

2.2 Анализ расщепления при дигибридном скрещивании

Дигибридным называется скрещивание, при котором родительские формы отличаются друг от друга по двум парам признаков, например, по форме семян (гладкая или морщинистая) и окраске (жёлтая или зелёная) гороха.

Рассмотрим схему дигибридного скрещивания (рис. 2.4.).

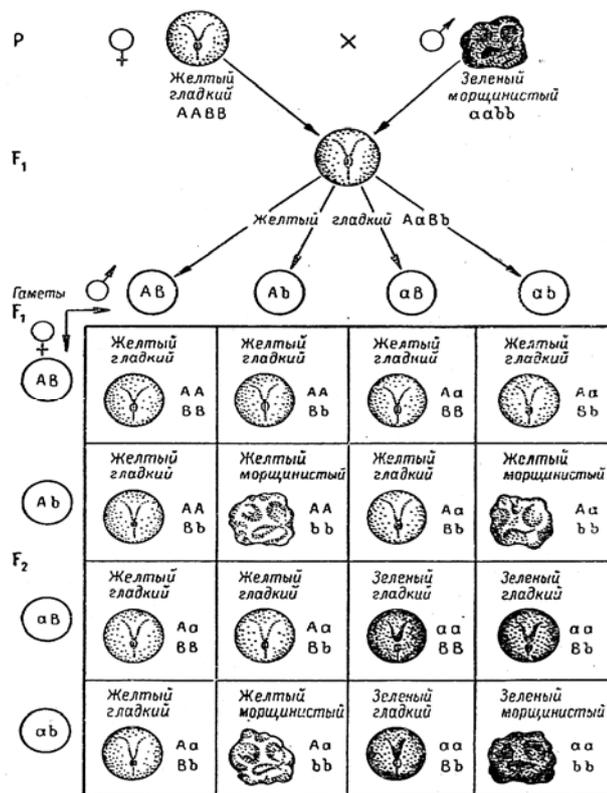


Рис. 2.4. Наследование окраски и формы семян у гороха (Лобашев М.Е., 1969)

В рассматриваемом примере признаки наследуются независимо и распределение генов обусловлено независимым расхождением двух пар гомологичных хромосом в мейозе (рис. 2.5.).

Для наглядности пара гомологичных хромосом, в которой находятся аллели *A* и *a* имеет палочковидную форму, а пара гомологичных хромосом, в

которой находятся аллели B и b – округлую. Гомозиготные родительские формы формируют по одному типу гамет. При их слиянии образуются растения гетерозиготные по двум парам генов ($AaBb$) – дигетерозиготы. Дигетерозиготные растения F_1 образуют $2^2 = 4$ типов гамет.

