или базовым, а совокупность генов, заключённую в таком гаплоидном наборе, — _____.

Гаплоидное число хромосом в половых клетках возникает вследствие редукции (уменьшения) вдвое числа хромосом в _____, а диплоидное число восстанавливается при _____.

Если изменения кратны гаплоидному набору хромосом, то говорят о полиплоидии; если изменяется число хромосом внутри гаплоидного набора — это анеуплоидия (др. греч. ἀν- отрицательная приставка + εὔ — полностью + πλόος — кратный + εἶδος — вид).

Полиплоиды различаются в зависимости от способа формирования их хромосомных наборов: от одних и тех же (аутоплоиды) или от разных родительских пар (аллоплоиды). Принято различать сбалансированные полиплоиды (ортоплоиды от греч. orthos) — с четным числом наборов хромосом 4,6,8 и несбалансированные полиплоиды (англ. anorthoploid анортоплоид, полиплоид с не кратным гаплоидному числу хромосом) — с нечетной плоидностью.

Последние имеют пониженную фертильность, так как у них возникают проблемы в мейозе.

Но у некоторых растений именно триплоиды проявляют признаки большей мощности и продуктивности по сравнению с диплоидами и тетраплоидами (осина, яблоня).

Среди анеуплоидов выделяются:

нуллисомии (от лат. nullus никакой, несуществующий и греч. σῶμα тело) — нехватка двух гомологичных хромосом ($2n - 2$);

моносомии (Моно - + (хромо)сома) - ($2n - 1$);

трисомии ($2n + 1$);

тетрасомии ($2n + 2$).

У голосеменных растений явление полиплоидии очень редкое. У некоторых видов сосен, лиственниц и елей тетраплоидные формы были получены искусственным путем. Обычно эти особи отличаются замедленным ростом и представляют интерес только как декоративные парниковые растения.[4]

При полиплоидии наблюдаются отклонения от диплоидного числа хромосом в соматических клетках и от гаплоидного — в половых.

При полиплоидизации могут возникать клетки, в которых каждая хромосома представлена трижды ($3n$) — триплоидные, четырежды ($4n$) — тетраплоидные, пять раз ($5n$) — пентаплоидные и т.д.

Организмы с соответственным кратным увеличением наборов хромосом — полиплоидности — в клетках называются триплоидами, тетраплоидами, пентаплоидами и т.д. или в целом — полиплоидами.

У полиплоидных форм растений нередко наблюдается гигантизм — увеличение размеров клеток и органов (листьев, цветков, плодов), а также повышение содержания ряда химических веществ, изменение сроков цветения и плодоношения.

Эти особенности чаще наблюдаются у перекрёстноопыляющихся форм, чем у самоопылителей. Хозяйственно-полезные качества полиплоидов издавна привлекали

внимание селекционеров, что привело к развёртыванию работ по искусственному получению полиплоидов, которые представляют важный источник изменчивости и могут быть использованы как исходный материал для селекции. Обычный недостаток автополиплоидов — низкая плодовитость.

Задание 4. Проанализируйте рисунок 6 и выявите основное значение мутаций в эволюции.

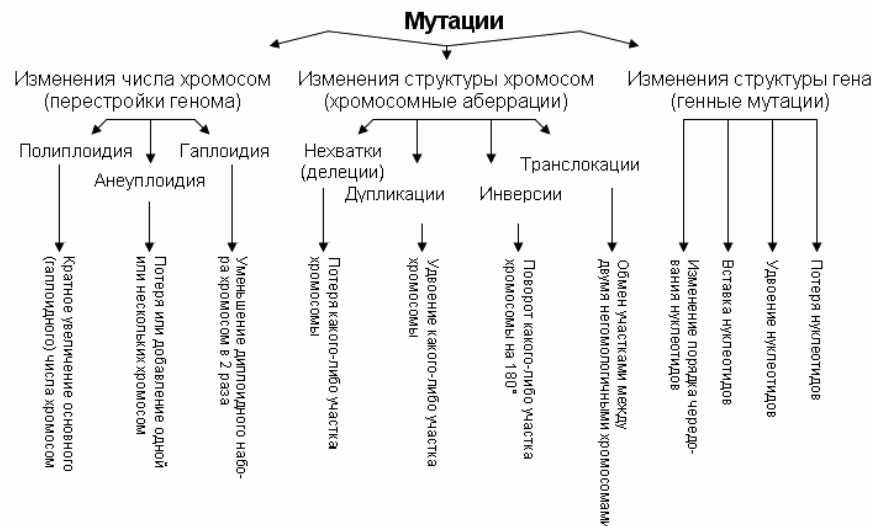


Рисунок 6 Схема классификаций мутаций (<http://shell32dll.narod.ru>)

Задание 5. Найдите соотношение, вписав цифровое значение.

