

ФГБОУ ВО НОВОСИБИРСКИЙ ГАУ

АГРОНОМИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

Кафедра селекции, генетики и лесоводства

ЛЕСНАЯ ГЕНЕТИКА

Методические указания
для выполнения контрольной работы

Новосибирск 2015

Составитель: к.с.-х.н., доцент И.В. Кондратьева
Рецензент: д-р биол. наук, проф. М.Л. Кочнева

Лесная генетика: метод. указания для выполнения контрольной работы
//составитель: И.В. Кондратьева / Новосиб. гос. аграр. ун-т. – Новосибирск,
2015. – 45 с.

В методических указаниях представлены вопросы и общие требования к оформлению и методике выполнения контрольной работы.

Предназначены для студентов очной и заочной форм обучения по направлению подготовки 35.03.01 Лесное дело.

Утверждены и рекомендованы к изданию учебно-методическим советом агрономического факультета (протокол № 13 от 25.12. 2015 г.).

© ФГБОУ ВО НОВОСИБИРСКИЙ ГАУ, 2015

1. ЦЕЛЬ И ЗАДАЧИ ДИСЦИПЛИНЫ

Цель курса «Лесная генетика» состоит в формировании у студентов системы знаний по фундаментальным генетическим основам функционирования живых организмов и популяций, их стабильности, изменчивости и развития в онтогенезе. Полученные знания дают необходимую основу для проведения научных исследований и ведения комплексного лесного хозяйства, рационального использования, воспроизводства и сохранения генофонда лесных фитоценозов.

Исходя из цели, в процессе изучения дисциплины решаются следующие задачи:

- изучить цитологические основы наследственности;
- изучить основные закономерности наследования при внутривидовой и отдаленной гибридизации;
- рассмотреть молекулярные механизмы реализации генетической программы;
- рассмотреть механизмы реализации активности генов и действия генов в процессах индивидуального развития;
- рассмотреть механизмы управления наследственностью и изменчивостью в процессе онтогенеза организмов;
- изучить роль цитоплазматической наследственности, особенностей инбридинга и гетерозиса древесных пород;
- рассмотреть генетические процессы в популяциях;
- изучить естественный мутационный у древесных пород, влияние различных видов излучения и химических соединений на наследственность;
- исследовать взаимосвязь генетических и экологических особенностей древесных растений.

2. ТРЕБОВАНИЯ К РЕЗУЛЬТАТАМ ОСВОЕНИЯ ДИСЦИПЛИНЫ

В результате изучения дисциплины студент должен:

Знать:

- материальные основы наследственности и изменчивости на молекулярном, клеточном, организменном уровнях;
- особенности наследования, изменчивости признаков и воспроизводства представителей основных таксонов лесных и декоративных растений;
- роль и особенности цитоплазматической наследственности у различных жизненных форм;
- механизмы изменчивости генетического материала и факторы, вызывающие её;
- онтогенетику древесных видов, отличающихся длительным жизненным циклом;
- основы генетики популяций, факторы, изменяющие структуру генофонда;
- методы, изучающие взаимосвязь генетических и экологических особенностей лесных древесных пород.

Уметь:

- проводить цитологический и гибридологический анализ растений;
- применять генетические методы в селекции лесных древесных растений и лесоводстве;
- применять методы статистического анализа при изучении генетической и модификационной изменчивости;
- инвентаризировать наследственные формы древесных пород посредством изучения и использования современных методов: биотехнологических, кариологических, математических и др.;

- прогнозировать и предотвращать возможные негативные последствия антропогенного фактора на структуру популяций лесных древесных растений и на сокращение площади лесов;

- использовать знания для сохранения биоразнообразия, планирования и организации рационального использования и сохранения лесных фитоценозов.

Владеть:

- методами генетического анализа;
- методами управления наследственностью и изменчивости;
- методами создания новых биологических форм, необходимых человеку;
- статистическими методами;
- методами сохранения генофонда лесных древесных пород.

3. СОДЕРЖАНИЕ ДИСЦИПЛИНЫ

Дисциплина «Лесная генетика» включает следующие разделы:

1. Генетика и ее место в системе естественных наук.
2. Цитологические основы наследственности.
3. Менделизм. Принципы и методы генетического анализа
4. Хромосомная теория наследственности.
5. Молекулярные основы наследственности.
6. Нехромосомное наследование.
7. Изменчивость генетического материала.
8. Отдаленная гибридизация.
9. Инбридинг и гетерозис.
10. Генетические основы индивидуального развития.
11. Генетические процессы в популяциях

Курс Лесной генетики насыщен большим количеством специальных генетических терминов. Для облегчения их усвоения необходимо при проработке каждой темы выписать незнакомые генетические термины и дать им объяснение. Для усвоения основных положений генетики очень важно студенту научиться самостоятельно решать различные типы задач по всем разделам курса. Решение генетических задач вырабатывает генетическое мышление, создает целостное представление о генетических законах и закономерностях наследования признаков, устанавливает связь между отдельными явлениями наследственности и изменчивости, раскрывает клеточные и молекулярные основы наследственности и изменчивости, способствует усвоению генетической терминологии.

4. УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКОЕ И ИНФОРМАЦИОННОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ ДИСЦИПЛИНЫ

Список основной литературы

1. Пухальский В.А. Введение в генетику: учебное пособие / В.А. Пухальский. – М: НИЦ ИНФРА - М, 2015. – 224 с.

Список дополнительной литературы

1. Глазер В.М. Задачи по современной генетике. Учебное пособие / В.М. Глазер, А.И. Ким, Н.Н. Орлова, И.Г. Удина, Ю.П. Алтухов. - М.: «КДУ», 2005 – 222 с.
2. Сазанов А. А. Генетика [Электронный ресурс]: учеб. рос. / А. А. Сазанов. - СПб.: ЛГУ им. А. С. Пушкина, 2011. - 264 с.
3. Царев А.П. Генетика лесных древесных растений: учеб / А.П. Царев, С.П. Погиба, Н.В. Лаур. – М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2010. - 381 с.
4. Любавская А.Я. Лесная селекция и генетика: Конспект лекций: учеб. пособие / А.Я. Любавская. – М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2007. –470 с.

5. ВЫПОЛНЕНИЕ КОНТРОЛЬНОЙ РАБОТЫ

Контрольная работа является логически завершённым и оформленным изложением понимания и освоения студентами отдельных тем. Работа имеет характер аналитико-синтетического обзора научной литературы и научно-технической информации по выбранной теме.

В ходе выполнения студентом контрольной работы решаются следующие конкретные задачи:

1. Расширение теоретических и практических знаний по дисциплине «Лесная генетика».

2. Изучение специальной литературы и научно-технической информации, достижений отечественной и зарубежной науки в рассматриваемой области знаний.

3. Развитие аналитических способностей, умения анализировать, структурировать и логично излагать освоенный материал, и самостоятельно делать обоснованные выводы по рассматриваемым вопросам.

4. Развитие навыков самостоятельной деятельности студента.

Процесс выполнения контрольной работы начинается с выбора информации и освоения контрольных вопросов по всем изучаемым темам дисциплины и подбора соответствующей литературы.

Работа выполняется в течение одного семестра учебного года. В процессе выполнения контрольной работы студент консультируется с преподавателем по всем возникающим в процессе усвоения учебного материала вопросам.

При выполнении контрольной работы следует дать максимально полные ответы на поставленные вопросы, составить схемы с пояснениями. При ответе на вопрос необходимо обратить особое внимание на суть изложения рассматриваемых вопросов, стараясь показать при этом практическое значение знаний по лесной генетике в селекции, сделать вывод.

Текст работы должен удовлетворять следующим основным требованиям:

- 1) отражать умение работать с научной литературой и научно-технической информацией;
- 2) формулировать рассматриваемую проблему и определять подходы и методы её решения;
- 3) последовательно и логично излагать освоенный материал;
- 4) демонстрировать владение соответствующим понятийным и терминологическим аппаратом и методическими подходами изучения рассматриваемых вопросов.

При описании данных анализируемой научной и научно-популярной литературы следует приводить ссылки на автора (или коллектив авторов) с указанием года издания или номера источника литературы.

Выполненная контрольная работа представляется на кафедру для проверки заблаговременно. Контрольная работа выполняется в печатном виде объемом 15-20 страниц. В работе указывается шифр, приводится содержание – номера вопросов, библиографический список: научные публикации, научно-популярные работы, а также другие научно-технические источники, в том числе электронные. Контрольная работа, не отвечающая установленным требованиям, возвращается студенту для доработки с учётом сделанных замечаний.

Защита выполненной контрольной работы проводится путем устного собеседования после предварительной ее оценки преподавателем, ведущим дисциплину. После защиты контрольной работы студент допускается к промежуточной аттестации.

Номера вопросов индивидуальных заданий для выполнения контрольной работы студенты выбирают из приложения 1.

Контрольная работа выполняется после изучения материала тем по рекомендованной литературе. Решение генетических задач должно сопровождаться схемами и ход решения полностью записываться в тетради (приводятся примеры решения генетических задач по отдельным темам).

При решении генетических задач необходимо выполнять следующие правила:

1. Записать символы, используемые для обозначения каждого гена.
2. Определить генотипы родителей, определяя их по фенотипам самих родителей, или по фенотипам потомков.
3. Определить все типы яйцеклеток и сперматозоидов, образующихся у каждого из родителей.
4. Начертить решетку Пеннета, записав в клеточки по вертикальным столбцам слева все возможные типы сперматозоидов, а в клеточки горизонтальных строк — все возможные типы яйцеклеток.
5. Записать в клетках решетки генотипы соответствующих потомков и фенотипы, и определить соотношение в потомстве разных генотипов и разных фенотипов.

Тема 1. Менделизм. Принципы и методы генетического анализа

Менделизм – учение о закономерностях наследования признаков организмов – основан на экспериментальном анализе гибридов и их потомков с помощью гибридологического метода, разработанного Г. Менделем. В основе открытий Г. Менделя о закономерностях наследования признаков (1865) лежит представление о *дискретности* – генетический материал состоит из дискретных единиц наследственности – генов.

Подход Менделя отличается от предшественников, изучавших наследственность и изменчивость организмов, тем, что, во-первых, предшественники изучали признаки растений в целом, не расчленяя их, во-вторых, потомство не считалось по цвету, росту и т.д., а только наблюдали, хотя констатировали расщепление.