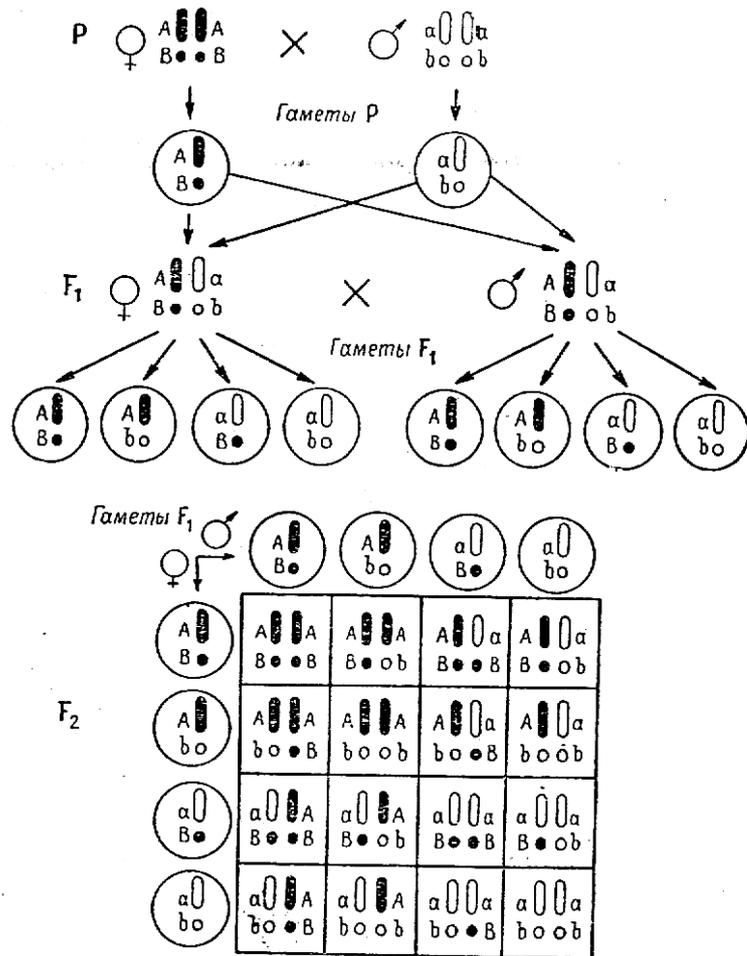


Рис. 2.5. Схема, иллюстрирующая поведение гомологичных хромосом при дигибридном скрещивании (Лобашев М.Е., 1969)

При образовании гамет в каждую гамету случайным образом расходуется по одной хромосоме из каждой гомологичной пары и одному аллелю каждого гена.

Из четырёх типов гамет половина будут иметь аллель A и другая половина – a :

A a

В то же время два из четырёх типов гамет будут иметь аллель B и два – b , которые могут попасть в гамету либо с A , либо с a :

AB aB

Ab ab

При сочетании этих гамет получается $4^2 = 16$ комбинаций.

В F_2 по каждому признаку наследование происходит независимо от другого признака – третий закон Менделя – **закон независимого комбинирования признаков**.

Расщепление по каждой паре признаков в отдельности происходит так же, как и при моногибридном скрещивании в отношении $3 : 1$.

По фенотипу в F_2 расщепление происходит на $2^2 = 4$ класса в соотношении:

$$(3A- : 1aa) \times (3B- : 1bb) =$$

$$9A-B- : 3A-bb : 3aaB- : 1aabb$$

жёлтых жёлтых зелёных зелёных

гладких морщин. гладких морщин.

По генотипу в F_2 расщепление происходит на $3^2 = 9$ классов в соотношении:

$$(1AA : 2Aa : 1aa) \times (1BB : 2Bb : 1bb) =$$

$$1AABB : 2AABb : 1AAbb : 2AaBB : 4AaBb : 2Aabb : 1aaBB : 2aaBb : 1aabb.$$

Т. о., коэффициент гомозиготного генотипа – 1 ($AABB$, $AAbb$, $aaBB$, $aabb$), гетерозиготного генотипа по одному гену – 2 ($AABb$, $AaBB$, $Aabb$, $aaBb$), гетерозиготного генотипа по двум генам – 4 ($AaBb$).

Для того, чтобы определить гетерозиготность организма, применяют анализирующее скрещивание – скрещивание с рецессивной гомозиготной формой.

Если растение гомозиготно по двум парам доминантных генов A и B , то все потомки будут иметь одинаковый фенотип (жёлтые гладкие), а по генотипу будут дигетерозиготны ($AABB \times aabb \rightarrow AaBb$).

Если растение дигетерозиготно, то будет наблюдаться расщепление по фенотипу ($\frac{1}{4}$ жёлтые гладкие : $\frac{1}{4}$ жёлтые морщинистые : $\frac{1}{4}$ зелёные гладкие : $\frac{1}{4}$ зелёные морщинистые) и генотипу ($\frac{1}{4} AaBb$: $\frac{1}{4} Aabb$: $\frac{1}{4} aaBb$: $\frac{1}{4} aabb$) в соотношении 1 : 1 : 1 : 1.

Проведём анализ расщепления гибридов F_2 гороха при дигибридном скрещивании.

Анализ расщепления в F_2 гибридов гороха

Фенотипические классы	Ожидаемая доля	Численность		Отклонение $p-q$ (d)	d^2	d^2/q
		Фактическая, p	Ожидаемая, q			
Жёлтые Гладкие	9	211	213,75	-2,75	7,56	0,03
Жёлтые Морщинистые	3	75	71,25	3,75	14,06	0,19
Зелёные гладкие	3	68	71,25	-3,25	10,56	0,14
Зелёные Морщинистые	1	26	23,75	2,25	5,06	0,21
Сумма	16	380	380	0		0,57

Во втором поколении гибридов наблюдается расщепление по окраске и форме семян на 4 фенотипических класса: 211 жёлтых гладких, 75 жёлтых морщинистых, 68 зелёных гладких и 26 зелёных морщинистых. Предполагаем дигенное наследование признака и теоретическое

расщепление 9 : 3 : 3 : 1. 380 семян составляют 16 частей, 1 часть – 23,75 семян.