- | | |
|--|---------------------|
| I По уровню возникновения | 1. Генеративные |
| II По месту возникновения | 2. Биохимические |
| III По типу аллельных взаимосвязей | 3. Летальные |
| IV По влиянию на жизнеспособность особи | 4. Спонтанные |
| V По характеру проявления | 5. Генные |
| VI По фенотипическому происхождению | 6. Геномные |
| VII По происхождению | 7. Индуцированные |
| | 8. Доминантные |
| | 9. Промежуточные |
| | 10. Вредные |
| | 11. Соматические |
| | 12. Хромосомные |
| | 13. Нейтральные |
| | 14. Физиологические |
| | 15. Рecessивные |
| | 16. Морфологические |
| | 17. Полезные |

Ответы:

- к I относятся _____
к II относятся _____
к III относятся _____
к IV относятся _____
к V относятся _____
к VI относятся _____
к VII относятся _____

2.5 Лабораторная работа № 5 (2 часа)

Тема: Расщепление в F1 и F2 при полном и неполном сцеплении генов в опытах Моргана.

2.5.1 Цель работы: Познакомиться с работами Г. Менделя и Т. Моргана и выявить особенности гибридологического метода, предложенного Г. Менделем; опытов по моно-, ди- и тригибридным скрещиваниям, анализирующего скрещивания

2.5.2 Задачи работы:

1. Научиться решать задачи на моно и ди гибридное скрещивание.
2. Научиться проводить анализирующее скрещивание

2.5.3. Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:

1. Калькулятор.
2. Комплект мультимедийных слайдов

2.5.4. Описание (ход) работы

Рекомендации для решения задач:

1. Внимательно прочтите условие задачи. Используя генетическую символику, запишите ее условие. Перепишите обозначения аллелей генов и укажите их фенотипическое проявление.

Если в условии задачи не указаны обозначения доминантного и рецессивного генов, введите обозначения самостоятельно. Помните, что ген может быть обозначен любой буквой латинского алфавита, причем доминантный ген обозначается заглавной, а рецессивный — строчной буквами.

2. Запишите схему скрещивания родительских особей. Если в задаче указаны фенотипы скрещиваемых особей, определите их генотип в соответствии с условием задачи.

Помните, что :а) гомозиготная особь имеет две одинаковых аллели гена (AA или aa), а гетерозиготная — разные аллели (Aa);

б) слева пишется генотип женской особи, а справа — мужской. Под генотипом родительских особей обязательно подпишите их фенотип.

3. Определите количество типов гамет, образуемых родительскими особями.

Гомозиготная особь образует один тип гамет AA (A) или aa (a), гетерозиготная особь — два типа гамет Aa (A, a).

Дигетерозиготный организм — четыре типа (AaBB AB, Ab, aB, ab). Запишите гаметы родительских особей. При скрещивании дигетерозигот в потомстве наблюдается расщепление по фенотипу в соотношении 9:3:3:1, по генотипу — 1:2:1:2:4:2:1:2:1, то есть образуется 4 фенотипических и 9 генотипических классов организмов.

4. Определите, какие генотипы образуются у потомков F1. Помните, что процесс оплодотворения носит равновероятностный характер, то есть любой сперматозоид может оплодотворить любую яйцеклетку.

5. Проанализируйте потомство F1. Определите его генотип и фенотип. Если необходимо, запишите формулу расщепления по генотипу и фенотипу.

6. Скрестив между собой потомков F1, получите гибридов F2. Запишите фенотипы потомства и формулу расщепления по генотипу и фенотипу.

7. Дайте ответы на вопросы задачи. Учтите, что наблюдаемое расщепление носит случайный (статистический) характер, поэтому ответы надо давать в соответствии с теоретически ожидаемыми.