Основные особенности гибридологического метода:

1. Наблюдать в потомстве каждый признак в отдельности, а не растение в целом.
2. Признак должен четко идентифицироваться, т. е. характер проявления должен четко определяться.
3. Признак должен быть константным, т.е. производится из поколения в поколение (проверял растения на чистоту).
4. В гибридном потомстве следует подсчитать число всех особей, чтобы установит частоту особей с определенным проявлением признака.
5. Количественный учет всех классов расщепления, полученных от определенного типа скрещивания.
6. Индивидуальный анализ потомства от каждого скрещивания в ряду последовательных поколений.
7. Скрещиваемое растение должно относиться к одному виду.
8. Система размножения этих растений должна строго контролироваться, чтобы исключить чужеродное опыление.

Использование гибридологического метода позволило Г. Менделю выявить и сформулировать основные законы наследования:

- при скрещивании в первом поколении (F_1) наблюдается явление доминирования или единообразия;
- в потомстве гибрида (F_2) наблюдается расщепление в определенном количественном соотношении;
- наблюдается независимое комбинирование наследственных признаков.

Эти закономерности были установлены по результатам *моногибридного* скрещивания и подтверждены на более сложных *дигибридном* и *тригибридном* скрещиваниях. Название эти скрещиваний определяются числом пар альтернативных признаков, по которым отличаются скрещиваемые организмы, и соответственно числом пар генов, контролирующих развитие данных признаков.

Термины *доминантный* и *рецессивный* используют для обозначения соответствующих альтернативных признаков. Эффект проявления у гибридов одного признака из пары альтернативных признаков Мендель назвал *доминированием*. Альтернативное состояние признака, которое проявляется у гибридов первого поколения, он назвал *доминантным* (господствующим, подавляющим). Альтернативное состояние признака, не проявляющееся у гибридов первого поколения, *рецессивным* (скрытым, подавляемым).

Это и составляет суть первого закона Менделя – *закон единообразия гибридов первого поколения* или правило доминирования.

Гены, контролирующие конкретные признаки, обозначаются буквенными символами: например, аллель гладкости семян (доминантный признак) строчной буквой — A , а аллель морщинистости (рецессивный признак) прописной – a . Это позволяет записать генотип особи определенного фенотипа. Для чего следует различать такие понятия как *гомозиготность* и *гетерозиготность*, и что особи, имеющие одинаковые фенотипы, могут иметь разные генотипы. Понятия гомозиготность и гетерозиготность относятся к генотипу.

В зиготе и соматических клетках, в которых набор хромосом диплоидный, имеется по два аллельных гена каждого признака, а в половых — по одному. Исходя из этого, растения с гладкими семенами будут иметь генотип AA , а с морщинистыми — aa , т.е. гомозиготные по рассматриваемому гену. Гомозиготные растения будут давать только одинаковые половые клетки: гладкие с доминантным аллелем A , морщинистые с рецессивным аллелем a . При скрещивании растения гибридов F_1 будут иметь генотип Aa . Такие особи называются гетерозиготными по гену формы семян. Так как аллель A доминирует над аллелем a , то у всех гибридных особей проявляется доминантный признак, т.е. в данном случае семена будут все гладкие.

Гибриды F_1 образуют два рода половых клеток, одни из них содержат аллель A , а другие – аллель a . Данные половые клетки у мужских и женских особей образуются с равной частотой. Образование двух типов гамет есть

результат расщепления аллельной пары во время мейоза. Поэтому при скрещивании таких гетерозигот (Aa) между собой во втором поколении будет наблюдаться *расщепление* по фенотипу:

3 гладких (AA, Aa, Aa) : 1 морщинистый (aa).

По генотипу же отношение будет иным, а именно:

1 гомозиготный по доминантному гену (AA) : 2 гетерозиготных (Aa) :

1 гомозиготный по рецессивному гену (aa), т. е. 1 : 2 : 1.

Изменение числового соотношения может быть вызвано неполным доминированием, гибелью гомозигот по доминантному аллелю, разной частотой образования гамет гетерозиготой.

По результатам дигибридного скрещивания, в котором изучается наследование не одного, а двух признаков, сформулирован *третий закон Менделя - закон независимого наследования признаков или независимого комбинирования генов*: гены различных аллельных пар и соответствующие признаки передаются потомству независимо друг от друга, комбинируясь во всех возможных сочетаниях; каждый признак из одной пары признаков может сочетаться с любым другим признаком из другой пары. В результате становится возможным возникновение особей с новым сочетанием признаков.

Схему дигибридного скрещивания составить сложнее. В генотипе записываются уже две пары генов – $AABB$ или $aavv$ (*гомозиготы*). Каждая гамета будет нести по одному аллелю из каждой аллельной пары, в каждой из них остается одиночный (гаплоидный) набор – AB и av , слияние которых приводит к образованию гибрида генетической конституции $AaBv$ – дигетерозигота. Гибриды первого поколения (F_1) образуют гаметы четырех типов. В процессе образования гамет происходит совершенно случайно объединение одного из аллелей одного гена (A или a) с одним из аллелей другого гена (B или v). В результате разделения аллелей и их независимого распределения (рекомбинации) в каждой из мужских и женских гамет возможно одно из четырех сочетаний аллелей – AB, Av, aB, av .

В целях облегчения анализа генотипов и фенотипов во втором поколении прибегают к построению решетки Пеннета.

Результат случайного объединения четырех типов гамет – 16 возможных комбинаций. Они образуют 9 генетических классов, которые из-за отношений доминантности проявляются в виде четырех фенотипических классов в соотношении 9 : 3 : 3 : 1.

Соотношение генотипов в F ₂	Соотношение фенотипов в F ₂
1 /16 <i>AABB</i>	9/16 желтых гладких
2/16 <i>AaBB</i>	
2/16 <i>AABb</i>	
4/16 <i>AaBb</i>	
1/16 <i>AAbb</i>	3/16 желтых морщинистых
2/16 <i>Aabb</i>	
1/16 <i>aaBB</i>	3/16 зеленых гладких
2/16 <i>aaBb</i>	
1/16 <i>aabb</i>	1/16 зеленых морщинистых

Сходные фенотипы гомозигот и гетерозигот иногда обозначают фенотипическим радикалом. Тогда соотношение можно представить в следующем виде $9 A_B_ : 3 A_bb : 3 aaB_ : 1 aabb$. Так для радикала A_bb сходные фенотипы – зеленые гладкие – будут у генотипов *AAbb* и *Aabb*.

Соотношение 9 : 3 : 3 : 1 является результатом независимого расщепления и комбинирования каждой аллельной пары.

При независимом наследовании трех признаков – тригибридное скрещивание (*AABBCC* х *aabvcc*) – расщепление в F₂ по фенотипу соответствует формуле 27 : 9 : 9 : 9 : 3 : 3 : 3 : 1. Это соотношение можно определить по формуле $(3 : 1)^3$. Благодаря действию закона независимого наследования признаков расщепление при любом сложном скрещивании – это комбинация соответствующего числа моногибридных расщеплений.

Любой сложности полигибридное расщепление можно представить в виде $(3 : 1)^n$, где n – число альтернативных пар признаков.

Число различных типов гамет и их комбинаций, число генотипических и фенотипических классов также подчиняются математической закономерности, поэтому их можно определить для любого расщепления.

Закономерности, установленные Менделем, справедливы лишь при условии локализации разных генов в разных (негомологичных) парах хромосом, в результате этого гены могут свободно (независимо) комбинироваться между собой при образовании гамет. Необходимо понять цитологические основы менделирования признаков.

Следует различать такие типы скрещиваний: взаимные (реципрокные), возвратные (беккроссы), анализирующие.

1.1. Моногибридное скрещивание

Задача 1. От скрещивания растений раннеспелого сорта ячменя с растениями позднеспелого в F_1 было получено 18 раннеспелых растений. Каковы результаты возвратного скрещивания?

Решение

1. Вводим обозначение.

Результаты первого гибридного поколения позволяют сделать вывод о том, что раннеспелость — это доминантный признак, а позднеспелость — рецессивный. Обозначим ген раннеспелости буквой A , его рецессивный аллель — ген позднеспелости — a .

2. Запись генотипов скрещиваемых форм.

Так как в F_1 наблюдается единообразие, все гибриды и фенотипически одинаковы, то генотипически они тоже одинаковы, и гены у родительских форм находятся в гомозиготном состоянии. Генотип родительской формы раннеспелой — AA — гомозигота по доминантному аллелю, а генотип позднеспелой родительской формы — aa — гомозигота по рецессивному аллелю.

3. Запись схемы скрещивания.

Определив генотипы, можем записать схему скрещивания и получить F_1 .

Фенотипы родительских особей

Генотипы родительских особей (2n) P

Мейоз

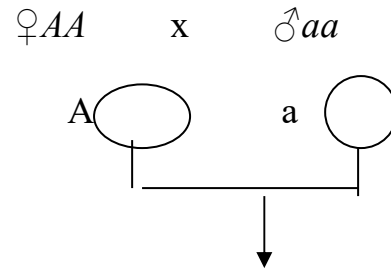
Гаметы (n)

Случайное оплодотворение

Генотипы F₁ (2n)

Фенотипы F₁

Раннеспелый Позднеспелый



Aa

Все раннеспелые

Слияние гамет, содержащих разные аллели, приводит к образованию в F₁ гетерозиготы — Aa. Во время оплодотворения восстанавливается парность хромосом, диплоидность организма. Так как наблюдается полное доминирование, все гибридные растения первого поколения будут раннеспелыми.

4. Проводим возвратное скрещивание.

Возвратным скрещиванием называется скрещивание с одной из родительских форм.

Проводим скрещивание F₁ (генотип — Aa) с родительской формой, гомозиготной по доминантному аллелю (генотип — AA).

