



**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ**  
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ  
**«МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ им. К. Г. РАЗУМОВСКОГО»**  
**Институт «Биотехнологий и рыбного хозяйства»**

**Кафедра «Биоэкологии и ихтиологии»**



«УТВЕРЖДАЮ»:

Директор института «Биотехнологии и  
рыбного хозяйства» (БиРХ) МГУТУ

д.б.н., проф. Никишин А. Л.

Дата утверждения: 26 июня 2012г.

## **УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС ДИСЦИПЛИНЫ** **«Генетика»**

*Для специальности (направления подготовки):*

-  
-  
**110900.62 - Водные биоресурсы и аквакультура**  
-

**Формы обучения:** очная, очная сокращенная,  
заочная полная, заочная сокращенная.

**Сроки обучения:** очная полная – 5 лет, очная  
сокращенная - 4 года, заочная полная - 6 лет,  
заочная сокращенная - 5 лет

**Курс:** , , 3к,

**Москва, 2012**

© **Симаков Ю.Г.**, Генетика: Учебно-методический комплекс дисциплины, по специальности (направлению): -, -, 110900.62 - Водные биоресурсы и аквакультура, - . -М.: МГУТУ, 2012. - 213с.

Учебно-методический комплекс по дисциплине «Генетика» составлен в соответствии с требованиями государственного образовательного стандарта (ГОС ВПО) к уровню подготовки дипломированного специалиста (бакалавра) в соответствии с учебным планом, и составленной в соответствии с ним и примерными образовательными программами УМО, рабочей программой учебной дисциплины.

Данный УМКД предназначен для студентов очной, заочной полной и сокращенной форм обучения, специальности (направления): - ; - ; Зк 110900.62 - Водные биоресурсы и аквакультура: - .

Структура учебно-методического комплекса дисциплины (УМКД) определена Приложением 1 к Распоряжению Проректора ФГБОУ ВПО МГУТУ им. К.Г. Разумовского по УиИР № 51 от 01.06.2009г. о «Правилах составления учебно-методического комплекса дисциплины по специальности (направлению)».

**Составитель(и):**

  
**Симаков Ю.Г.**, д.б.н., проф. кафедры «Биоэкологии и ихтиологии» (БИ) МГУТУ

**Рецензент:** Амбросимова Н.А., д.б.н., проф. АЗНИИРХ

УМКД обсужден и одобрен на заседании кафедры «Биоэкологии и ихтиологии» ин-та БиРХ МГУТУ (*Протокол № 13 от 14.06.2012г.*).

УМКД утвержден на заседании Совета института «Биотехнологий и рыбного Хозяйства» (БиРХ) «Московского государственного университета технологий и управления им. К.Г. Разумовского» (*Протокол № 10 от 25.06.2012г.*).

© ФГБОУ ВПО «Московский государственный университет технологий и управления им. К.Г. Разумовского», 2012г.

109004, Москва, Земляной вал, дом 73.

© Кафедра «Биоэкологии и ихтиологии» БиРХ МГУТУ  
117452, Москва, ул. Болотниковская, дом 17



УДК 639.3

Рабочая программа обсуждена на заседании кафедры «Биоэкологии и ихтиологии» Московского государственного университета технологий и управления (протокол №8 от 26.05.2010г) и рекомендована к рассмотрению на заседание Ученого Совета институту.

Рабочая программа одобрена и утверждена на заседании Ученого Совета института «Биотехнологий и рыбного хозяйства» Московского государственного университета технологий и управления (протокол №10 от 26.06.2010г)

Разработчик РП: *Горбунов А.В.*

Автор (составитель): *д.б.н., проф. Симаков Ю.Г.*

Рабочая программа дисциплины составлена на основании ГОС ВПО и предназначена для бакалавров очной формы обучения, по направлению 110900.62 – «*Водные биоресурсы и аквакультура*»

Рецензенты:

д.б.н., проф. Амбросимова Н.А. (АзНИИРХ)

д.б.н., зав. сектором Микодина Е.В. (ВНИРО)

© Симаков Ю.Г. Генетика (рыб): *Рабочая программа для бакалавров очной формы обучения, по направлению «Водные биоресурсы и аквакультура» / Сер. Рабочая учебно-методическая документация МГУТУ. –М.: МГУТУ, 2010. – 29с. Ред.2. перераб.*

© ГОУ ВПО «Московский государственный университет технологий и управления», 2010.

109004, Москва, Земляной вал, 73.

Институт «БиРХ», кафедра «Биоэкологии и Ихтиологии», 2010.

117452, Москва, ул. Болотниковская, 15. тел: (499) 317-2936, 317-2927

# РАБОЧАЯ ПРОГРАММА ПО ОСВОЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ

## 1. Цели освоения дисциплины

Целями освоения дисциплины являются:

Дать необходимую теоретическую базу для практической работы в области аквакультуры и популяционно- генетических исследований в промысловой ихтиологии и овладения методами анализа наследования признаков в популяциях и чистых линиях.

Задачами дисциплины являются:

Дать студенту глубокие знания по цитологическим и молекулярным основам наследственности, генетическим основам индивидуального развития, анализу причин и последствий генетической и модификационной изменчивости, изучить закономерности наследования различных признаков при скрещиваниях, познакомить с методами изучения наследования количественных и биохимических признаков в популяциях и чистых линиях.

## 2. Место дисциплины в структуре ООП:

Настоящая дисциплина относится к циклу ОПД Федеральной компоненты ООП. Ей предшествует освоение курсов: зоология, теория эволюции, гидробиология, ихтиология. В дальнейшем, полученные знания и умения развиваются в таких курсах, как: товарное рыбоводство, аквакультура, фермерское рыбоводство.

## 3. В результате освоения дисциплины обучающийся должен:

- Знать:
  - Материальные основы наследственности;
  - Цитологические основы наследственности;
  - Законы генетики, которые дают научное обоснование фундаментальным биологическим явлениям;
  - Закономерности наследования при моно-, ди- и полигибридных скрещиваниях (менделизм);
  - Хромосомную теорию наследственности: особенности наследования сцепленных генов, наследование при перекресте хромосом; наследование пола и признаков, сцепленных с полом;
  - Механизмы генетического определения пола у рыб;

- Молекулярное строение гена, биосинтез белка.
- Уметь:
  - Проводить самостоятельные цитогенетические исследования;
  - Определять кариотип животных, растений и рыб;
  - Разбираться в основных методах генной инженерии.
- Владеть:
  - Теоретической базой для практической работы в области генетики и селекции рыб, в том числе и в популяционно-генетических исследованиях;

### Распределение трудоемкости дисциплины

В соответствии с учебным планом:

Наименование дисциплины	общий	Объем занятий в ак. часах							
		всего	лек- ций	лаб. зан.	прак зан.	сам. раб.	к.р.	экз.	зач.
Генетика (рыб)	<b>150</b>	<b>102</b>	34	68	-	<b>48</b>	-	5	-

В том числе по семестрам:

3 курс						4 курс					
5 семестр			6 семестр			7 семестр			8 семестр		
лек	лаб	пр									
34	68										

**Для качественного освоения учебного курса применяются:**

***По видам учебной работы:***

лекции, консультации, семинары, практические занятия, лабораторные работы, контрольные работы, коллоквиумы, самостоятельные работы, научно-исследовательская работа, курсовое проектирование (курсовая работа). Вуз может устанавливать и другие виды учебных занятий.