Анализирующее скрещивание — скрещивание гибридной особи с особью, гомозиготной по рецессивным аллелям, то есть "анализатором". Смысл анализирующего скрещивания заключается в том, что потомки от анализирующего скрещивания обязательно несут один рецессивный аллель от "анализатора", на фоне которого должны проявиться аллели, полученные от анализируемого организма. Для анализирующего скрещивания (исключая случаи взаимодействия генов) характерно совпадение расщепления по фенотипу с расщеплением по генотипу среди потомков. Таким образом, анализирующее скрещивание позволяет определить генотип и соотношение гамет разного типа, образуемых анализируемой особью.

Помните, что:

- вероятность появления события выражается в процентах или долях единицы;
- вероятность появления события может быть равна нулю.

Дать универсальную схему решения таких задач невозможно, так как это могут быть задачи любого типа, но одним из ее вопросов (чаще всего главным) является именно определение вероятности появления особей с заданным признаком. Поэтому, приступая к решению задачи, сначала выясните, к какому типу она относится, а затем решите ее, пользуясь соответствующим алгоритмом. И, самое главное, помните, что ответ должен соответствовать вопросу задачи

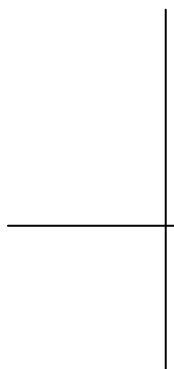
Решите задачи:

Задача 1. Ель зеленошишечной формы скрещена с красношишечной. В F₁ половина гибридов имела зеленую окраску шишек.

Определите генотип исходных родительских форм, если допустить, что ген А обуславливает красную окраску шишек, а его рецессивный аллель а – зеленую. Привести схему скрещивания.

Дано :

Решение:



Ответ : _____

Задача 2. Сосна обыкновенная с плоским апофизом шишек (А) и черными семенами (В) скрещена с сосной, имеющей крючковатый апофиз (а) и белые семена (в). Определите генотипические и фенотипические классы в F₂.

Дано:

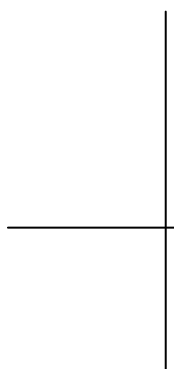
Решение:

Ответ : _____

Задача 3. Конусовидная форма шишки ели обыкновенной неполно доминирует над шаровидной, гетерозигота имеет яйцевидную форму шишки. Коричневая окраска семян доминирует над серой. Каково соотношение фенотипов и генотипов в потомстве от скрещивания особи с яйцевидной формой шишки и серыми семенами с гомозиготной особью с шаровидной формой шишки и коричневой окраской семян?

Дано :

Решение:



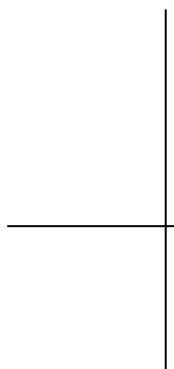
Ответ : _____

Задача 4. Допустим, что у дуба черешчатого эллиптическая форма желудей доминирует над бочковидной. Напишите генотипы всех растений в следующих скрещиваниях:

- а) эллиптическая х бочковидная – все потомки эллиптические;
- б) эллиптическая х бочковидная – половина потомков эллиптическая;
- в) бочковидная х бочковидная – потомки только бочковидные

Дано :

Решение:



Ответ : _____

Задача 5. У персика опушенный плод В доминирует над гладким в, а белая мякоть плода D – над желтой d. Скрестили два гомозиготных растения персика: у одного плоды голые с белой мякотью, а у другого – опушенные с желтой мякотью. Определите генотипы и

2.6.2 Задачи работы:

1. Научиться отличать типологию кроссинговера
2. Уметь решать разноуровневые задачи.

2.6.3. Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:

1. Калькулятор
2. Линейка
3. Комплект слайдов.

2.6.4. Описание (ход) работы

Познакомиться с основными понятиями и определениями: Одинарный, двойной и множественный кроссинговер, основной принцип картирования генов, локализация генов, картирующие функции и принцип аддитивности. Генетические карты хромосом у эукариот.

Каждый организм в совокупности имеет огромное количество признаков, а число хромосом невелико. Следовательно, одна хромосома несет не один ген, а целую группу генов, отвечающих за развитие разных признаков.

Изучением наследования признаков, гены которых локализованы в одной хромосоме, занимался выдающийся американский генетик Томас Морган.

Явление совместного наследования признаков называют сцеплением. Материальной основой сцепления генов является хромосома. Гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются совместно и образуют одну группу сцепления.