Фенотипы

Раннеспелый

Раннеспелый

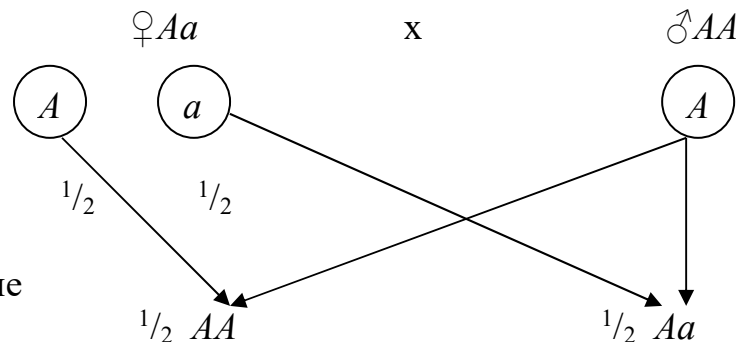
Генотипы (2n)

Гаметы (n)

Вероятность появления

Случайное оплодотворение

Генотипы (2n)



Фенотипы F_в

Все раннеспелые

У гибрида F₁, имеющего ген в гетерозиготном состоянии (Aa), аллельная пара — Aa — во время мейоза расщепляется. Таким образом, образуются два типа гамет с аллелем A и a с равной вероятностью. Случайное сочетание этих гамет при оплодотворении приводит к образованию двух типов зигот: гомозиготы по доминантному аллелю AA и гетерозиготы Aa. Соотношение по генотипу 1AA: 1Aa или 1: 1. Так как наблюдается полное доминирование, два

типа зигот имеют одинаковое фенотипическое проявление, поэтому расщепление по фенотипу отсутствует, все растения раннеспелые.

Проведем теперь скрещивание гибридной особи F_1 , (генотип — Aa) со второй родительской формой — гомозиготой по рецессивному аллелю (генотип — aa).

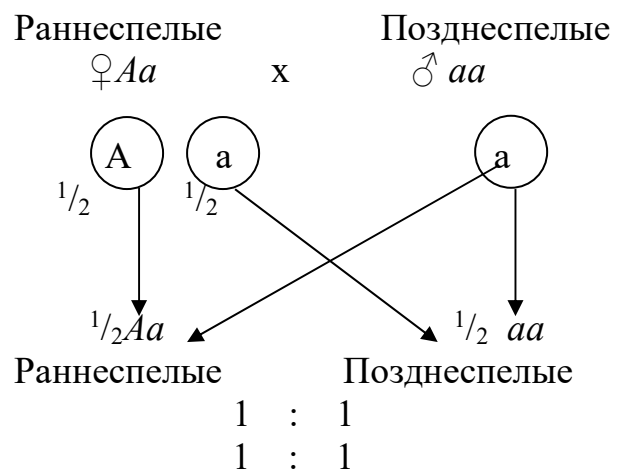
Скрещивание будет иметь следующий вид:

$$Aa \times aa$$

Такой тип скрещивания будет являться в то же время *анализирующим*.

Фенотипы
Генотипы ($2n$)
Мейоз
Гаметы (n)
Вероятность появления
Случайное оплодотворение

Генотипы ($2n$)
Фенотипы F_2
Соотношение по генотипу
Соотношение по фенотипу



Случайное сочетание гамет при оплодотворении приводит к образованию двух типов зигот: гетерозиготы (Aa) и гомозиготы по рецессивному аллелю (aa). Наблюдается расщепление по генотипу в соотношении 1:1. В рассматриваемом скрещивании появились разные фенотипы в соотношении: 1:1.

1.2. Дигибридное скрещивание

Задача 2. У пшеницы две пары признаков — устойчивость и восприимчивость к головне, безостость и остистость колоса наследуются независимо. Устойчивость доминирует над восприимчивостью, а безостость — над остистостью. Гомозиготное устойчивое к головне безостое растение скрестили с гомозиготным растением, которое было восприимчиво к головне и имело остистый колос. В F_1 получено 22 растения, которые были устойчивы к головне и имели безостые колосы. В F_2 получили 144 растения.

1. Сколько разных генотипов и фенотипов может быть в F_2 . Запишите фенотипы с помощью фенотипических радикалов.

2. Сколько растений в F_2 могут иметь остистые колосы и быть устойчивые к головне?

3. Сколько растений в F_2 могут иметь остистые колосья и быть восприимчивые к головне?

Решение

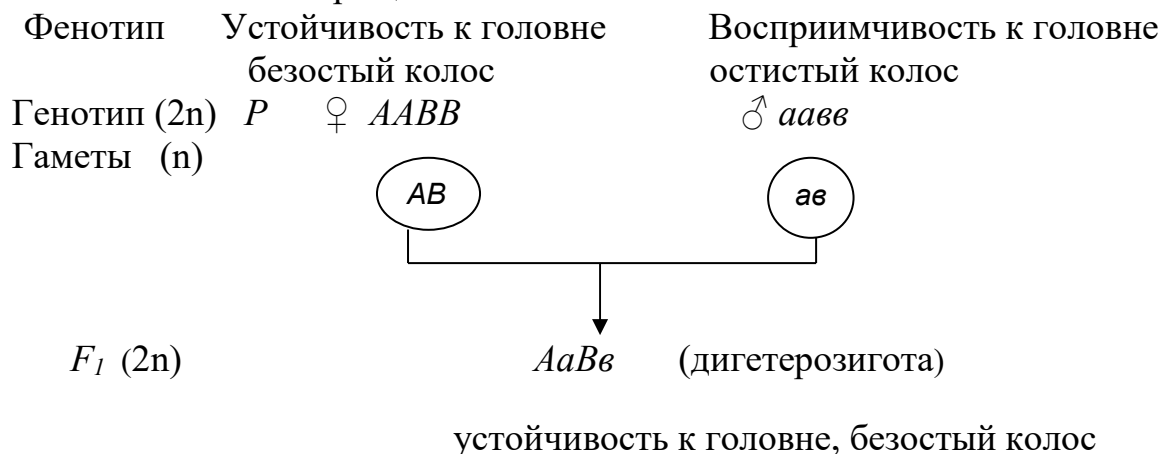
1. Вводим обозначение.

A — устойчивость, a — восприимчивость, B — остистость, b — безостость.

2. Запись генотипов скрещиваемых форм.

Поскольку в задаче указано, что родительские формы были гомозиготны, то исходя из этого и фенотипа исходных форм генотип одной родительской формы устойчивой к головне и безостой будет иметь генетическую конституцию — $AABB$, другой, восприимчивой к головне и остистой, — $aabb$.

3. Запись схемы скрещивания.



Гомозиготные родительские особи образуют гаметы одного типа AB и ab соответственно, в гамете содержится по одному аллелю из каждой пары. При слиянии гамет образуется один тип зиготы $AaBb$, по фенотипу все устойчивые к головне и с безостым колосом — наблюдается единообразие гибридов F_1 .

5. Для получения F_2 скрещиваем друг с другом дигетерозиготные растения (или самоопыляем их).

$AaBb \times AaBb$

Дигетерозигота $AaBb$ образует четыре типа гамет, содержащих следующие сочетания генов: AB , Ab , aB , ab . Образование данных типов гамет это результат независимого комбинирования генов.

Используя решетку Пеннета, запишем материнские и отцовские гаметы и определим генотипы зигот. Случайные встречи гамет при оплодотворении образуют 16 возможных комбинаций. Легко подсчитать, что количество зигот, содержащих доминантные аллели A и B как в гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии будет 9. В силу явления полного доминирования

данные типы зигот ($A_B_$) будут иметь фенотип — устойчивость к головне и безостый колос.

Три зиготы имеют доминантный аллель A , как в гомо-, так и в гетерозиготном состоянии, но рецессивный аллель b — в гомозиготном состоянии. Фенотип данных типов зигот (A_bb) — устойчивость к головне и остистый колос.

Три зиготы имеют доминантный аллель B как в гомо-, так в гетерозиготном состоянии, но рецессивный аллель a в гомозиготном. Фенотип данных типов зигот ($aaB_$) — восприимчивость к головне и безостый колос.

Одна зигота имеет генетическую конституцию — $aabb$. Данное сочетание аллелей обуславливает проявление рецессивных признаков — восприимчивость к головне и остистый колос. Необходимо указать фенотипы полученных форм в клетках решетки Пеннета.

Таким образом, в F_2 образуется четыре фенотипических класса в соотношении $9 : 3 : 3 : 1$, характерном для дигибридного расщепления, которое получается при независимом наследовании двух признаков при полном доминировании.

Таблица 2

		♀ <i>Aa Bb</i> x ♂ <i>AaBb</i>				
Гаметы	♀ ♂					
	→	<i>AB</i>	<i>Ab</i>	<i>aB</i>	<i>aa</i>	
	↓	<i>AB</i>	<i>AABB</i>	<i>AABb</i>	<i>AaBB</i>	<i>AaBb</i>
		<i>Ab</i>	<i>AABb</i>	<i>Aabb</i>	<i>AaBb</i>	<i>Aabb</i>
		<i>aB</i>	<i>AaBB</i>	<i>AaBb</i>	<i>aaBB</i>	<i>aaBb</i>
		<i>ab</i>	<i>AaBb</i>	<i>Aabb</i>	<i>aaBb</i>	<i>aabb</i>

Ответы:

1. В F_2 девять генотипов и четыре фенотипа: $A-B-$; $A-bb$; $aaB-$; $aabb$.
2. 27 всех растений ($\frac{3}{16}$ часть от 144) могут иметь восприимчивость к головне и безостые колосья — $A-B-$.
3. 9 всех растений ($\frac{1}{16}$ часть от 144) могут иметь восприимчивость к головне и остистые колосья — $aabb$.

1.3. Наследование признаков при неаллельном взаимодействии генов

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

Взаимодействие генов, локализованных в разных негомологичных хромосомах или в одной хромосоме и контролирующих развитие одного и того же признака, называется *неаллельным взаимодействием генов*. Независимое комбинирование двух взаимодействующих генов приводит к своеобразным

изменениям дигибридного расщепления – $9 A_B_ : 3 A_vv : 3 aaB_ : 1 aavv$. Для двух взаимодействующих генов известны следующие расщепления – $9 : 3 : 3 : 1$, $9 : 6 : 1$, $9 : 3 : 4$, $9 : 7$, $12 : 3 : 1$, $13 : 3$, $15 : 1$, характерные для разных типов неаллельного взаимодействия генов.

Неаллельное взаимодействие генов проявляется в нескольких формах.