***По формам контроля:***

собеседование, коллоквиум, зачет, экзамен, тест, контрольная работа, эссе и иные творческие работы, реферат, отчет (по практикам, научно-

исследовательской работе), курсовая работа (проект) т.е. письменные работы, выпускная квалификационная работа. Формы промежуточного контроля устанавливаются ответственным за обучение преподавателем. Формы итогового контроля устанавливаются вузом и учебным планом.

- *Лекции* предполагают получение основных, концептуальных, фундаментальных знаний, положений, явлений, законов по изучаемой дисциплине, понимание и использование их как в повседневной жизни, так и в профессиональной сфере. Наряду с базовыми знаниями, в ряде случаев, рассматриваются частные разделы, по прикладным аспектам изучаемой дисциплины.
- *Практические занятия* направлены на развитие теоретических знаний по изучаемой дисциплине, путем решения конкретных задач, участия в деловых играх, а также формирование навыков, как самостоятельной работы, так и совместной (коллективной) работы в малых коллективах, под руководством преподавателя.
- *Лабораторные работы* ориентированы на получение навыков практической исследовательской работы и закрепления как прикладных так и технико-технологических знаний по изучаемой дисциплине (ее разделу), с применением соответствующего учебно-лабораторного оборудования, современных методик и подходов, препаратов и биологического материала.
- *Семинар* форма учебно-практических занятий, при которой учащиеся обсуждают сообщения, доклады и рефераты, выполненные ими по результатам учебных или научных исследований под руководством преподавателя. Цели обсуждений направлены на формирование навыков профессиональной полемики и закрепление обсуждаемого материала.

*Научный семинар* - в научных коллективах это традиционная форма повышения квалификации, ознакомление с работами коллег, форма коллективного, публичного рабочего обсуждения научной информации коллегами для формирования компетенции участников коллектива в объёме новых знаний, методов, для оптимизации взаимодействия по проектам и программам.

- *Реферат* это письменный доклад или выступление по определённой теме, в котором собрана информация из одного или нескольких источников. Рефераты могут являться изложением содержания научной работы, специализированных книг, теоретических и практических исследований, изучаемых знаний и разделов, методик, подходов и т. п.

Существует два вида рефератов: продуктивные и репродуктивные. *Репродуктивный реферат* - воспроизводит содержание первичного текста. *Продуктивный реферат* - содержит творческое или критическое осмысление реферируемого источника.

Репродуктивные рефераты условно делятся еще на два вида: реферат-конспект и реферат-резюме. *Реферат-конспект* - содержит фактическую информацию в обобщённом виде, иллюстрированный материал, различные сведения о методах исследования, результатах исследования и возможностях их применения. *Реферат-резюме* - содержит только основные положения данной темы.

В продуктивных рефератах выделяются два типа: реферат-доклад и реферат-обзор. *Реферат-обзор* - составляется на основе нескольких источников и сопоставляет различные точки зрения по данному вопросу. *Реферат-доклад* - имеет развёрнутый характер и наряду с анализом информации первоисточника, дает объективную оценку реферируемой темы, проблемы, задачи.

- *Самостоятельная внеаудиторная работа* направлена на приобретение навыков самостоятельной работы с учебной литературой, выполнения индивидуальных заданий, решение ситуационных экологических задач, подготовки информационных проектов и презентаций и т.п.
- *Коллоквиум* представляет собой проводимый по инициативе преподавателя промежуточный мини-экзамен в середине учебного курса, имеющий целью уменьшить список тем, выносимых на основной экзамен и/или оценить текущий уровень знаний студентов. В ходе коллоквиума могут также проверяться проекты, рефераты и другие письменные работы учащихся.
- *Эссе* представляет собой свободное и обоснованное изложение материала, небольшим объёмом, по конкретному поводу, ситуации, задаче, исследованию или предмету. Эссе выражает индивидуальное мнение, соображения, предложения и выводы автора, но не претендует на исчерпывающую или законченную трактовку темы.
- *Текущий (промежуточный) контроль* учебно-познавательной деятельности студентов может осуществляться в виде коллоквиумов, эссе, рефератов, контрольных работ, собеседований, отчетов: в тестовой, письменной, устной форме.

- *Итоговый контроль (зачет или экзамен)* проводится по всему материалу изучаемого курса. Ему предшествует выполнение учащимся всех учебно-контрольных работ и заданий. Данная форма контроля может сочетаться с выполнением курсовой работы или проекта.

### Примерный тематический план теоретических занятий

№	Наименование темы	Ак. часов
1.	Введение. Предмет генетика рыб.	2
2.	Материальные основы наследственности. Менделизм.	4
3.	Генетика пола. Определение и регуляция пола.	4
4.	Молекулярные основы наследственности.	4
5.	Нехромосомное (цитоплазматическое) наследование .	4
6.	Мутации у рыб, использование мутагенеза в селекции рыб.	4
7.	Цели и методы селекции.	4
8.	Генетические методы селекции.	4
9.	Гибридизация.	4
	ВСЕГО:	34

### Примерный план лабораторно-практических работ

№	Наименование темы	Ак. часов
1.	Митоз и его значение в генетике.	4
2.	Митотический цикл и фазы митоза.	4
3.	Фенотипическая и генотипическая изменчивость.	4
4.	Изучение строения хромосом.	4
5.	Поведение хромосом.	4
6.	Хромосомные aberrации.	4
7.	Мейоз. Созревание половых клеток у гибридов рыб.	4
8.	Гибридологический анализ при Менделевском расщеплении.	4
9.	Построение генетических карт.	4

10.	Молекулярные основы наследственности.	4
11.	Генетика пола.	4
12.	Цитогенетика половых хромосом.	4
13.	Наблюдение колец Бара, гиногенез.	4
14.	Визуализация дифференциальной активности генов с политенными хромосомами.	4
15.	Генетические процессы в популяциях.	4
16.	Закон Харди-Вайнберга.	4
17.	Цели, принципы и методы генетического анализа	4
	ВСЕГО:	68

### Перечень реферативных работ

1. Менделизм и взаимодействие генов.
2. Генетика пола, наследование признаков, сцепленных с полом.
3. Сцепленное наследование и кроссинговер.
4. Хромосомная теория наследственности.
5. Рекомбинация и генетический анализ у бактерий и бактериофагов.
6. Теория гена.
7. Изменчивость и мутационный процесс у рыб.
8. Генетика популяций водных животных.
9. Организация работы селекционных центров.
10. Роль репродукторов в селекции рыб.