Количество групп сцепления равно гаплоидному набору хромосом. Явление совместного наследования генов, локализованных в одной хромосоме, называют сцепленным наследованием. Сцепленное наследование генов, локализованных в одной хромосоме, называют законом Моргана.

Различают два варианта локализации доминантных и рецессивных аллелей генов, относящихся к одной группе сцепления:

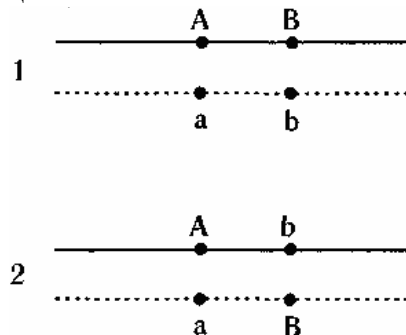


Рисунок 9. Расположение аллелей гена в хромосомах. 1 цис-положение; 2 транс-положение.

Гены в хромосомах имеют разную силу сцепления. Оно может быть:

- полным, если гены, относящиеся к одной группе сцепления, всегда наследуются вместе;
- неполным, если между генами, относящимися к одной группе сцепления, возможна рекомбинация. Сцепление генов может нарушаться в процессе кроссинговера; это приводит к образованию рекомбинантных хромосом.

В зависимости от особенностей образования гамет, различают:

- кроссоверные гаметы — гаметы с хромосомами, претерпевшими кроссинговер;
- некроссоверные гаметы — гаметы с хромосомами, образованными без кроссинговера.

Кроссинговер может быть одинарным, двойным, тройным, множественным.

При сцепленном наследовании признаков, гены которых локализованы в одной хромосоме, соотношение фенотипических классов потомства, полученного от скрещивания.

Вероятность возникновения перекреста между генами зависит от их расположения в хромосоме: чем дальше друг от друга расположены гены, тем выше вероятность перекреста между ними.

За единицу расстояния между генами, находящимися в одной хромосоме, принят 1 % кроссинговера. Его величина зависит от силы сцепления между генами и соответствует проценту рекомбинантных особей (особей, образованных с участием кроссоверных гамет) от общего числа потомков, полученных при скрещивании.

В честь Томаса Моргана единица расстояния между генами названа морганидой.

Процент кроссинговера между генами вычисляют по формуле:

$$x = \frac{(a+b)}{n} \times 100\% \quad (1)$$

где x — процент кроссинговера %;

a — число кроссоверных особей одного класса, шт;

b — число кроссоверных особей другого класса, шт;

n — общее число особей, полученных от анализирующего скрещивания, шт.

Величина кроссинговера не превышает 50%, если же она выше, то наблюдается свободное комбинирование между парами аллелей, не отличимое от независимого наследования.

Согласно хромосомной теории наследственности, гены в хромосомах располагаются линейно. Генетическая карта хромосомы — схематическое изображение относительного положения генов, входящих в одну группу сцепления.

О положении гена в группе сцепления судят по проценту кроссинговера (количеству кроссоверных особей): чем больше процент кроссинговера или количество кроссоверных особей в F_2 , тем дальше будут расположены анализируемые гены в следующем порядке: ABC.

Расстояние между генами A и C: $A/C = A/B + B/C$, а расстояние между генами A и B: $A/B = A/C - B/C$.

Но между генами может происходить и двойной кроссинговер. Он часто затрудняет оценку истинного расстояния между далеко расположенными друг от друга генами, так как он не всегда обнаруживается.

В результате частота кроссинговера между крайними генами оказывается меньше ожидаемой и не равна сумме частот одинарных кроссинговеров.

Только наличие между изучаемыми генами третьего (называемого маркером) позволяет точно установить расстояние.

При решении задач на сцепленное наследование генов генотипы организмов принято записывать в хромосомной форме (**запишите её самостоятельно**)

(2)

Генотип тригетерозиготной особи при независимом наследовании, записанный в хромосомной форме, будет иметь следующий вид (**запишите самостоятельно**)

(3)

Задачи на сцепленное наследование решаются аналогично задачам на моно- и дигибридное скрещивание. Однако при сцепленном наследовании гены, контролирующие развитие анализируемых признаков, локализованы в одной хромосоме. Поэтому наследование этих признаков не подчиняется законам Менделя.

Помните, что:

- Генотипы скрещиваемых особей и гибридов следует писать в хромосомной форме.