Ожидаемая численность (q):

жёлтых гладких	– 213,75 семян (9 частей)
жёлтых морщинистых	– 71,25 семян (3 части)
зелёных гладких	– 71,25 семян (3 части)
зелёных морщинистых	– 23,75 семян (1 часть)

$$\chi^2 = \sum \frac{d^2}{q} = 0,03 + 0,19 + 0,14 + 0,21 = 0,57$$

Вычисляем:

Число степеней свободы равно 3 (4 – 1).

При $\chi^2 = 0,57$ вероятность находится между $0,95 > P > 0,90$.

Следовательно, отклонение вызвано случайными причинами, окраска и форма семян гороха наследуются независимо друг от друга и контролируются двумя парами аллельных генов.

Задание

Проанализировать расщепление гибридов F₂ по окраске и форме семян гороха самостоятельно:

- 1) разделить семена гороха на 4 фенотипических класса;
- 2) подсчитать горошины каждого фенотипического класса и записать результат в таблицу, составленную по типу табл. 2.2.;

- 3) вычислить значение χ^2 и сравнить его с табличным;
- 4) сделать выводы и записать схему скрещивания.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Что такое дигибридное скрещивание? Приведите примеры.
2. Сформулируйте закон независимого комбинирования неаллельных генов.
3. Назовите формулы расщепления гибридов F_2 по фенотипу и генотипу при дигибридном скрещивании.
4. Какие скрещивания называют анализирующими? Какое расщепление наблюдается в таких скрещиваниях?
5. Что такое полигибридное скрещивание? Как определить число фенотипов и генотипов в полигибридных скрещиваниях при полном и неполном доминировании?

Задачи с решением

Задача 1. При скрещивании растений томатов, одно из которых имело красные плоды с гладкой кожурой, а второе – желтые опушенные плоды, в F_1 все растения имели красные гладкие плоды. При скрещивании гибридов получили 258 растений с красными гладкими плодами, 95 – с красными опушенными, 100 – с желтыми гладкими и 28 – с желтыми опушенными. Как наследуются признаки? Определите генотипы родителей и гибридов.

Решение:

1. Отсутствие расщепления в F_1 свидетельствует о гомозиготности родительских форм.
2. Поскольку в F_2 расщепление на четыре фенотипических класса, можно предположить независимое наследование признаков.

Определяем величину одного возможного сочетания гамет: $481 : 16 = 30,1$.

Находим расщепление в опыте: $258 : 30,1 = 8,6$; $95 : 30,1 = 3,1$; $100 : 30,1 = 3,3$; $28 : 30,1 = 0,9$, т. е. примерно $9 : 3 : 3 : 1$.

Следовательно, признаки наследуются независимо.

Вводим обозначение аллелей: A – красная окраска плодов, a – желтая окраска плодов, B – гладкая кожура плодов, b – опушенная кожура плодов.

3. Выводы:

1. Признаки контролируются двумя парами аллельных генов с доминированием красной окраски плодов над желтой и гладкой кожуры плодов над опушенной.
2. Генотипы родителей – $AABB$ – красные гладкие плоды, $aabb$ – желтые опушенные, гибридов F_1 – $AaBb$ – красные гладкие плоды.

Задача 2. При скрещивании комолых быков с чалой окраской шерсти с такими же по этим признакам коровами было получено: 35 комолых красных, 65 комолых чалых, 32 комолых белых, 13 рогатых красных, 20 рогатых чалых и 8 рогатых белых животных. Объясните результаты. Определите генотипы всех животных.

Решение:

1. Поскольку в F_1 наблюдается расщепление по обоим признакам, оба родителя гетерозиготны.
2. Анализируем наследование каждого признака.

1) Наличие / отсутствие рогов.

В F_1 расщепление:

Комолые	Рогатые
35	13

65	20
32	8
132	41

Наличие двух фенотипических классов с преобладанием комолых над рогатыми, позволяет предположить моногенное наследование.

Определяем величину одного возможного сочетания гамет: $173 : 4 = 43,2$.