1. *Комплементарное* взаимодействие (взаимодополнение), заключающееся в том, что два и более генов, взаимодействуя между собой, вызывают изменение в проявлении признака, которые не обнаруживаются у родительских форм.

Для комплементарного взаимодействия характерны формулы расщепления $9 : 6 : 1$, $9 : 3 : 4$, $9 : 7$ и $9 : 3 : 3 : 1$.

Так расщепление $9 : 7$ обусловлено объединением в один фенотипический класс трех типов потомств $9 A_B_ : 7 [3 A_vv + 3 aaB_ + 1 aavv]$. То есть каждый доминантный ген в отдельности обладает сходным фенотипическим появлением. Взаимодействие двух доминантных генов обуславливает развитие нового проявления признака. Двойной рецессив неотличим от типов потомств с одним доминантным геном.

2. *Эпистаз* – тип неаллельного взаимодействия генов, при котором ген одной аллельной пары подавляет действие генов другой пары. Доминантный аллель одного локуса маскирует экспрессию аллелей другого локуса. Подавляющий ген называется *эпистатическим*, а подавляемый – *гипостатическим*.

Для данного типа взаимодействия характерны следующие формулы расщепления:

- при доминантном эпистазе $12 : 3 : 1$ и $13 : 3$;
- при рецессивном эпистазе $9 : 3 : 4$.

При отношении $12 : 3 : 1$ видоизменение происходит следующим образом: $12 [9 A_B_ + 3 A_vv] : 3 aaB_ : 1 aavv$, т.е в один фенотипический класс объединяются типы потомства составляющие 9 единиц расщепления ($A_B_$) и 3 единицы (A_vv). Они неотличимы друг от друга, так как доминантный ген A

эпистатичен по отношению к гену B (один доминантный аллель одного локуса маскирует экспрессию аллелей другого локуса), или ген B *гипостатичен* по отношению к гену A . Отсутствие у двойного рецессива ($aavv$) доминантных генов A и B приводит к образованию другого проявления признака, которого не было ни среди родительских форм, ни в F_1 .

3. *Полимерия* (от греч. *polimeria* – многомерность). Неаллельные гены, вызывающие сходные эффекты по проявлению одного и того же признака, называются *полимерными*. Характерно соотношение $15 : 1$. С данным типом взаимодействия генов связано наследование *количественных признаков*, которые необходимо измерять, взвешивать, подсчитывать, то есть оценивать в количественном выражении. Большинство хозяйственно-ценных признаков растений и животных контролируется полимерными генами: урожайность, высота растений, число зерен, качество зерна, устойчивость к неблагоприятным факторам среды, полевая устойчивость к болезням, жирность молока, молочность скота, яйценоскость и т.д.

При дигенном контроле признака (двумя парами полимерно действующих генов) ряд распределения фенотипических классов имеет следующий вид – $1 : 4 : 6 : 4 : 1$, что соответствует частотам генотипов с разным количеством доминантных генов. Для тригенного контроля ряд распределения будет следующим – $1 : 6 : 15 : 20 : 15 : 6 : 1$.

При полимерном взаимодействии генов степень проявления признака зависит от дозы, числа доминантных генов. Максимальное выражение признака будет наблюдаться у генотипа $A_1A_1A_2A_2$ – количество доминантных аллелей 4, так как полимерные гены действуют *аддитивно* (эффект суммируется). Минимальное выражение признака будет наблюдаться у генотипа $a_1a_1a_2a_2$ – количество доминантных аллелей нуль.

4. *Гены-модификаторы*. На фенотипическое проявление данного гена или сочетания генов оказывают влияние другие гены, известные под названием модификаторов. Гены-модификаторы, это гены усиливающие (интенсификаторы) или ослабляющие (супрессоры) действие главного гена.

Главные гены – это гены, определяющие развитие признака и свойства, например, выработку пигментов, наличие или отсутствие цианида, устойчивость или чувствительность к заболеваниям и т.д. Гены-модификаторы сами по себе не определяют какую-либо качественную реакцию или признак.

Отличия расщепления фенотипических классов не противоречат законам наследования, установленным Г. Менделем, а наоборот, углубляют и показывают многогранность явления. При взаимодействии неаллельных генов характер передачи генов и соотношение генотипических классов не изменяется.

Задача 3. При скрещивании растений льна с гладкой формой лепестков в первом поколении все растения имели гладкие лепестки, а во втором среди 632 растений 125 имели гофрированную форму лепестков, остальные – гладкую. Как наследуется признак? Каковы генотипы исходных растений и растений F_1 ?

Решение

1. В F_1 единообразие, по-видимому, исходные растения гомозиготны.
2. В F_2 расщепление не соответствует расщеплению при моногенном наследовании $3 : 1$, поэтому предполагаем дигенное наследование. Находим величину одного возможного сочетания гамет: $632 : 16 = 39,5$. Расщепление в опыте: $507 : 39,5 = 12,8$; $125 : 39,5 = 3,2$, т.е. примерно $13 : 3$.

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

Поскольку исходные растения с гладкими лепестками гомозиготны, в генотипе одного из них должен присутствовать аллель A – $AABB$, а в генотипе другого два рецессивных аллеля b – $aabb$, растения F_1 – дигетерозиготны ($AaBb$).

3. Запишем схему скрещивания, получим F_1 и F_2 .

Для определения результата F_2 необходимо начертить .

- 3) В F_2 наблюдается расщепление в соотношении $13 : 3$. Данное числовое соотношение результат следующего видоизменения формулы $9 : 3 : 3 : 1$ – $13[9 A_ B_ + 3 A_ bb + 1 aabb] : 3 aaB_$.

Тема 2. Хромосомная теория наследственности

Хромосомная теория наследственности, согласно которой гены расположены в хромосомах, была экспериментально доказана Т. Морган и его сотрудниками на плодовой мушке дрозофиле *Drosophila melanogaster*.

Изучая этот раздел, следует внимательно рассмотреть механизм определения пола и наследования признаков, сцепленных с полом, поскольку это были первые генетические опыты Т. Моргана, которые экспериментально доказали локализацию генов в хромосомах. Впервые Томас Морган (1910) и Кальвин Бриджес (1916) обнаружили соответствие между поведением конкретного гена (ген окраски глаз *W-w*) и конкретной хромосомы (X).

Подтверждением хромосомной теории наследственности, сформулированной Т. Морганом, является сцепленное наследование признаков (рассмотрите в учебнике пример скрещивания особей, различающихся по окраске тела и длине крыльев).

Объединение множества генов в одной хромосоме определяет характер наследования признаков, контролируемых данными генами. Такое наследование называется *сцепленным*, а под *сцеплением генов* понимается совместная передача их из поколения в поколение в противоположность независимому комбинированию.

Совокупность всех генов, локализованных в одной хромосоме, образует *группу сцепления*. Локализация генов в одной хромосоме (группе сцепления) исключает возможность их независимого наследования, свободной комбинации и обуславливает совместную передачу потомству родительского сочетания аллелей. Гены одной группы сцепления наследуются независимо от генов другой группы сцепления.

Необходимо обратить внимание на то, что генотип при сцепленном наследовании записывается по-другому в сравнении с дигибридным скрещиванием. Дигетерозиготу *AaBb* можно представить в хромосомной форме, с учетом локализации их в хромосомах: $\frac{AB}{ab}$ и $\frac{Ab}{aB}$ (хромосома изображается одной непрерывной черточкой).

Сцепление генов может быть *полным* и *неполным* (частичным), что определяется степенью связи аллелей двух генов в мейозе.

Локализация генов в хромосомах определяет характер наследования признаков, детерминируемых данными генами. В анализирующем скрещивании фенотип потомства прямо отражает типы гамет, формируемые гетерозиготным родителем.

1. *При локализации генов A и B в разных, негомологичных хромосомах* гены комбинируются случайно, независимо друг от друга, сцепление между ними отсутствует. При независимом расщеплении аллелей двух генов, обусловленном независимым распределением двух пар хромосом, в анализирующем скрещивании следует ожидать равное соотношение четырех генотипов (1:1:1:1). В результате мейоза дигетерозигота $AaBb$ образует четыре типа гамет AB , Ab , aB , ab с равной частотой (0,25). Два из них содержат те же сочетания аллелей, что и родители (AB и ab), а два – новые, рекомбинантные сочетания аллелей (Ab и aB). Поэтому, если гены находятся в независимо расходящихся разных хромосомах, то частота рекомбинации равна 50 % ($50/100 = 0,5$ или 50 %). Обратное утверждение не всегда справедливо.

2. *Гены A и B локализованы в одной хромосоме.*

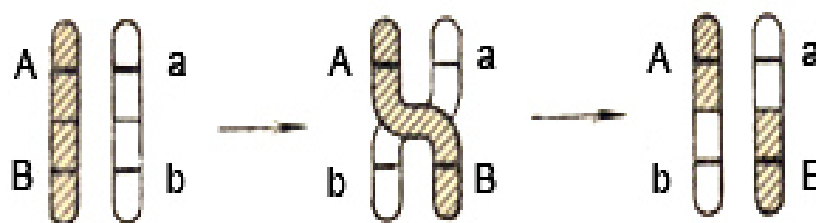
Абсолютная связь между двумя генами (полное сцепление) приводит к тому, что полностью исключается комбинация родительских аллелей – кроссинговер отсутствует и гибрид формирует только два типа гамет – *некроссоверные* (нерекомбинантные) гаметы родительских типов. В потомстве от анализирующего скрещивания следует ожидать появления лишь двух генотипов в соотношении 1 : 1. Полное сцепление наблюдается только при очень близком расположении генов и встречается довольно редко. У организмов, в клетках которых кроссинговер в норме не происходит, например, половые клетки самцов дрозофилы, самок тутового шелкопряда, наблюдается полное сцепление.

3. *Гены A и B локализованы в одной хромосоме, неполное сцепление.* *Неполное сцепление* генов – результат кроссинговера между сцепленными генами. В анализирующем скрещивании образуется четыре разных генотипа, как и при независимом наследовании, но наблюдается отклонение от

соотношения 1 : 1 : 1 : 1. При неполном сцеплении генов рекомбинантные типы гамет, имеющие новые аллельные комбинации, образуются с меньшей частотой ($< 50\%$), чем родительские типы гамет ($> 50\%$). Отклонение от ожидаемого при независимом наследовании расщеплении свидетельствует о сцеплении генов.