- При записи генотипов следует учитывать расположение генов в хромосомах гомологичной пары (цис- или трансположение). При цис-положении доминантные аллели генов находятся в одной хромосоме, а рецессивные — в другой. При трансположении в хромосоме располагаются доминантная аллель одного гена и рецессивная — другого. Если в условии задачи не оговаривается расположение генов, значит, они находятся в цис-положении.

При полном сцеплении особь, гетерозиготная по всем рассматриваемым признакам, образует два типа гамет. При неполном сцеплении происходит образование кроссоверных и некроссоверных гамет:

- количество некроссоверных гамет всегда больше, чем кроссоверных;
- организм всегда образует равное количество разных типов как кроссоверных, так и некроссоверных гамет;
- процентное соотношение кроссоверных и некроссоверных гамет зависит от расстояния между генами;
- если известно расстояние между генами (в процентах кроссинговера или морганидах), то количество кроссоверных гамет определенного типа можно вычислить по формуле:

$$n = \frac{\% \text{ кроссинговера}}{2} \quad (4)$$

где n — количество кроссоверных гамет определенного типа, шт;

- если известно количество кроссоверных особей, то процент кроссинговера между генами вычисляют по формуле (1);
- если рассматриваются признаки, гены которых входят в состав разных групп сцепления, то вероятность объединения генов разных групп сцепления в одной гамете равна произведению вероятностей каждого гена, образующего эту гамету.

Расщепление гибридов при сцепленном наследовании отличается от расщепления при независимом наследовании. Чтобы определить вероятность появления разных сортов зигот, надо перемножить частоты гамет, образующих эту зиготу.

Решить задачи:

Задача 1. У кукурузы признаки желтых проростков, определяемых геном gl , и блестящих листьев — st , наследуются сцеплено и являются рецессивными по отношению к признакам зеленых проростков и матовых листьев.

От скрещивания гомозиготных растений кукурузы, имеющих желтые проростки и блестящие листья, с растениями, имеющими зеленые проростки и матовые листья, получили 124 гибрида F_1 .

От скрещивания растений F_1 с линией-анализатором.

Дано:

Решение:

Ответ:

Задача 2. У кукурузы окрашенный эндосперм и гладкий алейрон контролируются доминантными генами C и S , а неокрашенный эндосперм и морщинистый алейрон — их рецессивными аллелями c и s .

Эти гены находятся в одной паре гомологичных хромосом, то есть они сцеплены. Поэтому в результате сочетания указанных генов образуется неодинаковое количество

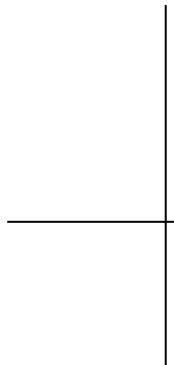
гамет: некроссоверных гамет бывает значительно больше, чем кроссоверных. Установлено, что расстояние между генами С и S составляет 3,6% кроссинговера.

Определите: 1) какие гаметы и в каком процентном соотношении будут образовывать дигетерозиготное растение кукурузы с окрашенным эндоспермом и гладким алейроном;

2) какое потомство можно получить от скрещивания этого растения с растением, гомозиготным по первому рецессивному признаку и гетерозиготным по второму признаку.

Дано:

Решение:



Ответ:

2.7 Лабораторная работа № 7 (2 часа)

Тема: Генетический подход в понимании и изучении популяций.

2.7.1 Цель работы: Выявить суть генетических процессов происходящих на уровне популяций и генетический подход в понимании и изучении популяций.

2.7.2 Задачи работы:

1. Знать принципы равновесного состояния панмиктических популяций
2. Знать типологию отбора генотипов в популяциях

2.7.3. Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:

1. Калькулятор
2. Линейка
3. Комплект слайдов.

2.7.4. Описание (ход) работы

Познакомиться с основными понятиями и определениями: панмиксия, инбридинг, апомиксис, аллелофонд популяции, генофонд, фенофонд, популяция, вид, дрейф генов, генетический груз, феминизация, полиморфизм, фен. Генетический подход в понимании и изучении популяций. Генетическая гетерогенность популяций. Равновесное состояние панмиктических популяций. Закон Харди-Вайнберга.