*Свою тему студент выбирает из прилагаемого выше списка, по последней цифре своего учебного шифра. Учебный шифр имеется в студенческом билете или в зачетной книжке каждого студента.*

Реферативная работа должна содержать развернутые ответы на выбранную тему, примерный объем реферата – 20-25 стандартных страниц А4.

На титульном листе необходимо указать ФИО студента, специальность и форму обучения, курс, тему реферата.

Реферативные работы должны сопровождаться рисунками, графиками, схемами и т.п. В тетради в клетку писать следует через строчку, оставляя место под поля, разделы реферата должны быть четко выделены.

В начало работы помещается оглавление (содержание); в конце работы приводится перечень использованной литературы, ставится дата и подпись.

## СОДЕРЖАНИЕ ДИСЦИПЛИНЫ

К основным задачам генетической селекции рыб, следует отнести проведение комплекса мероприятий в области сохранения генофонда перспективных объектов рыбоводства, выведение новых и сохранение существующих пород и породных групп рыб - объектов аквакультуры; формирование ремонтно-маточных стад ценных и редких видов рыб; организация, координация и информационное обеспечение работ по селекционно-племенному делу в рыбоводстве; производство племенного посадочного материала и передача его для дальнейшего выращивания товарной рыбы; информационно-пропагандистская деятельность, работа по подготовке и переподготовке кадров в данной сфере рыбоводства.

Исследования в области генетики и селекционно-племенной работы в рыбоводстве велись в 11 научных организациях и отличались различными методическими подходами, параллелизмом и зачастую не завершались созданием селекционных достижений. Практически не проводились работы по формированию генофондных коллекций ценных редких и исчезающих видов рыб. За прошедшие десять лет выполнен значительный объем разноплановых исследовательских, экспериментальных и производственных работ.

За последние пять лет к трем апробированным породам карпа добавились еще восемь: две породы ангелинского (с повышенной резистентностью к заболеваниям, заявитель - ВНИИПРХ), ропшинский (с повышенной зимостойкостью, заявители ФСГЦР и ГосНИОРХ), московский чешуйчатый (выделившаяся порода парского карпа, ВНИИПРХ), две породы черепетского карпа (для индустриальных тепловодных хозяйств, ФСГЦР), ставропольский (МСХА) и чувашский (ВНИИР). Зарегистрированы также тип среднерусского карпа (ВНИИПРХ) и кросс карпов черепеть-Ч (ФСГЦР). Появились породы других видов рыб: две породы (толстолобик белый БТ-58 и толстолобик пестрый ПТ-58) и кросс (ПБТ-63) растительных рыб (заявитель - ВНИИПРХ), три породы осетровых - бестер аксайский, бестер бурцевский и бестер внировский (ВНИРО), теляпия тимирязевская (МСХА), пелядь рошинская (ГосНИОРХ) и четыре породы форели - "адлер" и адлерская янтарная (племенной форелеводческий завод "адлер"), рофор и росталь (ФСГЦР).

Таким образом, к 2010г официально зарегистрировано 25 селекционных достижений. В Госреестр внесено, кроме того, девять одомашненных форм рыб и импортированных пород. Все вышеуказанные селекционные достижения были подготовлены к пороодоиспытанию на основании разработанных специальных методик по проведению испытаний на отличимость, однородность и стабильность для карпа, толстолобика, форели, осетра, теляпии.

Создание пород - сложная и трудоемкая работа, исключая какие-либо перерывы, которая занимает подчас не одно десятилетие. В первую очередь, следует отметить две породы, создание которых заняло более полувека, - ропшинский карп и ропшинская форель рофор. Именно в ходе их создания были разработаны и сформированы основные положения теории селекции рыб ее основоположником В. С. Кирпичниковым. Они были широко использованы и развиты при создании других пород.

Существенное увеличение количества и разнообразия селекционных достижений, произошедшее в последнее десятилетие, ставит вопрос об их правильном использовании и определении необходимости создания новых пород. Наиболее актуально это для пород карпа.

Учеными и рыбоводами России накоплен большой опыт в области селекции рыб, созданы породы, отличающиеся высокими продуктивными качествами. Переход товарных рыбоводных хозяйств на выращивание посадочного материала,

полученного в племенных заводах и репродукторах, позволяет в среднем на 30% повысить эффективность их деятельности.

## **Введение.**

Предмет генетики. Понятие о наследственности и изменчивости, Место генетики среди биологических наук. Истоки генетики. Понятия: ген, генотип и фенотип. Фенотипическая и генотипическая изменчивость, мутации. Основные этапы развития генетики. Роль отечественных ученых в развитии генетики и селекции (Н.И. Вавилов, А.С. Серебровский, Н.К.Кольцов, Ю.А.Филипченко, С.С.Четвериков и др.). Значение генетики для решения задач селекции, медицины, биотехнологии, экологии.

## **Материальные основы наследственности**

Понятие о генетической информации. Доказательства роли ядра и хромосом в явлениях наследственности. Локализация генов в хромосомах. Роль цитоплазматических факторов в передаче наследственной информации.

Деление клетки и воспроизведение. Митотический цикл и фазы митоза. Мейоз и образование гамет. Конъюгация хромосом. Редукция числа хромосом. Генетическая роль митоза и мейоза.

Кариотип. Парность хромосом в соматических клетках. Гомологичные хромосомы. Специфичность морфологии и числа хромосом.

Молекулярные основы наследственности. Истоки биохимической генетики. Концепция "один ген - один полипептид". Белок как элементарный признак.

Доказательства генетической роли нуклеиновых кислот (трансформация у бактерий, опыты с вирусами). Структура ДНК и РНК. Модель ДНК Уотсона - Крика. Функции нуклеиновых кислот в реализации генетической информации: репликация, транскрипция и трансляция. Методологическое значение принципа передачи генетической информации: ДНК-РНК белок.

Свойства генетического кода. Доказательства триплетности кода. Расшифровка кодонов. Вырожденность кода. Терминирующие кодоны. Понятие о генетической супрессии. Универсальность кода. Строение хромосом: хроматида, хромомеры, эухроматические и гетерохроматические районы хромосом. Изменения в организации морфологии хромосом в ходе митоза и мейоза. Репликация хромосом. Политения. Онтогенетическая изменчивость хромосом.