Находим расщепление в опыте: $132 : 43,2 = 3,05$; $41 : 43,2 = 0,94$, т. е. примерно 3 : 1.

Следовательно, данный признак контролируется одной парой аллельных генов. Вводим обозначение аллелей: *A* – комолость, *a* – рогатость, генотипы родительских форм: *Aa* – комолые.

2) Окраска шерсти.

В F_1 расщепление:

красные	чалые	белые
35	65	32
13	20	8
48	85	40

В F_1 наблюдается три фенотипических класса, следовательно, можно предположить моногенное наследование по типу кодоминирования. Величина одного возможного сочетания гамет равна 43,2. Расщепление в опыте: $48 : 43,2 = 1,11$; $85 : 43,2 = 1,96$; $40 : 43,2 = 0,92$, т. е. примерно 1 : 2 : 1.

Вводим обозначение аллелей: *B* – красная, *b* – белая, генотип родителей: *Bb* – чалые.

3. Выводы:

1. Наличие/отсутствие рогов контролируется одной парой аллелей с полным доминирование комолой над рогатой.
2. Окраска шерсти контролируется одной парой аллелей по типу кодминирования. Окраска гетерозиготных животных – чалая.
3. Генотип родителей – $AaBb$ – комолые чалые, генотипы животных F_1 : $A-BB$ –комолые красные, $A-Bb$ – комолые чалые, $A-bb$ – комолые белые, $aaBB$ – рогатые красные, $aaBb$ – рогатые чалые, $aabb$ – рогатые белые.

Задача 3. При скрещивании высокого растения душистого горошка с жёлтыми круглыми семенами с карликовым растением с зелёными круглыми семенами было получено расщепление: $3/8$ высоких растений с зелёными круглыми семенами, $3/8$ – карликовых с зелёными круглыми семенами, $1/8$ – высоких с зелёными морщинистыми семенами и $1/8$ – карликовых с морщинистыми семенами. Определите генотипы всех растений.

Решение:

1. В F_1 наблюдается единообразие по окраске семян, следовательно родительские формы гомозиготны по этому признаку.
2. По остальным признакам в расщепление – $3/8 : 3/8 : 1/8 : 1/8$ (8 комбинаций гамет), предполагаем, что один из родителей образует четыре типа гамет, т. е. является дигетерозиготным – $AabbCc$ (высоким с жёлтыми круглыми семенами), а другой – 2 типа гамет, т. е. является гетерозиготным по признаку формы семян – $aaBBCc$ (карликовым с зелёными круглыми семенами).

Гаметы	aBC	aBc
AbC	$AaBbCC$	$AaBbCc$
Abc	$AaBbCc$	$AaBbcc$

<i>abC</i>	<i>aaBbCC</i>	<i>aaBbCc</i>
<i>abc</i>	<i>aaBbCc</i>	<i>aaBbcc</i>

3. Выводы:

Генотипы исходных растений – *AabbCc* и *aaBBcc*; генотипы потомков – $\frac{3}{8}$ *AaBbC*– (высокое с зелёными круглыми семенами); $\frac{3}{8}$ *aaBbC*– (карликовое с зелёными круглыми семенами); $\frac{1}{8}$ *AaBbcc* (высокое с зелёными морщинистыми семенами); $\frac{1}{8}$ *aaBbcc* (карликовое с зелёными морщинистыми семенами).

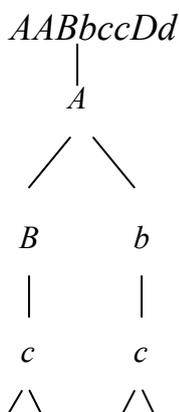
Задача 4. Растение имеет генотип *AABbccDd*. Гены наследуются независимо.

- 1) Сколько типов гамет и каких 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*?

Решение:

1. Число типов гамет определяют по формуле 2^n , где *n* – число генов в гетерозиготном состоянии (таб. 2.2). Типы гамет $2^2 = 4$ (по генам *A* и *c* гомозиготы).

Пользуясь схемой, определяем гаметы:



$D \ d \ D \ d$

$ABcD; ABcd; AbcD; Abcd.$

2. При расщеплении по двум генам (B и D) в потомстве возможно появление $2^2 = 4$ фенотипов.