Отбор генотипов в популяции. Типы отбора. Роль мутаций в эволюции популяций. Мутационное давление. Наследственный полиморфизм популяций и методы его изучения. Генетико-автоматические процессы в популяциях. Дрейф генов. Генофонд вида и популяций и его значение для селекции и эволюции. Проблема охраны генофонда редких и исчезающих видов.

Популяцией (от лат. *populatio* — население) называется совокупность особей одного вида, занимающих определенный ареал, свободно скрещивающихся друг с другом, имеющих общее происхождение, определенную генетическую структуру и в той или иной степени изолированных от других таких же совокупностей.

Каждая популяция имеет определенный генофонд и генетическую структуру.

Генофондом популяции называют совокупность генотипов всех особей популяции. Под генетической структурой популяции понимают соотношение в ней различных генотипов и аллелей.

Изучением закономерностей наследования признаков, генетической структуры и динамики популяций занимается особый раздел генетики — популяционная генетика.

Одними из основных понятий популяционной генетики являются частота генотипа и частота аллели.

Под частотой генотипа (или аллели) понимают его долю, отнесенную к общему количеству генотипов (или аллелей) в популяции.

Частота генотипа, или аллели, выражается либо в процентах, либо в долях единицы (если общее количество генотипов или аллелей популяции принимается за 100% или 1).

Так, если ген имеет две аллельные формы и доля рецессивной аллели a составляет $3/4$ (или 75%), то доля доминантной аллели A будет равна $1/4$ (или 25%) от общего числа аллелей данного гена в популяции.

Большое влияние на генетическую структуру популяций оказывает способ размножения.

Количество потомков исходной гетерозиготной формы в разных поколениях рассчитывается по формуле:

Количество особей в поколении = $a \times b \times n$

a — число исходных гетерозиготных форм, шт;

b — коэффициент размножения (число потомков одной особи за один цикл размножения),

n — порядковый номер поколения.

Соотношение генотипов в разных поколениях рассчитывается по формуле:

Запишите формулу самостоятельно

где n — порядковый номер поколения.

В популяциях большинства растений и животных, размножающихся половым путем, осуществляется свободное скрещивание, обеспечивающее равновероятную встречаемость гамет.

Популяцию, в которой наблюдается равновероятная встречаемость гамет при свободном скрещивании, называют панмиктической (греч. $\rho\alpha\upsilon$ все + лат. $mixis$ смешение).

Структура генофонда в панмиктической стационарно популяции описывается основным законом популяционной генетики — *законом Харди-Вайнберга*, который гласит, что *в идеальной популяции существует постоянное соотношение относительных частот аллелей и генотипов, которое описывается уравнением:*

$$(p_A + q_a)^2 = p_{AA}^2 + 2 \cdot p_A \cdot q_a + q_{aa}^2 = 1 \quad (5)$$

Если рассматриваются два аллеля одного гена: A и a , то структура аллелофонда описывается уравнением:

$$p_A + q_a = 1. \quad (6)$$

В этом уравнении символом p_A обозначается относительная частота аллеля A , символом q_a — относительная частота аллеля a .

Задание 1. Проанализируйте таблицу и вставьте недостающие выражения

Таблица -5 Сравнительная характеристика идеальных и природных популяций

Идеальная популяция	Природные популяции
Численность популяции бесконечно большая, и случайная <i>элиминация</i> (гибель) части особей	Популяция состоит из конечного числа особей

не влияет на структуру популяции	
	Существуют различные типы половой дифференцировки, различные способы воспроизведения и различные системы скрещивания
Наличие панмиксии – свободного скрещивания; существование гаметного резервуара; равновероятность встречи гамет и образования зигот независимо от генотипа и возраста родителей	
В популяции отсутствуют мутации	
В популяции отсутствует естественный отбор	Всегда существует дифференциальное воспроизведение генотипов, включающее дифференциальное выживание и дифференциальный успех в размножении
Популяция изолирована от других популяций этого вида	Существуют миграции – <i>поток генов</i>

Решить задачи:

Задача 1. Популяция состоит из 120 особей с генотипом Аа. Какова частота встречаемости в данной популяции доминантной и рецессивной аллелей гена?

Дано:

Решение:

Ответ:

Задача 2

Популяция состоит из 240 особей с генотипом ВВ и 260 особей с генотипом Вb. Какова частота встречаемости в данной популяции доминантной и рецессивной аллелей гена?

Дано:

Решение:

Ответ:

Задача 3. Какова частота встречаемости в популяции рецессивной аллели а, если частота встречаемости в данной популяции доминантной аллели А:

1) 0,36; 2) 0,44; 3) 0,62; 4) 0,13?