Молекулярная организация хромосом прокариот и эукариот. Компоненты хроматина: ДНК, РНК, гистоны, другие белки. Уровни упаковки хроматина,

нуклеосомы.

## **Генетический анализ**

Основные закономерности наследования. Цели и принципы генетического анализа. Методы: гибридологический, мутационный, цитогенетический, генеалогический, популяционный, близнецовый, биохимический.

Основы гибридологического метода: выбор объекта, отбор материала для скрещиваний, анализ признаков, применение статистического метода. Разрешающая способность гибридологического метода. Генетическая символика.

Моногибридные и полигибридные скрещивания. Закономерности наследования при моногибридном скрещивании, открытые Г. Менделем: единообразие гибридов первого поколения, расщепление во втором поколении.

Представление Г. Менделя о дискретной наследственности (факториальная гипотеза).

Представление об аллелях и их взаимодействиях: полное и неполное доминирование, кодоминирование. Закон "чистоты гамет". Гомозиготность и гетерозиготность. Анализирующее скрещивание, анализ типов и соотношения гамет у гибридов. Расщепление по фенотипу и генотипу во втором поколении и анализирующем скрещивании при моногенном контроле признака и разных типах аллельных взаимодействий (3:1, 1:2, 1:1).

Относительный характер доминирования. Возможные биохимические механизмы доминирования.

Закономерности наследования в ди- и полигибридных скрещиваниях при моногенном контроле каждого признака: единообразие первого поколения и расщепление во втором поколении. Закон независимого наследования генов. Статистический характер расщеплений. Общая формула расщеплений при независимом наследовании. Значение мейоза в осуществлении законов "чистоты гамет" и независимого наследования. Условия осуществления "менделевских" расщеплений.

Отклонения от менделевских расщеплений при ди- и полигенном контроле признаков. Неаллельные взаимодействия: комплементарность, эпистаз, полимерия. Биохимические основы неаллельных взаимодействий.

Особенности наследования количественных признаков (полигенное наследование). Использование статистических методов при изучении количественных признаков.

Представление о генотипе как сложной системе аллельных и не аллельных взаимодействий генов. Плейотропное действие генов. Пенетрантность и экспрессивность.

Хромосомное определение пола и наследование признаков связанных с полом. Половые хромосомы, гомо- и гетерогаметный пол; типы хромосомного определения пола. Наследование признаков, сцепленных с полом. Значение реципрокных скрещиваний для изучения сцепленных с полом признаков. Наследование при нерасхождении половых хромосом. Балансовая теория определения пола. Гинандроморфизм.

Сцепленное наследование и кроссинговер. Значение работ школы Т.Моргана в изучении сцепленного наследования признаков. Особенности наследования при сцеплении. Группы сцепления.

Кроссинговер. Доказательства происхождения кроссинговера в мейозе и митозе на стадии четырех нитей. Значение анализирующего скрещивания и тетрадного анализа при изучении кроссинговера. Цитологические доказательства кроссинговера.

Множественные перекресты. Интерференция. Линейное расположение генов в хромосомах. Основные положения хромосомной теории наследственности по Т.Моргану.

Генетические карты, принцип их построения у эукариот. Использование данных цитогенетического анализа для локализации генов. Цитологические карты хромосом. Митотический кроссинговер и его использование для картирования хромосом. Построение физических карт хромосом с помощью методов молекулярной биологии.

Генетический анализ у прокариот. Особенности микроорганизмов как объекта генетических исследований. Организация генетического аппарата у бактерий. Представление о плазмидах, эписомах и мигрирующих генетических элементах (инсерционные последовательности, транспозоны).

Методы, применяемые в генетическом анализе у бактерий и бактериофагов: клональный анализ, метод селективных сред, метод отпечатков и др.

Особенности процессов, ведущих к рекомбинации у прокариот. Конъюгация у бактерий: половой фактор кишечной палочки. Методы генетического картирования при конъюгации. Кольцевая карта хромосом прокариот.

Генетическая рекомбинация при трансформации. Трансдукция у бактерий. Общая и специфическая трансдукция. Использование трансформации и трансдукции для картирования генов.

Сопоставление методов генетического анализа у прокариот и эукариот.

## **Внеядерное наследование**

Закономерности нехромосомного наследования, отличие от хромосомного

наследования. Методы изучения: реципрокные, возвратные и поглощающие скрещивания, метод трансплантации, биохимические методы.

Материнский эффект цитоплазмы. Наследование завитка у моллюсков. Пластидная наследственность. Наследование пестролистности у растений. Наследование устойчивости к антибиотикам у хламидомонады. Митохондриальная наследственность. Наследование дыхательной недостаточности у дрожжей и нейроспоры.

Взаимодействие ядерных и внеядерных генов. Цитоплазматическая мужская стерильность у растений.

Инфекционные факторы внеядерной наследственности. Наследование каппа-частиц у парамеций при разных способах размножения (при нормальной и продленной конъюгации, при аутогамии). Наследование сигма-фактора у дрозофилы.

Плазмидное наследование. Свойства плазмид: трансмиссивность, несовместимость, детерминирование признаков устойчивости к антибиотикам и другим лекарственным препаратам, образование колицинов и др. Использование плазмид в генетических исследованиях.

Значение изучения нехромосомного наследования в понимании проблем эволюции клеток высших организмов, происхождения клеточных органелл - пластид и митохондрий. Эндосимбиоз.

### **Генетическая изменчивость**

Понятие о наследственной и ненаследственной (модификационной) изменчивости. Формирование признаков как результат взаимодействия генотипа и факторов среды. Норма реакции генотипа. Адаптивный характер модификаций.

Использование математических методов при анализе изменчивости организмов. Комбинативная изменчивость, механизм ее возникновения, роль в эволюции и селекции.

Геномные изменения: полиплоидия, анеуплоидия. Автополиплоиды, особенности мейоза и характер наследования. Аллополиплоиды. Амфидиплоидия как механизм возникновения плодовитых аллополиплоидов. Роль полиплоидии в эволюции и селекции. Анеуплоидия: нуклисомиики, моносомиики, полисомиики, их использование в генетическом анализе. Особенности мейоза и образования гамет у анеуплоидов, их жизнеспособность и плодовитость.

Хромосомные перестройки. Внутри- и межхромосомные перестройки: делеции, дупликации, инверсии, транслокации, транспозиции. Механизмы их возникновения, использование в генетическом анализе для локализации

отдельных генов и составления генетических карт. Особенности мейоза при различных типах перестроек.

Классификация генных мутаций. Представление о прямых и обратных, генеративных и соматических, адаптивных и нейтральных, летальных и условно летальных, ядерных и неядерных, спонтанных и индуцированных мутациях. Общая характеристика молекулярной природы возникновения генных мутаций: замена оснований, выпадение или вставка оснований (нонсенс, миссенс и фреймшифт типа).