С увеличением расстояния между генами доля рекомбинантных гамет по этим генам увеличивается. При больших межгенных расстояниях доля рекомбинантных гамет приближается к 50 % и к соотношению родительских и кросс-соверных типов гамет, равному 1 : 1 : 1 : 1.

Кроссинговер можно представить следующей схемой:



В результате такого обмена образуются кроссоверные хромосомы (Ab и aB), которые при расхождении дают *кроссоверные гаметы* (Ab и aB).

Кроссинговер изменяет характер локализации генов в группах сцепления, происходит перекомбинация генов, расширяется возможность комбинативной изменчивости, что очень важно для эволюции и в селекции.

Частота кроссинговера измеряется отношением числа особей, у которых обнаруживается кроссинговер (кроссоверов), к общему числу особей в потомстве анализирующего скрещивания и выражается в процентах.

Частоту кроссинговера определяют по формуле:

$$rf = \frac{\text{число кроссоверов}}{\text{общее число особей от анализирующего скрещивания}} \times 100 = \%$$

Открытие *закона аддитивности* и создание теории линейного расположения генов в хромосоме, а также возможность по частоте кроссинговера установить расстояние между генами, позволили подойти к решению вопроса о составлении карт распределения генов в хромосоме.

Генетическая карта или карта сцепления (linkage map) представляет собой схему взаимного расположения генов на хромосоме (в определенной группе сцепления), включающая данные об относительном удалении генов друг от друга (генетические расстояния в условных единицах). Единица измерения расстояния на генетической карте – *сантиморган* (сМ). 1 сМ соответствует приблизительно 1 миллиону п.н. и означает вероятность расхождения двух локусов в процессе рекомбинации в мейозе, равную 1 %.

Постарайтесь разобраться в принципах, положенных в основу составления карт хромосом, и методах картирования.

Задача 4. От скрещивания растений кукурузы, имеющих окрашенный алейрон и гладкий эндосперм, с растениями с неокрашенным алейроном и морщинистым эндоспермом, в F_1 все растения имели семена с окрашенным гладким эндоспермом. В F_2 получилось расщепление:

окрашенных гладких семян	4152
неокрашенных морщинистых	4166
окрашенных морщинистых	149
неокрашенных гладких семян	152

Как расположены гены: в одной паре хромосом или разных? Если в одной, то, на каком расстоянии друг от друга. Приведите схему скрещивания.

Решение

1. В анализирующем скрещивании наблюдается появление четырех фенотипических классов, но соотношение их не соответствует формуле 1:1:1:1. Особей родительских фенотипов получилось значительно больше 4152 и 4166 (>50 %), а рекомбинантных – 149 и 152, значительно меньше (<50 %). Отклонение от соотношения 1:1:1:1, характерного для независимого наследования признаков, указывает на сцепленное наследование двух признаков. Гены, определяющие окраску и форму эндосперма, расположены в одной хромосоме. Рекомбинантные особи: окрашенные морщинистые (149) и неокрашенные гладкие (152), образовались в результате кроссинговера.

2. Запишем схему скрещивания

фенотипы	окрашенный алейрон	x	неокрашенный алейрон
родительских форм	гладкий эндосперм		морщинистый эндосперм

генотипы	$\frac{AB}{AB}$	x	$\frac{ab}{ab}$
родительских форм			
гаметы	$\frac{AB}{AB}$		$\frac{ab}{ab}$

генотип F₁

$$\frac{AB}{ab}$$

фенотип

окрашенный алейрон
гладкий эндосперм

3. Проводим анализирующее скрещивание:

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

Гибрид F₁ $\frac{AB}{ab}$ формирует четыре типа гамет:

AB и ab – некроссоверные и Ab и aB – кроссоверные, а анализатор $\frac{ab}{ab}$ формирует один тип гамет ab.

Результат анализирующего скрещивания:

	$\frac{AB}{ab}$	$\frac{ab}{ab}$	$\frac{Ab}{ab}$	$\frac{aB}{ab}$
	некроссоверные особи		кроссоверные особи	
Fa	окраш.	неокраш.	окрашен	неокрашен.
	гладкие	морщин.	морщин.	гладкие
	4152	4166	149	152

1. Определим расстояние между генами *A* и *B* по формуле:

$$rf = \frac{\text{число кроссоверов}}{\text{общее число особей от анализирующего скрещивания}} \times 100 = \%$$

$$rf_{AB} = \frac{149+152}{8619} \times 100 = 3,49\%$$

Частота рекомбинации между генами *A* и *B* равна 3,49 %.

Тема 4. Молекулярные основы наследственности

Исследования, проведенные в период с 1944 по 1953 гг., доказали, что генетическую основу жизненных процессов составляет молекула ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота).

Роль нуклеиновых кислот в передаче наследственной информации была показана в опытах трех совершенно различных типов: опыты по трансформации у пневмококка (*Diplococcus pneumoniae*) (Гриффит, 1928); эксперимент Херши-Чейз – нуклеиновые кислоты наследственный материал вирусов (1952) и опыты на вирусе табачной мозаики (ВТМ). ДНК является носителем и хранителем наследственной информации (программы), обеспечивает ее преемственность от клетки к клетке, от организма к организму.

Строение молекулы ДНК было расшифровано в 1953 г. Дж. Уотсоном, Ф. Криком на основании результатов состава оснований в молекулах ДНК после гидролиза (Э. Чаргафф) и дифракционного анализа структуры ДНК с помощью рентгеновских лучей (Р. Франклин, М. Уилкинсон). ДНК – это крупный биополимер, состоящий из двух полинуклеотидных цепочек, закрученных вокруг общей оси в двойную спираль. В состав мономера – *нуклеотида* - входят: *остаток фосфорной кислоты* (PO_4); *пятиуглеродный сахар* – *дезоксирибоза*; одно из четырех *азотистых оснований* (аденин, тимин, гуанин, цитозин). Аденин (А) и гуанин (Г) представляют *пуриновые*, а тимин (Т) и цитозин (Ц) – *пиримидиновые* основания. В нуклеотидах к молекуле дезоксирибозы с одной стороны присоединяется азотистое основание, а с другой – остаток фосфорной кислоты.

Между азотистыми пуриновыми и, соответственно, пиримидиновыми основаниями устанавливаются водородные связи. Четкое соответствие (взаимодополнение) аденина – тимину, гуанина – цитозину называется *комплементарностью*. Содержание пуринов в ДНК всегда равно содержанию пиримидинов. В пределах пуриновой группы содержание аденина и гуанина может быть различно, так же, как в пределах пиримидинов содержание тимина и цитозина. В пределах любой цепи допускается любая последовательность оснований. Возможное число различных последовательностей пар оснований в молекуле ДНК практически бесконечно и способно кодировать колоссальное количество информации.

Согласно модели Уотсона-Крика комплементарные цепи должны быть *антипараллельны*. Только в этом случае две комплементарные, полинуклеотидные цепи смогут сформировать двойную спираль. Антипараллельная структура ДНК означает, что если один конец полинуклеотидной цепочки оканчивается гидроксильной группой – ОН, связанным с третьим атомом углерода дезоксирибозы (3' – конец), то вторая полинуклеотидная цепочка должна оканчиваться трифосфатом, связанным с 5 атомом углерода дезоксирибозы (5' – конец).

Молекула ДНК обладает свойством самоудвоения. Поскольку две цепи ДНК комплементарны, каждая из них при расплетании двойной спирали может служить матрицей для синтеза новой комплементарной цепи, образуя при этом две одинаковые дочерние молекулы (*полуконсервативная* модель репликации). *Репликация* – это создание себе подобной структуры, что позволяет точно воспроизводить генетическую информацию, хотя возможны и ошибки. Синтез ДНК как у прокариот, так и у эукариот осуществляется при участии множества разных ферментов.

В реализации генетической информации принимают участие разные типы РНК. Необходимо рассмотреть отличие молекулы РНК от ДНК и типы РНК в зависимости от их функций (*информационная* - и-РНК, *транспортная* - т-РНК, *рибосомальная* - р-РНК).

Генетическая информация реализуется посредством двух этапов (рис.1).

Транскрипция («переписывание») – процесс считывания информации с определенного участка ДНК (гена) на и-РНК, т.е. происходит синтез молекулы и-РНК. С молекулярной точки зрения ген представляет собой специфическую нуклеотидную последовательность, транскрибируемую в РНК. Подавляющее большинство транскрибируемых последовательностей ДНК составляют так называемые структурные гены, на которых синтезируются и-РНК. Конечным продуктом структурного гена является белок. У прокариот структурный ген представляет собой непрерывный участок молекулы ДНК.

С помощью фермента РНК-полимераза, которая присоединяется к особому участку ДНК (промотор) и расплетает двойную спираль, считывается информация в направлении от 5'-конца к 3'-концу транскрибируемой цепи ДНК. По мере продвижения полимеразы вдоль молекулы ДНК нуклеотиды, комплементарные нуклеотидам молекулы ДНК, последовательно присоединяются к синтезируемой цепи РНК (рис. 2). Таким образом, в РНК напротив аденина (А) ДНК включается урацил (У), напротив гуанина (Г) – цитозин (Ц), напротив тимина (Т) – аденин (А), напротив цитозина (Ц) – гуанин (Г). Движение РНК-полимеразы вдоль цепи ДНК происходит до тех пор, пока не встретится так называемый сигнал *терминации* (стоп-кодон), т.е. завершается процесс синтеза РНК.

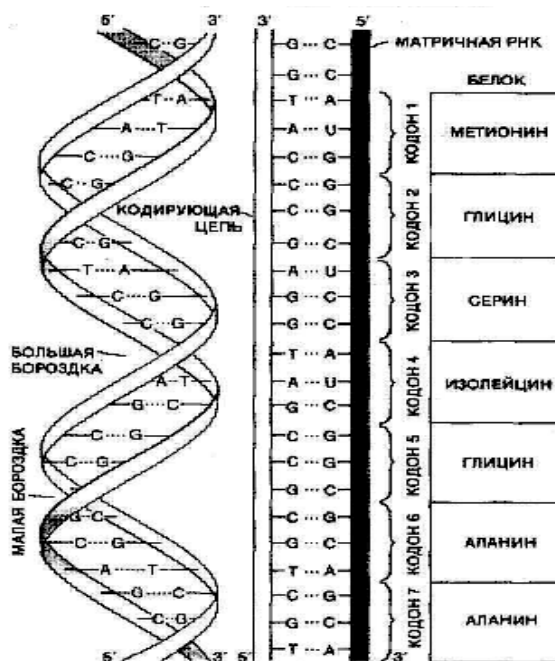


Рис. 1. Процесс реализации генетической информации (по Г. Фельзенфельду, 1985).