Задача 4. Какова частота встречаемости в популяции доминантной и рецессивной аллелей гена, если она состоит из особей с генотипом Сс, количество которых:

- 1) 186; 2) 254; 3) 360; 4) 787?

Задача 5. Красная окраска цветка у гороха доминантна по отношению к белой. Взяты 4 растения гороха красноцветковых гетерозиготных (Аа) и 1 тоже красноцветковое гомозиготное (АА). Горох — самоопылитель. Определите соотношение генотипов и фенотипов в F₄, если коэффициент размножения равен 4.

Дано:

Решение:

Ответ:

Ответить письменно на вопросы:

1. В чём заключается принцип закона Харди-Вайнберга?

2. Каково практическое значение закона Харди-Вайнберга?

3. Почему популяцию рассматривают как эколого-генетическое единство?

4. В чём основа генетической структуры популяций?

2. Как вы поняли понятие идеальная популяция?

3. Какой вклад Русских учёных в становлении популяционной генетики?

4. Каковы современные проблемы сохранения генофонда древесных растений? _____

2.8 Лабораторная работа № 8 (2 часа)

Тема: Генетико-автоматические процессы в популяциях.

2.8.1 Цель работы: Познакомиться с генетико –автоматическими процессами в панмиктических популяциях

2.8.2 Задачи работы:

1. Знать принципы равновесного состояния панмиктических популяций, типологию отбора генотипов в популяциях
2. Выяснить влияние популяционных волн, изоляции и дрейфа генов на генофонд популяций.

2.8.3. Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:

1. Калькулятор
2. Линейка, комплект слайдов. 5 различных аллелей одного гена (пульки для детского пистолета 5 различных цветов), ванночки как территория, на которой обитает данная популяция.

2.8.4. Описание (ход) работы

Решить задачи: Имеются три группы особей:

- 1) 60 особей с генотипом PP и 40 — с генотипом pp;
- 2) 50 особей PP, 30 — Pp и 20 — pp;
- 3) 30 особей PP, 40 — Pp и 30 — pp.

Определите, какие частоты генотипов PP, Pp, pp установятся во втором поколении в каждой из трех групп: а) при условии панмиксии; б) при условии самооплодотворения особей.

Задание 1. Внимательно ознакомьтесь с моделируемой ситуацией:

В популяции некоего лесного насекомого X встречается 5 аллелей одного из генов:

- A – доминантный аллель – 54%, зеленые шарики;
a₁ – рецессивный аллель – 35%, сиреневые шарики;
a₂ – молодая и поэтому редкая, но очень полезная мутация – 5%, белые шарики;
a₃ – редкий полуплетальный аллель – 5%, желтые шарики;
a₄ – новая мутация, значение которой пока неясно – 1%, черный шарик;

В результате лесного пожара 90% популяции погибло.

Определите, какой это фактор эволюции и как это может сказаться на генофонде популяции.

Задание 2. Моделирование ситуации:

1. Поместите в ванночку 100 аллелей 50 особей, соответствующих генетическому составу популяции.
2. Перемешайте содержимое ванночки и, не глядя, достаньте 10 аллелей 5 особей, которые выжили после пожара.
3. Восстановите численность популяции, умножив число аллелей на 10. Запишите полученные результаты опыта 1 в таблицу.
4. Для поиска закономерностей проведите повторные опыты 2 и 3 и занесите данные в вашу таблицу и таблицу на доске.

5. Запишите вывод, который можно сделать по результатам проделанной работы.

Таблица 1.

Аллель	Исходные частоты	Фактор эволюции:		
		Опыт 1	Опыт 2	Опыт 3
A	54%			
a ₁	35%			
a ₂	5%			
a ₃	5%			
a ₄	1%			

Вывод:

Задание 3.

Эволюционные явления в популяции:

Изменения генетического состава популяций могут носить различный характер. В результате естественного отбора в популяции сохраняются преимущественно _____ аллели, т.е. изменения носят _____ характер.

Однако в природных популяциях генетические процессы могут иметь и _____ характер.

Чем ниже численность популяции и чем слабее действие отбора, тем _____ влияние _____ процессов на динамику численности частот генов.

Популяционные волны приводят к _____, поэтому это важный фактор эволюции, от естественного отбора действие этого фактора отличается тем, что _____.