Роль мобильных генетических элементов в возникновении генных мутаций и хромосомных перестроек.

Спонтанный и индуцированный мутационный процесс. Количественная оценка частот возникновения мутаций. Многоэтапность и генетический контроль мутационного процесса.

Радиационный мутагенез: генетические эффекты ионизирующего излучения и ультрафиолетовых лучей. Закономерности "доза-эффекта". Химический мутагенез. Особенности мутагенного действия химических агентов. Факторы, модифицирующие мутационный процесс. Антимутагены. Мутагены окружающей среды и методы их тестирования.

### **Теория гена. Структура генома**

Представление школы Моргана о строении и функции гена. Функциональный и рекомбинационный критерии аллелизма. Множественный аллелизм. Мутационная и рекомбинационная делимость гена. Работы школы Серебровского по ступенчатому аллелизму. Псевдоаллелизм. Функциональный тест на аллелизм (цис-транс-тест).

Исследование тонкой структуры гена на примере фага T<sub>4</sub> (Бензер). Сопоставление физических и генетических размеров единиц карты для установления размеров гена и минимальной единицы мутирования и рекомбинации. Ген как единица функции (цистрон). Явление межаллельной комплементации, относительность критериев аллелизма. Молекулярно-генетические подходы в исследовании тонкого строения генов. Перекрывание генов в одном участке ДНК.

Интронэкзонная организация генов эукариот, сплайсинг. Структурная организация генома эукариот. Классификация повторяющихся элементов генома. Семейства генов. Псевдогены. Регуляторные элементы генома. Молекулярно-генетические методы картирования генома. Проблемы происхождения и молекулярной эволюции генов.

### **Молекулярные механизмы генетических процессов.**

Преимственность проблем "классической" и молекулярной генетики. Мутационные модели.

Генетический контроль и молекулярные механизмы репликации. Полуконсервативный способ репликации ДНК. Полигенный контроль процесса репликации. Схема событий в вилке репликации. Понятие о репликоне. Особенности организации и репликации хромосом эукариот. Системы рестрикции и модификации. Рестрикционные эндонуклеазы.

Проблемы стабильности генетического материала. Типы структурных повреждений в ДНК и репарационные процессы. Генетический контроль и механизмы эксцизионной и пострепликативной репарации, репарация неспаренных оснований, репаративный синтез ДНК. Роль репарационных систем в обеспечении генетических процессов. Нарушения в процессах репарации как причина наследственных молекулярных болезней.

Рекомбинация: гомологический кроссинговер, сайт-специфическая рекомбинация, транспозиции. Доказательство механизма общей рекомбинации по схеме "разрыв-воссоединение". Молекулярная модель рекомбинации по Холлидею. Генная конверсия. Сайт-специфическая рекомбинация: схема интеграции и исключения ДНК фага лямбда. Генетический контроль и механизмы процессов транспозиции.

Генетический контроль мутационного процесса. Связь мутабельности с функциями аппарата репликации. Механизмы спонтанного мутагенеза; гены мутаторы и антимутаторы. Механизмы действия аналогов оснований, азотистой кислоты, акридиновых красителей, алкилирующих агентов. Понятие о мутагенных индуцибельных путях репарации; УФ-мутагенез. Мутагенез, опосредованный через процессы рекомбинации. Механизмы автономной нестабильности генома, роль мобильных генетических элементов.

Молекулярные механизмы регуляции действия генов. Регуляция транскрипции на уровне промотора, функций РНК-полимеразы. Принципы негативного и позитивного контроля. Системная регуляция, роль циклической АМФ и гуанозинтрифосфата. Оперонные системы регуляции (теория Жакоба и Моно). Генетический анализ лактозного оперона. Регуляция транскрипции на уровне терминации на примере триптофа-нового оперона.

Принципы регуляции действия генов у эукариот. Транскрипционно-активный хроматин. Регуляторная роль гистонов, негистоновых белков, гормонов. Особенности организации промоторной области у эукариот. Посттранскрипционный уровень регуляции синтеза белков. Роль мигрирующих генетических элементов в регуляции генного действия.

## **Генетика развития**

Онтогенез как реализация наследственно детерминированной программы развития. Стабильность генома и дифференциальная активность генов в ходе индивидуального развития. Первичная дифференцировка цитоплазмы, действие генов в раннем эмбриогенезе, амплификация генов. Роль гомеозисных генов в онтогенезе. Опыты по трансплантации ядер. Методы клонирования генетически идентичных организмов.

Тканеспецифическая активность генов. Функциональные изменения хромосом в онтогенезе (пуффы, "ламповые щетки"); роль гормонов, эмбриональных индукторов.

Факторы, определяющие становление признаков в онтогенезе: плейотропное действие генов, взаимодействие генов и клеток, детерминация. Компенсация дозы генов. Взаимоотношения клеток в морфогенезе.

Генетика соматических клеток. Гетерокарионы. Применение метода соматической гибридизации для изучения процессов дифференцировки и для генетического картирования. Химерные (аллофенные) животные. Совместимость и несовместимость тканей.

Генетика иммунитета. Онкогены, онкобелки. Генетический контроль дифференцировки пола. Роль генов Y-хромосомы в определении мужского пола у млекопитающих. Мутации, переопределяющие пол в ходе онтогенеза. Гормональное переопределение пола.

## **Основы генетической инженерии**

Задачи и методология генетической инженерии. Методы выделения и синтеза генов. Понятие о векторах. Векторы на основе плазмид и ДИК-фагов. Геномные библиотеки. Способы получения рекомбинантных молекул ДНК, методы клонирования генов. Проблема экспрессии гетерологических генов. Получение с помощью генетической инженерии трансгенных организмов.

Векторы эукариот. Дрожжи как объекты генетической инженерии. Основы генетической инженерии растений и животных: трансформация клеток высших организмов, введение генов в зародышевые и соматические клетки животных. Проблемы генотерапии.

Значение генетической инженерии для решения задач биотехнологии, сельского хозяйства, медицины и различных отраслей народного хозяйства. Использование методов генетической инженерии для изучения фундаментальных проблем генетики и других биологических наук. Социальные аспекты генетической инженерии.

## **Популяционная и эволюционная генетика**

Понятие о виде и популяции. Популяция как естественно историческая структура. Понятие о частотах генов и генотипов. Математические модели в популяционной генетике. Закон Харди-Вайнберга, возможности его применения. С.С. Четвериков - основоположник экспериментальной популяционной генетики.

Генетическая гетерогенность популяций. Методы изучения природных популяций. Факторы динамики генетического состава популяции (дрейф генов), мутационный процесс, межпопуляционные миграции, действие отбора. Взаимодействие факторов динамики генетической структуры в природных популяциях.