а) соотношение фенотипов при условии полного доминирования по всем генам:

Вероятность выщепления каждого фенотипа в F_2 определяют по теории вероятности. При независимом наследовании генов вероятность доминантного фенотипа по каждому гену, при условии полного доминирования, равна $3/4$, рецессивного – $1/4$, т. е. по гену B : ($3/4 B-$: $1/4 bb$), по гену D : ($3/4 D-$: $1/4 dd$).

Перемножив вероятности получаем: $9/16 AAB-ccD-$: $3/16 AAB-ccdd$: $3/16 AAbbccD-$: $1/16 AAbbccdd$.

б) соотношение фенотипов при условии неполного доминирования по гену B : ($1/4 BB$: $2/4 Bb$: $1/4 bb$), по гену D : ($3/4 D-$: $1/4 dd$).

Перемножив вероятности получаем: $3/16 AABBccD-$: $6/16 AABbccD-$: $3/16 AAbbccD-$: $1/16 AABBccdd$: $2/16 AABbccdd$: $1/16 AAbbccdd$.

6 фенотипов в соотношении $3 : 6 : 3 : 1 : 2 : 1$.

Задача 5. Какую часть потомства составит генотип $AABbCcdeeFf$ при скрещивании $AABbCcddEeFf \times AaBbccddEeFf$ при независимом наследовании и полном доминировании по всем генам?

Решение:

Подсчитаем вероятности соответствующего генотипа для каждой пары генов отдельно, а затем перемножим их.

Вероятность генотипа AA в потомстве от скрещивания $AA \times Aa$ равна $\frac{1}{2}$; вероятность генотипа Bb в потомстве от скрещивания $Bb \times Bb$ равна $\frac{1}{2}$; вероятность генотипа Cc в потомстве от скрещивания $Cc \times cc$ равна $\frac{1}{2}$; вероятность генотипа dd в потомстве от скрещивания $dd \times dd$ равна 1; вероятность генотипа ee в потомстве от скрещивания $Ee \times Ee$ равна $\frac{1}{4}$; вероятность генотипа Ff в потомстве от скрещивания $Ff \times Ff$ равна $\frac{1}{2}$.

Перемножив вероятности, получаем вероятность генотипа $AABbCcdeeFf$:

$$\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} \times \frac{1}{2} \times 1 \times \frac{1}{4} \times \frac{1}{2} = 1/64.$$

Задачи для самостоятельного решения

- 1) Курица и петух черные хохлатые. От них получено 13 цыплят: 7 хохлатых черных, 3 бурых хохлатых, 2 черных без хохла и 1 бурый без хохла. Каковы генотипы петуха и курицы?
- 2) 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 ?
- 3) От скрещивания растений дурмана с пурпурными цветками и гладкими коробочками с дурманом, имеющим белые цветки и колючие коробочки, было получено 320 растений с пурпурными цветками и колючими коробочками и 312 с пурпурными цветками и гладкими коробочками. Определите генотипы исходных растений. Каковы будут фенотипы и генотипы потомков, полученных от скрещивания потомков F_1 с разными фенотипами?

4) У овса нормальный рост доминирует над гигантизмом, а раннеспелость – над позднеспелостью. Признаки наследуются независимо. Скрещиваются раннеспелое растение с нормальным ростом с позднеспелым гигантом. Исходные растения гомозиготны. В каком поколении и с какой вероятностью появятся гомозиготные раннеспелые гиганты?

5) При скрещивании растений львиного зева с красными пелорическими (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 пелорические цветки, получили 39 растений с розовыми зигоморфными цветками, 44 с розовыми пелорическими, 42 с желтыми зигоморфным и 40 с желтыми пелорическими цветками. Почему среди потомков не появились растения с красными цветками? Какое скрещивание следует поставить, чтобы получить такие растения?

6) От скрещивания растений ржи без антоциана с нормальным колосом с растениями с антоцианом и ветвистым колосом в F_1 все растения были с антоцианом и нормальными колосьями. При скрещивании гибридов было получено 166 растений с антоцианом и нормальными колосьями, 60 – с антоцианом и ветвистыми колосьями, 47 – без антоциана с нормальными колосьями и 17 – без антоциана и с ветвистыми колосьями. Как наследуются признаки? Определите генотип исходных растений.