У эукариот большинство структурных генов состоит из нескольких дискретных кодирующих областей (экзонов), разделенных некодирующими областями (интронами). Синтезированная молекула РНК подвергается процессингу («созревание»), т.е. молекула разрезается на фрагменты. Некодирующие участки гена (*интроны*) вырезаются, а экзоны сшиваются друг с другом «торец в торец» (сплайсинг) с образованием функциональной мРНК.

В итоге из первичного транскрипта образуется матричная РНК (м-РНК), которая через поры в ядерной мембране выходит в цитоплазму к рибосомам, где синтезируется белок.

Следующий этап реализации генетической информации называется *трансляцией* («передача») – это перевод последовательности нуклеотидов и-РНК в последовательность аминокислот белка. Обычно выделяют 3 этапа трансляции: инициацию, элонгацию, терминацию.

Каждая аминокислота кодируется *триплетом* – тремя последовательными нуклеотидами. Триплет и-РНК называется кодоном, а триплет т-РНК – антикодоном. На рибосоме молекулы т-РНК, несущие определенные аминокислоты, взаимодействуют с и-РНК по принципу комплементарности.

Таким образом, генетическая информация реализуется в соответствии с программой, записанной с помощью генетического кода, согласно схеме:



Генетический код – это система записи последовательности расположения нуклеотидов в молекуле нуклеиновых кислот, определяющая последовательность аминокислот в молекуле синтезируемого белка (табл. 1).

Генетический код обладает рядом свойств.

1. *Триплетность*. Каждая аминокислота кодируется тремя нуклеотидами (триплетом).

1. *Вырожденность (избыточность)*. Одна аминокислота может кодироваться несколькими триплетами, исключение составляют метионин и триптофан.

2. *Неперекрываемость*. Считывание генетической информации не допускает возможности перекрывания кодонов между собой.

3. *Однонаправленность*. Кодоны последовательно прочитываются в направлении от 5'-конца к 3'-концу.

4. *Универсальность.* У всех организмов генетическая информация кодируется одинаково, за исключением митохондриальной ДНК.

Таблица 1 - Генетический код

Аминокислота	Кодирующие триплеты - кодоны
Аланин (ала)	ГЦУ ГЦЦ ГЦА ГЦГ
Аргинин (арг)	ЦГУ ЦГЦ ЦГА ЦГГ АГА АГГ
Аспарагин (асп)	ААУ ААЦ
Аспарагиновая кислота (аспк)	ГАУ ГАЦ
Валин (вал)	ГУУ ГУЦ ГУА ГУГ
Гистидин (гис)	ЦАУ ЦАЦ
Глицин (гли)	ГГУ ГГЦ ГГА ГГГ
Глутамин (глу)	ЦАА ЦАГ
Глутаминовая кислота (глук)	ГАА ГАГ
Изолейцин (илей)	АУУ АУЦ АУА
Лейцин (лей)	ЦУУ ЦУЦ ЦУА ЦУГ УУА УУГ
Лизин (лиз)	ААА ААГ
Метионин (мет)	АУГ
Пролин (про)	ЦЦУ ЦЦЦ ЦЦА ЦЦГ
Серин (сер)	УЦУ УЦЦ УЦА УЦГ АГУ АГЦ
Тирозин (тир)	УАУ УАЦ
Треонин (тре)	АЦУ АЦЦ АЦА АЦГ
Триптофан (три)	УГГ
Фенилаланин (фен)	УУУ УУЦ
Цистеин (цис)	УГУ УГЦ
Стоп-кодон	УГА УАГ УАА

Следует изучить схему белкового синтеза и характер регуляции биосинтеза белков в клетке на примере лактозного оперона *E. coli*.

Необходимо рассмотреть подробно современное представление о гене, вопросы генетической инженерии. Представление о гене постоянно эволюционирует по мере совершенствования методов генетического анализа. Современные представления о гене имеют принципиальное значение для развития фундаментальной и прикладной генетики, в разработке методов генетической инженерии, в использовании биотехнологии для решения практических задач в селекции, семеноводстве и растениеводстве.

Решение задач по молекулярной генетике предусматривает знание молекулярных основ наследственности: кодирование генетической

информации, процессов репликации ДНК, принципов транскрипции и трансляции наследственной информации.

Характер решения задач по молекулярной генетике можно рассмотреть на следующем примере.

Задача 5. Приведите графическую модель гена, если белковая молекула имеет следующий состав и последовательность аминокислот: глицин-лизин-пролин-серин.

Решение. Запишем возможную последовательность нуклеотидов соответствующего участка и-РНК в соответствии с генетическим кодом, приведенным в таблице 1.

Белок: глицин — лизин — пролин — саран

	ГТУ	ААА	ЦЦУ	УЦУ
и РНК	ГТЦ	ААГ	ЦЦЦ	УЦЦ
	ГТА		ЦЦА	УЦА
	ГТГ		ЦЦГ	УЦГ
	4	х 2	х 4	х 4 = 128

Как видно, участок белка с этой последовательностью аминокислот мог образоваться в процессе трансляции у 128 вариантов и-РНК.

И-РНК переписывает информацию о структуре белка в процессе транскрипции с гена. Определение разнообразия возможных и-РНК (128) могло образоваться на основе такого же разнообразия генов.

Следовательно, графически можно изобразить 128 вариантов гена, содержащих информацию о данной молекуле белка.

Один из вариантов следующий:

Ген ДНК	ГТТ	ААА	ЦЦТ	ТЦТ
	ЦАА	ТТТ	ГГА	АГА
и-РНК	ГУУ	ААА	ЦЦУ	УЦУ

Тема 5. Генетические процессы в популяциях

В свободно размножающейся многочисленной популяции, в которой не ведется отбор, отсутствуют значимые мутации и миграция, из поколения в

поколение сохраняется определенная структура (соотношение генотипов и концентрация аллелей). Динамическое равновесие *панмиктической* популяции теоретически описывается *законом Харди-Вайнберга*, по которому частота встречаемости любого аллеля в идеальной популяции есть величина постоянная.

Пользуясь формулой Харди-Вайнберга: $p^2AA + 2pqAa + q^2aa = 1$ можно выяснить соотношение генотипов в популяции. В формуле относительная частота доминантного аллеля *A* обозначена через *p*, а частота рецессивного аллеля *a* — через *q* и $p + q = 1$. Три слагаемых формулы означают частоту генотипов, соответственно *AA*, *Aa* и *aa*. Вполне очевидно, что систематически проводимый человеком отбор среди растительных организмов и животных оказывает влияние на структуру популяций. Попробуйте ответить на такой вопрос: влияет ли инбридинг на структуру свободно размножающейся популяции?

Несмотря на то, что закономерности, установленные Харди и Вайнбергом, правильны только для идеальной, панмиктической популяции, этот закон очень важен и для анализа динамики генетических преобразований естественных популяций и для изучения эволюционных процессов.

В реальных естественных популяциях их генетическое строение из поколения в поколение изменяется под действием следующих факторов: отсутствие или ограничение свободы скрещивания — нарушение панмиксии; дрейфа генов; мутационного процесса; миграций; отбора. Проанализируйте влияние каждого из этих факторов и уясните, как под их действием преобразуется наследственность сортов растений и пород животных и целых видов.

Задача 6. Апробацией посева подсолнечника установлено, что в его посевах 4% семян не имеют панцирного слоя. Наличие у семян панцирного слоя — доминантный признак, беспанцирность — рецессивный, обозначим их соответственно буквами *A* и *a*.

Ставится задача вычислить частоту доминантного и рецессивного генов в популяции и определить ее генетическую структуру.

Решение задачи: Известно, что согласно закону Харди-Вайнберга частота генотипов в популяции выражается уравнением: $p^2 + 2pq + q^2 = 1$, где p - частота доминантного гена (A), q - частота рецессивного гена (a), а сумма частот этих генов равна единице, т. е. $p + q = 1$

По условиям задачи известна также частота в популяции рецессивных гомозиготных генотипов - q^2 . Она равна $q^2 = 4\%$, что в долях единицы соответствует 0,04.

1. Определим частоту встречаемости в данной популяции рецессивного гена - q .

Если $q^2 = 0,04$, то $q = \sqrt{q^2}$ или $q = \sqrt{0,04} = 0,2$ или 20 %.

2. Определим частоту доминантного гена - p .

Если $p + q = 1$, то $p = 1 - q$, что в нашем случае соответствует $p = 1 - 0,2 = 0,8$, или 80%.

Зная частоту в популяции генов — доминантного 0,8 и рецессивного 0,2, а также рецессивных гомозиготных генотипов, можно определить остальные составные части данной структуры популяции.

3. Теперь следует определить среди фенотипически одинаковых семян, имеющих панцирный слой, частоту генотипов гомозигот (AA) и гетерозигот (Aa).