Понятие о внутрипопуляционном генетическом полиморфизме и генетическом грузе. Естественный отбор как направляющий фактор эволюции популяций. Понятие о приспособленности и коэффициенте отбора. Формы отбора: движущий, стабилизирующий, деструктивный. Роль генетических факторов в эволюции.

Молекулярно-генетические основы эволюции. Задачи геносистематики. Значение генетики популяций для медицинской генетики, селекции, решения проблем сохранения генофонда и биологического разнообразия.

## **Генетические основы селекции**

Предмет и методология селекции. Генетика как теоретическая основа селекции. Учение об исходном материале. Центры происхождения культурных растений по Н.И. Вавилову. Понятие о породе, сорте, штамме. Сохранение генофонда ценных культурных и диких форм растений и животных.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости (Н.И. Вавилов). Значение наследственной изменчивости организмов для селекционного процесса и эволюции.

Роль частной генетики отдельных видов организмов в селекции. Использование индуцированных мутаций и комбинативной изменчивости в селекции растений, животных и микроорганизмов. Роль полиплоидии в повышении продуктивности растений.

Системы скрещиваний в селекции растений и животных. Аутбридинг. Инбридинг. Коэффициент инбридинга - показатель степени гомозиготности организмов. Линейная селекция. Отдаленная гибридизация. Особенности межвидовой и межродовой гибридизации; скрещиваемость, фертильность и особенности расщепления у гибридов. Пути преодоления нескрещиваемости. Работы отечественных ученых: И.В. Мичурина, Г.Д. Карпеченко и др.

Явление гетерозиса и его генетические механизмы. Использование

простых и двойных межлинейных гибридов в растениеводстве и животноводстве. Производство гибридных семян на основе цитоплазматической мужской стерильности. Коэффициенты наследуемости и повторяемости и их использование в селекционном процессе.

Методы отбора: индивидуальный и массовый отбор. Отбор по фенотипу и генотипу (оценка по родословной и качеству потомства). Субселекция. Влияние условий внешней среды на эффективность отбора.

Перспективы методов генетической и клеточной инженерии в селекции и биотехнологии.

### Рекомендуема литература

#### *Основная:*

1. Жимулев И.Ф. Общая и молекулярная генетика: Учебник для вузов. - Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. -480с. Изд. 4-е, стереотип.
2. Клаг У., Каммингс М. Основы генетики: Книга для студентов и преподавателей. / Сер.: Мир биологии и медицины. –М.: Техносфера, 2009. -896с.
3. Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб. -М.: Пищевая промышленность, 1974.
4. Уиллет Э. Генетика без тайн. / Сер.: Без тайн. –М.: Эксмо, 2008. -224с.
5. Смирнов В.Г. Цитогенетика. Учебное пособие. -М.: Высшая школа, 1991.

#### *Дополнительная:*

6. Савченко А.Ю., Рождественский А.С., Литвинович Е.Ф., Захарова Н.С., Шестерикова А.А. Основы медицинской и клинической генетики: Учебное пособие для вузов. / Сер.: Медицина. –М.: Феникс, 2008. - 416с.
7. Хатт Ф. Генетика животных. -М.: Колос, 1989.
8. Гнатик Е.Н. Генетическая инженерия человека: Вызовы, проблемы, риски. –М.: Либроком, 2009. -240с.
9. Гнатик Е.Н. Генетика человека. Былое и грядущее: Книга для студентов и преподавателей. –М.: ЛКИ, 2007. -280с.
- 10.Алиханян С.И. Общая генетика. -М.: Высшая школа, 1986.
- 11.Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции. Учебник. -М.: Высшая школа, 1989.
- 12.Айола Ф, Кайгер Дж. Современная генетика. -М.: Мир, 1987.
- 13.Алиханян С.И., Акифьев А.П., Чернин Л.С. Общая генетика. Учебник. -

- М.: Высшая школа, 1985.
14. Ананьев В.И. Селекция рыб. -М.: Агропромиздат, 1989.
  15. Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. -Л.: Наука, 1987.
  16. Дубинин Н.П. Общая генетика. -М.: Наука, 1986.
  17. Симаков Ю.Г. Генетика рыб. -М.: МГТА, 2000.
  18. Бочков Н.П., Захаров А.Ф., Иванов В.И. Медицинская генетика. -М.: Медицина, 1984.
  19. Рыбчин В.Н. Основы генетической инженерии. Учебное пособие. - Минск: Высшая школа, 1986.
  20. Кайданов Л.З. Генетика популяций. Учебник. -М.: Высшая школа, 1996.
  21. Орлова Н.Н. Сборник задач по общей генетике. -М.: МГУ, 1982.

## МОДУЛЬНО-РЕЙТИНГОВАЯ ОЦЕНКА КАЧЕСТВА ПОДГОТОВКИ

1. Модульно-рейтинговая технология обучения студентов принята в университете в целях активизации и повышения эффективности аудиторной и самостоятельной работы студентов.

*Модульно - рейтинговый* подход включает два ключевых понятия: модуль и рейтинг:

- ❖ *Модуль* - это логически завершенная часть (тема, раздел) курса, который заканчивается контрольной акцией и оценивается в баллах.
- ❖ *Рейтинг* - это сумма баллов, набранная студентом в течение учебного промежутка времени по определенным правилам.

2. Сущностью модульно-рейтинговой технологии обучения является изучение учебного материала той или иной дисциплины отдельными блоками (модулями) с оценкой знаний обучающегося в виде суммы баллов за каждый вид учебной работы, предусмотренный модульной программой.

3. В основу модульной системы обучения и контроля положены следующие принципы:

- перенос центра тяжести учебного процесса на самостоятельную работу студентов;
- отказ от поточного метода обучения и переход к индивидуальной подготовке специалистов;
- возрастание роли текущего (промежуточного) контроля;
- отказ от традиционных форм оценки знаний и внедрение системы рейтинга.

При успешном освоении курса по данной системе обучения у студента отпадает необходимость или упрощается процедура сдачи экзаменов и зачетов.

4. Приступая к модульной системе обучения, студент должен освоить необходимые методические материалы, в которых представлены структура курса и модульная программа.

В комплект учебно-методических материалов входят:

Для очной формы обучения:

- *учебный план;*
- *рабочая программа дисциплины;*
- *конспекты лекции;*

- учебная специализированная литература

Для заочной формы обучения:

- учебно-методическое пособие по курсу;
- учебно-практические пособия по курсу (модули);

Дополнительно в материалы могут входить:

- электронные учебники;
- справочные материалы;
- деловые игры;
- прочие материал по усмотрению ответственных кафедр.