7) В F_1 от скрещивания красноколосых безостых растений пшеницы с белоколосыми остистыми растения оказались красноколосыми безостыми, а в F_2 произошло расщепление:

159 красноколосых безостых

48 красноколосых остистых

57 белоколосых безостых

16 белоколосых остистых

Как наследуются признаки? Определите генотипы исходных растений. Какая часть растений в F_2 будет гетерозиготна по обоим признакам? Какое расщепление вы ожидаете получить в анализирующем скрещивании, и какую форму следует использовать в качестве анализатора?

8) У лошадей вороная окраска шерсти доминирует над каштановой, аллюр рысью- над аллюром шагом (иноходь). Каким будет фенотип потомства F_1 от скрещивания гомозиготного вороного иноходца с гомозиготным каштановым рысаком? Какое потомство может получиться от скрещивания между собой животных из первого поколения?

9) От скрещивания растений тыквы с белыми дисковидными плодами с растениями, имевшими белые шаровидные плоды, получено расщепление: $3/8$ с белыми дисковидными, $3/8$ с белыми шаровидными, $1/8$ с желтыми дисковидными и $1/8$ с желтыми шаровидными плодами. Определите генотипы исходных растений и потомков. Что получится если скрестить растения с белыми дисковидными плодами из F_1 с растениями с желтыми шаровидными плодами?

10) От скрещивания черной курицы без гребня с красным петухом, имеющим гребень, все потомки первого поколения имели гребень и черное оперение. Как распределятся эти признаки среди 500 потомков второго поколения, если признаки наследуются независимо и каждый из них контролируется одним геном? Какие признаки рецессивны?

11) Допустим, что у человека различия в цвете кожи обусловлены в основном двумя парами независимо наследуемых генов: *BBCC* – черная окраска кожи, *bbcc* – белая окраска кожи. Любые три доминантных аллеля обуславливают развитие темной окраски кожи, любые два – смуглой и один – светлой. Каковы генотипы следующих родителей:

1. Оба смуглые и имеют одного ребенка черного и одного белого.

2. Оба смуглые, все дети тоже смуглые.

3. Один смуглый, другой светлый; из большого числа детей $\frac{3}{8}$ смуглых, $\frac{3}{8}$ светлых, $\frac{1}{8}$ темных и $\frac{1}{8}$ белых.

12) Если отец глухонемой (рецессивный признак) с белым локоном надо лбом (доминантный признак), мать здорова и не имеет белой пряди, а ребенок родится глухонемой и с белым локоном надо лбом, то можно ли сказать что он унаследовал признаки от отца?

13) Отец с курчавыми волосами (доминантный признак) и без веснушек и мать с прямыми волосами и с веснушками (доминантный признак) имеют троих детей. Все дети имеют веснушки и курчавые волосы. Определите генотипы родителей и детей.

14) Известно, что растение имеет генотип $AaBb$, причем гены наследуются независимо и по каждой паре аллелей наблюдается неполное доминирование.

а) Сколько фенотипов и в каком соотношении может быть получено при скрещивании этого растения с растением, имеющим генотип $AaBB$?

б) Сколько генотипов и в каком соотношении возникают при самоопылении этого растения?

в) Какая часть потомков от самоопыления этого растения окажется гомозиготной по обоим генам?

15) Растение имеет генотип $AaBbccDdEE$, гены наследуются независимо.

1) Сколько типов и каких гамет образует это растение?

2) Сколько фенотипов, и в каком соотношении будет в потомстве этого растения при самоопылении:

а) при условии полного доминирования по всем генам?

б) при условии неполного доминирования по гену A ?

16) Растение имеет генотип $AaBbCC$. Гены наследуются независимо

1) Сколько типов гамет образует это растение?

2) Сколько фенотипов будет в потомстве от самоопыления этого растения при условии полного доминирования по всем генам?

3) Сколько генотипов и в каком соотношении может быть получено в потомстве от скрещивания этого растения с растением, имеющим генотип $AaBBCC$?

17) Какую часть потомства составит генотип $AABbccDdEeFf$ при скрещивании $AaBbccDdEeFf \times AaBbccDdeeFf$ при независимом наследовании и полном доминировании по всем генам?

18) Растение, имеющее генотип $AaBBCcDd$, самоопыляется. Гены наследуются независимо. Какую часть потомства составят следующие генотипы: 1) $Aabbccdd$; 2) $AABbCcDD$; 3) $aabbccdd$.