Если $p = 0,8$, то $p^2 = 0,8 \times 0,8 = 0,64$. Это и есть частота гомозиготных генотипов — $AA = 0,64$, или 64%,

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

Таким образом, генетическая структура данной популяции подсолнечника следующая:

AA — 64%	A — 80%
Aa — 32%	a — 20%
aa — 4%	

5.1. Вопросы индивидуальных заданий для выполнения контрольной работы

1. Предмет и задачи лесной генетики. Методы генетики. Краткая история развития генетики. Место генетики в системе биологических наук.
2. Значение цитологического метода. Строение хромосом. Кариотип. Идиограмма. Организация ДНК в хромосомах. Хроматин.
3. Клеточный цикл. Митоз. Отклонения от типичного хода митоза: эндомиоз, амитоз, политения.
4. Жизненный цикл у растений. Мейоз. Биологическое значение мейоза.
5. Микроспорогенез и образование мужского гаметофита у растений. Макроспорогенез и формирование зародышевого мешка *Poligonum* – типа.
6. Двойное оплодотворение. Эмбриогенез. Апомиксис и его типы: партеногенез, апогамия, апоспория, адвентивная эмбриония.
7. Грегор Мендель и его метод. Моногибридное скрещивание. Полное и неполное доминирование.
8. Реципрокное, возвратное и анализирующее скрещивания.
9. Дигибридное скрещивание при полном и неполном доминировании. Условия осуществления менделевских закономерностей.
10. Тригибридное скрещивание. Полигибридное скрещивание. Значение мейоза в осуществлении законов Менделя.
11. Аллельное взаимодействие генов.
12. Наследование признаков при неаллельном взаимодействии генов.
13. Принципы количественной генетики и использование их в селекции лесных древесных пород.
14. Трансгрессия. Плейотропия. Рассмотреть на конкретном примере.
15. Экспрессивность и пенетрантность. Норма реакции.
16. Хромосомное определение пола. Гены половых хромосом. Х-сцепленные, голландические, частично сцепленные с полом признаки.
17. Томас Морган и его школа. Основные положения хромосомной теории Моргана. Сцепленное наследование с полом.
18. Типы детерминации пола (человек, курица, кузнечик, пчела). Пол и половые хромосомы у растений.
19. Половые формы цветков и половые типы культурных растений.
20. Роль условий среды в определении пола. Соотношение полов и возможности его регулирования. Ранняя диагностика пола.
21. Явление сцепленного наследования. Полное и неполное сцепление генов.
22. Линейное расположение генов. Генетические и цитологические карты хромосом. Их сравнение.
23. Роль кроссинговера и рекомбинации генов в эволюции и селекции растений.
24. ДНК – носитель наследственности. Химический состав и видовая специфичность ДНК. Модель ДНК Дж. Уотсона и Ф. Крика. Формы ДНК.
25. Репликация ДНК и её типы. Ферменты репликации. Синтез ДНК *in vitro*.
26. Типы РНК в клетке, особенности их строения. Транскрипция, обратная транскрипция.

27. Генетический код и его свойства. Расшифровка генетического кода.
28. Синтез белка в клетке.
29. Уникальные и повторяющиеся последовательности. Структурные гены: внутренняя организация. Созревание РНК: процессинг, сплайсинг.
30. Эволюция представлений о гене.
31. Проблемы генной инженерии. Методы выделения и синтеза генов.
32. Понятие о генных векторах. Прямые методы переноса генов. Использование Ti-плазмид *A. tumefaciens*.
33. Доказательства интеграции чужеродных генов. Достижения в области трансгеноза у растений. Мобильные генетические элементы.
34. Понятие о геноме и методы его секвенирования.
35. Применение методов молекулярной генетики в лесном хозяйстве.
36. Генофонд лесных древесных растений и его сохранение.
37. Классификация изменчивости. Модификационная изменчивость и ее значение. Длительные модификации. Морфозы.
38. Мутационная изменчивость. Основные положения мутационной теории Г. де Фриза и С.И. Коржинского.
39. Принципы классификации мутаций и основные типы.
40. Спонтанный мутагенез. Причины спонтанных мутаций. Частота спонтанных мутаций. Мутабельность как случайный, ненаправленный процесс.
41. Индуцированный мутагенез. Виды, способы воздействия и дозировки основных мутагенов.
42. Репарация повреждений генетического материала.
43. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова.
44. Хромосомные мутации. Особенности мейоза при различных типах хромосомных перестроек.
45. Генные мутации. Классификация. Механизм возникновения.
46. Полиплоидия. Автополиплоидия. Мейоз у автополиплоидов и характер расщепления. Триплоиды. Использование автополиплоидов в селекции древесных растений.
47. Аллополиплоидия. Роль аллополиплоидии в эволюции и селекции древесных растений.
48. Анеуплоидия. Механизм возникновения. Особенности мейоза и образования гамет у анеуплоидов, их жизнеспособность. Экспериментальное получение анеуплоидных растений и их значение для генетических исследований.
49. Гаплоидия. Искусственное получение гаплоидов. Использование гаплоидии в генетике и селекции.
50. Понятие об отдаленной гибридизации. Нескрещиваемость видов и ее причины. Методы преодоления нескрещиваемости.
51. Бесплодие отдаленных гибридов, его причины и способы преодоления.
52. Формообразовательный процесс у отдаленных гибридов. Синтез и ресинтез видов.
53. Гибридизация соматических клеток разных видов и родов растений.
54. Понятие об инбридинге и аутбридинге. Генетическая сущность инбридинга.

55. Практическое использование инбредных линий. Измерение степени инбридинга. Коэффициент инбридинга. Использование коэффициентов инбридинга.
56. Система самонесовместимости у высших растений. Гаметофитная, спорофитная и гетероморфная несовместимость.
57. Явление гетерозиса. Типы гетерозиса. Теории гетерозиса.
58. Общая и специфическая комбинационная способность.
59. Использование цитоплазматической мужской стерильности, несовместимости, полиплоидии для получения гетерозисных гибридов.
60. Нехромосомная наследственность. Генетика стерильности. Цитоплазматическая мужская стерильность.
61. Пластидная наследственность. Исследования пестролистности у растений. Картирование генов хлоропластной ДНК. Геном хлоропластов.
62. Понятие о генетике популяций. Генетическая гетерогенность популяций. Генофонд. Внутрипопуляционный полиморфизм.
63. Панмиктические популяции. Закон Харди-Вайнберга. Равновесие в панмиктической популяции. Условия равновесия в популяции.
64. Генетический анализ лесных популяций.
65. Основные факторы эволюции в популяции и их влияние на генетическую структуру популяции.
66. Значение популяционной генетики для селекции, решения проблем сохранения генофонда культурных и дикорастущих растений.
67. Основные этапы онтогенеза. Онтогенетическая адаптация. Механизм онтогенетической адаптации растений.
68. Генетическая программа индивидуального развития и ее реализация. Влияние условий прохождения онтогенеза на формирование признаков и свойств у растений.
69. Ель зеленошишечной формы скрещена с красношишечной. В F_1 половина гибридов имела зеленую окраску шишек. Определите генотип исходных родительских форм, если допустить, что ген A обуславливает красную окраску шишек, а его рецессивный аллель a – зеленую. Привести схему скрещивания.
70. Допустим, что у дуба черешчатого эллиптическая форма желудей доминирует над бочковидной. Напишите генотипы всех растений в следующих скрещиваниях:
- а) эллиптическая \times бочковидная – все потомки эллиптические;
 - б) эллиптическая \times бочковидная – половина потомков эллиптическая;
 - в) бочковидная \times бочковидная – потомки только бочковидные
71. От скрещивания высокорослых томатов с карликовыми получили высокорослые гибриды F_1 . Какие результаты по фенотипу и генотипу ожидают в возвратных скрещиваниях?
72. От скрещивания безостого сорта пшеницы с остистым сортом получили гибриды F_1 , оказавшиеся безостыми. Какие результаты по фенотипу и генотипу получат в анализирующем скрещивании?

73. У ячменя раннеспелость доминирует над позднеспелостью. При скрещивании раннеспелого сорта с позднеспелым в F_2 получено 180 раннеспелых и 80 позднеспелых. Дайте генетические обозначения генотипам и фенотипам, формулу расщепления и доказательство соответствия теории экспериментальных данных.
74. У пшеницы карликовость доминировала над высокорослостью. В скрещиваниях получены расщепления по фенотипу 3 : 1 и 1 : 1. Определите генотипы и фенотипы родителей.
75. У космеи красная окраска цветков не полностью доминирует над белой. У гетерозиготных растений цветки розовые. В скрещиваниях получены расщепления по фенотипу 1 : 2 : 1 и 1 : 1. Определите генотипы и фенотипы родителей.
76. При скрещивании томатов с зелеными листьями между собой наблюдали расщепление в отношении двух растений с зелеными, одно растение с желтыми листьями. При анализе по другому признаку: густоопушенные нормальные листья, расщепления также соответствовали 2 : 1. Объясните полученные результаты.
77. От скрещивания устойчивого к головне фуркатного ячменя с восприимчивым к головне остистым ячменем получили гибриды F_1 , устойчивые к головне с фуркатным колосом. Что ожидают по фенотипу и генотипу в анализирующем скрещивании, если наследование признаков независимое?
78. 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 фенотипы родителей и гибридов F_1 и F_2 . Каковы ожидаемые результаты от обоих беккроссов?
79. При скрещивании растений львиного зева с красными пилорическими (правильными) цветками с растениями, имеющими желтые зигоморфные (неправильные) цветки, в F_1 все растения имели розовые зигоморфные цветки. От скрещивания гибридов F_1 с растениями, имевшими желтые пилорические цветки, получили 39 растений с розовыми зигоморфными цветками, 44 с розовыми пилорическими, 42 с желтыми зигоморфным и 40 с желтыми пилорическими цветками. Почему среди потомков не появились растения с красными цветками? Какое скрещивание следует поставить, чтобы получить такие растения?
80. У земляники красная окраска ягод не полностью доминирует над белой, а нормальная чашечка — над листовидной. У дигетерозиготы ягоды розовые с промежуточной чашечкой. Какое будет потомство от семенного размножения земляники, имеющей розовые ягоды и промежуточную чашечку (наследование признаков независимое)?

81. Растение имеет генотип $AABVssDd$. Гены наследуются независимо.

1) Сколько типов гамет образует это растение? 2) Сколько фенотипов и в каком соотношении может быть получено в потомстве этого растения при самоопылении: а) при условии полного доминирования по всем генам? б) при условии неполного доминирования по гену B ?

82. От скрещивания двух белоцветковых растений флокса с блюдцеобразными цветками в F_1 получено расщепление: 49 растений с белыми блюдцеобразными цветками, 24 – с белыми воронкообразными, 17 – с кремовыми блюдцеобразными и 5 с кремовыми воронкообразными цветками. Можно ли на основании результатов данного скрещивания определить, как наследуются эти признаки? Определите генотипы исходных растений. Какое расщепление должно произойти, если скрестить исходные растения с кремовыми воронкообразными цветками из F_1 ?