5. Система оценки знаний в модульно-рейтинговой технологии обучения предусматривает следующие виды контроля:

- входной контроль, определяющий степень усвоения студентами ранее изученного материала;
- текущий (промежуточный) контроль, определяющий степень усвоения студентом теоретической и практической части учебной программы каждого модуля;
- рубежный контроль, позволяющий оценить подготовку студента по одному или нескольким модулям;
- итоговый контроль, устанавливающий качество усвоения материала по всем модулям, составляющим изучаемый курс.

**Входной контроль** позволяет преподавателю оценить индивидуальную и общую подготовку студентов к изучению учебного материала. Результаты входного контроля не влияют на рейтинг студента.

**Текущий (промежуточный) контроль** осуществляется преподавателем по результатам выполнения студентом учебной работы или отдельной тематической части, предусмотренной программой данного модуля.

Объектом текущего контроля является посещение лекций, выполнение заданий в ходе практических занятий, выполнение лабораторных работ, курсовых проектов (работ), расчетно-графических и контрольных работ, написание рефератов, а также иные виды деятельности, определенные для каждого учебного модуля в рамках изучаемой дисциплины.

**Рубежный контроль** подводит итог изучения модуля или ряда модулей дисциплины.

Если в ходе изучения модуля студент должен приобрести практические

навыки, качество которых можно оценить по результатам текущего контроля (например, составить компьютерную программу), то в этом случае рубежный контроль не является обязательным.

**Итоговый контроль** проводится в письменной, в устной форме или в виде тестового задания. Форма проведения итогового контроля по дисциплине определяется кафедрой.

Итоговый рейтинг студента определяется как по результатам текущего и рубежного контроля, так и по результатам итогового контроля. При этом считается, что студент изучил весь курс, если по каждому модулю он набрал **минимальный рейтинг**.

6. Для расчета количества баллов весь курс разбивается на модули.

Минимальная сумма баллов по всем модулям дисциплины (без итогового контроля) в сумме составляет **60** баллов.

Если студент не набирает минимально возможного количества баллов по модулю, то такой модуль считается не изученным. В этом случае, студенту назначается дополнительный день, когда он сможет устно или письменно сдать ведущему преподавателю отдельные темы модуля или пройти повторно рубежный контроль. *Такая возможность предоставляется студенту только один раз.*

Если студент не набрал минимального количества баллов по какому-либо модулю дисциплины (модуль признан не изученным), то он не допускается к итоговой оценке знаний (экзамену или дифференцированному зачету).

После окончания сессии, в установленное время, студенту может быть предоставлена возможность повторно ликвидировать задолженность.

Если набранное количество баллов по модулю будет снова меньше минимально возможного, то студент получает по дисциплине оценку «неудовлетворительно» и отчисляется за неуспеваемость.

Если баллов набрано достаточно, то модуль признается изученным и студент допускается к итоговой оценке знаний.

Максимально возможная сумма баллов по дисциплине (без итогового контроля) составляет 100. В эту сумму входят рейтинговые баллы, набранные студентами в ходе текущего и рубежного контроля при изучении всех модулей курса.

7. Количество промежуточных этапов текущего контроля (контрольных точек) учебной работы студентов по каждому модулю, их форму и сроки

устанавливает кафедра, преподающая данную дисциплину.

Преподаватель кафедры, ведущий занятия со студенческой группой, обязан проинформировать группу об этом решении кафедры на первом занятии.

Оценка результатов текущего контроля зависит от сроков и качества выполнения студентами полученного задания. Сроки проведения текущего контроля устанавливаются преподавателем дисциплины в соответствии с расписанием занятий.

Студент, не сдававший вовремя текущий контроль (за исключением уважительных причин), получает **0** баллов.

По усмотрению преподавателя ему может быть назначен новый срок (до двух недель) с выставлением рейтинга с понижающим коэффициентом:

<b>Срок сдачи</b>	<b>Значение коэффициента</b>
В срок	<b>1</b>
1-ая неделя после установленного срока	<b>0,9</b>
2-ая неделя после установленного срока	<b>0,8</b>
более 2-х недель после установленного срока	<b>0,7</b>

Кроме того, понижающий коэффициент используется для отражения качества выполнения задания:

<b>Качество выполнения задания</b>	<b>Значение коэффициента</b>
<i>Отлично</i>	1
<i>Хорошо</i>	0,8
<i>Удовлетворительно</i>	0,6

Студентам может быть предоставлена возможность по индивидуальному графику досрочно пройти систему текущего тестового контроля по всем модульным программам теоретической части курса или одного семестра.

8. Все преподаваемые в университете дисциплины по итоговой оценке знаний могут заканчиваться:

- экзаменом;
- зачетом с оценкой (дифференцированным зачетом, как правило, при выполнении курсовой работы или проекта));
- зачетом.

Ответ студента на экзамене или дифференцированном зачете оценивается суммой от **10** до **20** рейтинговых баллов.

Оценка в **9** и менее баллов считается неудовлетворительной, студенту за экзамен выставляется **0** баллов и общая оценка «неудовлетворительно».

Студенты, не сдавшие экзамен (итоговый контроль) по расписанию, имеют право пройти переэкзаменовку (вторичный итоговый контроль) после окончания сессии, но не более двух раз. Во второй раз передача экзамена осуществляется в присутствии комиссии, назначаемой заведующим кафедрой, в срок не позднее начала следующей сессии.

Студент, по неважной причине не ликвидировавший задолженность до начала следующей сессии, к занятиям не допускается и отчисляется из университета.

9. Студенты, показавшие высокие результаты в ходе изучения каждого модуля, могут получить определенные поощрения.

Так, студенты, набравшие по дисциплинам с экзаменом или дифференцированным зачетом в ходе текущего и рубежного контроля сумму от **70** до **100** баллов (по всем модулям курса), имеют право получить итоговую оценку *без итогового контроля*, в соответствии со следующей шкалой пересчета баллов:

- от **70** до **79** баллов - «удовлетворительно»;
- от **80** до **89** баллов - «хорошо»;
- от **90** до **100** баллов - «отлично».

Для студента, набравшего от **60** до **69** баллов, - итоговая аттестация обязательна.

10. Студент получает оценку «зачет» по дисциплине, если он набрал не менее **60** баллов по результатам текущего и рубежного контроля.

11. Студент может повысить свой рейтинг и получить более высокую итоговую оценку, сдав итоговый экзамен.

В этом случае, по результатам текущего, рубежного и итогового контроля студенту выставляется традиционная оценка (отлично, хорошо, удовлетворительно, неудовлетворительно), в соответствии со следующей шкалой пересчета рейтинговых баллов:

- от **70 - 84** - «удовлетворительно»;
- от **85 - 99** - «хорошо»;
- более **100** - «отлично».

12. По итогам изучения дисциплины преподаватель проводит рейтинговую оценку студентов по установленной форме. Один экземпляр заполненной формы остается на кафедре, другой передается в деканат для оценки суммарного рейтинга студента не позднее 1 недели после окончания экзаменационной сессии.