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

84. При скрещивании двух карликовых растений кукурузы получено потомство F_1 нормальной высоты. В F_2 от скрещивания между собой растений F_1 было получено 452 растения нормальной высоты и 352 карликовых растения. Объясните результаты расщепления и напишите генотипы родительских форм.

85. Допустим, что различие по урожайности между двумя чистыми сортами овса, один из которых даёт около 4 г зерна, а другой – около 10 г на одно растение, зависит от трёх несцепленных полигенов A_1 , A_2 и A_3 . Каковы будут фенотипы F_1 и F_2 от скрещивания между этими сортами?

86. Допустим, у лиственницы сибирской плотность определяется полимерным взаимодействием генов от 620 до 725 кг/м³.

Различают следующие типы плотности древесины лиственницы сибирской: рыхлая – меньше 620 кг/м³, средней плотности – 620–650 кг/м³, выше средней – 650–680 кг/м³, плотная – 680–720 кг/м³, очень плотная – больше 725 кг/м³.

Скрестили два организма, имеющие плотность древесины средней и выше средней и генотипы $A_1A_1a_2a_2 \times A_1a_1A_2A_2$. Какую максимально возможную плотность древесины могут иметь растения F_1 ?

87. Женское растение дрёмы, имеющее узкие листья, опылили пылью мужского растения с нормальными листьями. В F_1 женские растения имели нормальные листья, а мужские – узкие. Какое потомство следует ожидать в F_2 ?

88. У кукурузы мучнистость эндосперма доминирует над восковидностью, фиолетовая окраска проростков – над зелёной. Гены, контролирующие эти признаки, локализованы в 9 хромосоме соответственно в 59 и 71 локусах. Какой фенотип и генотип будут иметь растения F_1 от скрещивания гомозиготных растений с мучнистым эндоспермом и зелёной окраской проростков с растением, имевшим восковидный эндосперм и фиолетовые

проростки? Какое расщепление по фенотипу вы ожидаете получить в анализирующем скрещивании (F_a)?

89. У растения окрашенный цветок доминирует над неокрашенным, а желтая окраска растения рецессивна к зеленой. Два гетерозиготных растения скрещены с рецессивной гомозиготной формой, в результате получено следующее потомство:

Окраска цветка	Окраска растения	Растение 1	Растение 2
Окрашенный	Зеленая	88	23
Окрашенный	Желтая	12	170
Неокрашенный	Зеленая	8	190
Неокрашенный	Желтая	92	17

Каковы генотипы обоих гетерозиготных растений? Рассчитайте величину кроссинговера.

90. У пшеницы доминантные признаки — восприимчивость к стеблевой ржавчине (A) и восприимчивость к мучнистой ржавчине (B), рецессивные признаки — устойчивость к стеблевой ржавчине (a) и устойчивость к мучнистой росе (b). Наследование сцепленное. Кроссинговер 2%. Какие результаты по фенотипу и генотипу ожидаются в потомстве дигетерозигот $\frac{AB}{ab}$?

91. У ряда сортов хризантемы имеется 18, 36, 54, 72 и 90 хромосом. Опишите эти сорта с генетической точки зрения. Что общего между кариотипами этих сортов? Была обнаружена разновидность хризантем с 27 хромосомами. Почему эти растения оказались стерильными?

92. У примулы *Primula kewensis* 36 хромосом, сходных по морфологии с хромосомами двух родственных видов: *Primula floribunda* ($2n = 18$) и *Primula verticillata* ($2n = 18$). Предположите возможное происхождение *P. kewensis*.

93. Определите последовательность аминокислот белка, закодированной следующей последовательностью нуклеотидов ДНК: ГТГ ЦАГ ЦЦГ АЦЦ ДАТ ЦАГ ГГЦ ГГА. Какой она станет, если 3-й нуклеотид под влиянием радиации будет выбит?

94. Дан участок цепи ДНК: АЦА ААА АТА ЦАГ ЦЦГ. Определите: а) первичную структуру соответствующего белка; б) антикодоны т-РНК, участвующих в синтезе этого белка.

95. Белковая молекула имеет следующий состав и последовательность аминокислот: лизин-триптофан-глутамин-серин-метионин-гистидин-аланин-валин. Дайте графическую модель фрагмента гена. Сколькими способами может быть кодирован этот участок молекулы белка?

96. Каков эффект выпадения из кодирующего участка ДНК:

А Т Г А Ц Т Ц Ц Г Ц Г А А А Г Г Т А Г Ц

- а) последнего нуклеотида;
- б) первого нуклеотида;
- в) первых трех нуклеотидов?

97. У подсолнечника наличие панцирного слоя в семянке доминирует над беспанцирностью. При апробации установлено: беспанцирных семян 9%, остальные панцирные. Вычислите частоты доминантного и рецессивного генов в популяции и определите ее генотипическую структуру.

98. Проводя апробацию табака, установили частоту доминантного гена устойчивости к черной корневой гнили ($p = 0,98$). Определите фенотипическую и генотипическую структуру популяции табака.

99. Альбинизм у ржи наследуется как аутосомно-рецессивный признак. На обследованном участке среди 84 000 растений обнаружено 210 альбиносов. Определите частоту встречаемости гена альбинизма у ржи.

100. В произвольно выбранной популяции частоты аллелей следующие: $p = 0,2$; $q = 0,8$. Частоты генотипов $AA = 0,10$; $Aa = 0,20$; $aa = 0,70$.

Определите, находится ли популяция в равновесии?

Примерное сочетание номеров вопросов контрольной работы

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
0	5,34,62,64, 73,90,91	4,30,60,72, 78,88,100	9,21,63,67, 74,87,97	1,22,53,65, 79,83,93	3,25,52,71, 75,85,98	2,24,58,69, 79,90,91	7,29,54,65, 82,85,92	6,23,51,68,7 8,83,99	10,26,51,70, 80,83,91	11,27,59,64, 81,88,99
1	8,31,57,71, 81,83,96	12,32,55,65, 80,89,99	15,33,56,68, 73,84,92	13,28,50,70, 80,84,98	16,20,49,66, 73,83,92	18,35,48,62, 72,86,94	19,36,44,66, 76,90,91	9,37,62,64,8 1,85,95	10,38,53,70, 75,84,95	6,39,60,71, 81,87,100
2	7,24,51,65, 72,88,95	1,22,49,67, 80,85,94	8,21,55,68, 79,90,93	12,28,47,77, 71,84,92	15,38,48,67, 73,86,93	17,33,50,72, 78,87,94	20,39,54,66, 74,89,93	18,37,52,65, 77,90,95	19,46,61,72, 76,88,93	4,31,46,64, 79,86,97
3	5,21,36,68, 78,86,91	3,26,62,80, 87,65,100	7,34,49,66, 76,87,98	9,40,55,71, 75,86,99	11,29,43,69, 74,88,94	14,39,53,66, 79,88,94	17,35,51,70, 76,83,100	15,27,60,67, 75,90,98	6,37,59,69, 74,89,94	2,47,56,66, 78,87,97
4	14,40,58,68, 82,90,92	17,27,43,64, 79,84,91	4,41,59,67, 75,86,97	11,45,56,65, 74,85,91	14,42,57,68, 80,83,97	16,46,61,66, 82,85,93	2,47,63,67, 77,89,96	3,25,52,66, 77,84,92	5,23,50,65, 82,89,96	13,26,54,66, 80,90,96
5	1,33,43,64, 78,89,92	13,36,63,68, 77,88,94	10,25,42,72, 76,85,91	18,34,41,67, 81,87,95	20,43,56,68, 81,87,100	19,35,61,65, 75,88,93	18,36,54,72, 82,90,95	3,39,51,66,7 4,84,94	11,29,55,68, 82,85,92	14,28,53,65, 73,88,99
6	5,24,39,70, 75,84,96	7,38,63,70, 79,83,95	9,40,52,65, 77,86,96	10,41,60,69, 79,88,94	8,37,50,71, 76,89,93	12,41,59,66, 82,88,99	4,34,62,64,7 5,83,92	1,43,58,70, 73,86,96	6,21,51,71, 73,90,91	12,42,60,67, 74,86,100
7	16,30,41,71, 77,89,96	9,40,59,64, 74,90,97	1,38,61,71, 78,90,98	18,29,59,69, 80,85,97	11,35,51,70, 75,89,98	16,34,59,65, 81,89,96	20,38,55,71, 74,84,95	17,36,60,68, 76,87,97	11,37,52,64, 73,83,98	8,47,59,65, 82,87,91
8	4,45,54,68, 82,87,98	17,40,50,72, 73,89,99	7,29,51,69, 76,90,97	3,42,54,67, 79,88,99	9,42,61,65, 82,80,91	13,30,54,69, 73,84,100	14,34,60,64, 80,87,99	3,36,54,70, 77,85,93	15,39,55,69, 81,85,97	11,43,46,71, 75,86,92
9	18,25,45,69, 77,88,92	8,40,53,72, 76,83,93	12,29,49,71, 81,85,99	17,35,54,70, 75,90,98	14,34,44,72, 80,84,100	5,25,55,64,7 4,85,97	3,23,43,70,7 9,84,96	2,32,52,72, 78,86,94	8,28,48,64, 80,83,95	10,30,45,65, 76,89,98

СОДЕРЖАНИЕ

1. ЦЕЛЬ И ЗАДАЧИ ДИСЦИПЛИНЫ	3
2. ТРЕБОВАНИЯ К РЕЗУЛЬТАТАМ ОСВОЕНИЯ ДИСЦИПЛИНЫ.....	4
3. СОДЕРЖАНИЕ ДИСЦИПЛИНЫ.....	6
4. УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКОЕ И ИНФОРМАЦИОННОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ.....	7
5 . ВЫПОЛНЕНИЕ КОНТРОЛЬНОЙ РАБОТЫ.....	8
5.1. Вопросы для индивидуальных заданий по выполнению контрольной работы	36
6. ПРИЛОЖЕНИЕ 1	43

Составитель
Кондратьева Инесса Витальевна

Лесная генетика

Методические указания
для выполнения контрольной работы

Печатается в авторской редакции

Подписано в печать 2015 г. Агрономический факультет
Формат 60x84 1/16. Объем 5,3 усл. печ. л.
Бумага офсетная.

Отпечатано на агрономическом факультете
Новосибирского государственного аграрного университета
630039, Новосибирск, ул. Добролюбова, 160, каб. 333.