13. Курсовой проект (работа), расчетно-графическая и контрольная работа, содержательно охватывающие несколько модулей курса, рассматриваются как самостоятельный модуль с присвоением определенного количества баллов в пределах общей суммы баллов, отведенных на изучение дисциплины **(100)**.

Количество рейтинговых баллов по названным выше видам работ определяется ведущим преподавателям и отражается в модульной карте дисциплины.

14. Суммарный рейтинг студента рассчитывается в деканате исходя из суммы баллов набранных им по всем дисциплинам курса.

Кроме того, деканат определяет средний балл успеваемости студентов по закрепленным за ним специальностям. Эти сведения представляются в Учебно-методический центр не позднее 15 июля каждого года для анализа успеваемости по всем специальностям университета.

## ВОПРОСЫ К ИТОГОВОМУ КОНТРОЛЮ

Примерные вопросы ИТОГОВОГО (обобщающего контроля) по факту освоения дисциплины:

1. Борьба с плейотропными генами в селекции рыб.
2. В чем преимущества и недостатки проведения индивидуального отбора в рыбоводстве.
3. Воспроизведение ДНК при митотическом делении клетки.
4. Генетика пола у рыб. Определение пола.
5. Генетические карты.
6. Генетические маркеры: линии цветных карпов.
7. Генетический код. Значение в эволюции.
8. Генные мутации.
9. Болезни, вызываемые генными мутациями.
10. Гены мутации. Способы их выявления.
11. Тест Эймса.
12. Гетерозис, его значение.
13. Голандрические признаки.
14. Деление созревания в гаметогенезе.
15. Дифференциальная активность генов.
16. Законы Менделя.
17. Расщепление по фенотипу и генотипу.
18. Значение "бесмысленных" кодонов в биоценозе белка.
19. Значение инбридинга и аутбридинга в рыбоводстве.
20. Значение индивидуального отбора.
21. Значение кариологии и генетики рыб для селекции.
22. Значение скрещивания в селекции.
23. Информация РНК. Её роль в синтезе белка.
24. Использование гетерозиса в рыбоводстве.
25. Как проявляются инбредная депрессия у рыб и как её избежать?
26. Какие условия необходимо соблюдать при проведении массового отбора в рыбоводстве.
27. Какие факторы позволяют ускорить мутационный процесс и какое значение это имеет для селекции?
28. Каким образом две особи, различающиеся по генотипу, могут иметь один фенотип? Что такое генотип и фенотип?
29. Каким образом ДНК регулирует синтез белков?
30. Каково цитологическое объяснение Менделевского расщепления?

31. Каковы важнейшие методы индивидуального отбора и как они могут быть использованы в рыбоводстве?
32. Классификация мутаций.
33. Значение мутаций в эволюции.
34. Механизм определения пола. Гомогаметный и гетерогаметный пол.
35. Наследственная и ненаследственная изменчивость. Причины их проявления.
36. Наследственность и изменчивость.
37. Непрямое деление клетки, его фазы.
38. Образование женских половых клеток (овогенез).
39. Организация селекционно-племенной работы в рыбоводстве.
40. Основные функции мейоза.
41. Перспективы использования генной инженерии в рыбоводстве.
42. Получение "исключительных" по полу особей рыб.
43. Получение межлинейных гибридов. Их значение.
44. Порода. Поддерживание структуры породы.
45. Почему в результате митоза возникают дочерние клетки с идентичным набором хромосом?
46. Предмет генетика, её цели и задачи.
47. Преимущества и недостатки индивидуального отбора.
48. Преимущества применения не родственного скрещивания в рыбоводстве.
49. Разные морфологические типы хромосом и половые хромосомы у рыб.
50. Расскажите об основных принципах организации племенного дела в рыбоводстве.
51. Регуляция пола у рыб и перспективы её использования.
52. Регуляция работы генов гормонами.
53. Регуляция синтеза белка в раннем развитии рыб.
54. Регуляция синтеза белка на уровне транскрипции и трансляции.
55. Результат скрещивания двух голых карпов между собой. Летальные гены.
56. Синтез белков в клетке.
57. Синтетическая гибридизация рыб.
58. Сперматогенез и овогенез у животных.
59. Сплайтинг в процессинге роль экзонов и интронов.
60. Способы введения К-ДНК в икру рыб.
61. Стерильные особи, их получение генетическим путем.
62. Строение хромосом на микроскопическом и на молекулярном уровне.

63. *Сущность и значение независимого распределения хромосом мейозе.*
64. *Сущность мейоза.*
65. *Сущность селекции.*
66. *Схема "Жакоба и Моно" регуляция биосинтеза ферментов.*
67. *Тепловодные и холодноводные и селекционные хозяйства.*
68. *Хромосомная теория наследственности. Её значение.*
69. *Хромосомные aberrации: факторы приводящие к хромосомным aberrациям.*
70. *Хромосомы рыб, их квалификация.*
71. *Хромосомы X и Y. Гомогаметный и гетерогаметный пол.*
72. *Механизм определения пола у животных.*
73. *Что такое мутации? Какие типы мутаций Вы знаете?*
74. *Экспериментальное получение мутаций.*
75. *Эпигенетическое наследование.*

**Симаков Ю.Г.**  
**Генетика (рыб)**

*Рабочая программа для бакалавров очной формы обучения, по  
специальности 110900.62 – «Водные биоресурсы и аквакультура»*

Подписано к печати:  
Тираж:  
Заказ №:

**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**  
**МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**  
**ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ**  
(образован в 1953г)

---

**Кафедра биоэкологии и ихтиологии**

Модульный обучающий комплекс МГУТУ

*Система вузовской учебной документации*

**Симаков Ю.Г.**

**ГЕНЕТИКА**

*Учебно-методическое пособие для студентов  
всех форм и видов обучения, по специальности  
110901 - Водные биоресурсы и аквакультура*



[www.mgutm.ru](http://www.mgutm.ru)

**Москва, 2009**

УДК 639.3

© Симаков Ю.Г. Генетика: Учебно-методическое пособие. / Сер. Система вузовской учебной документации. –М.: МГУТУ, 2009. -28с. Изд. 2-е, дополнен.

Обработка материала, компьютерная графика и верстка: Горбунов А.В.

Рассмотрено на заседании кафедры «Биоэкологии и ихтиологии» МГУТУ протокол №7 от 19.04.2009г и рекомендовано в качестве учебно-методического пособия.

Рекомендовано Институтом информатизации образования РАО.

Обучение по дисциплине строится по блочно-модульной системе. Под учебным модулем понимается целостная функциональная система, в которой объединены информационная, исполнительская и контролирующая части.

Сущность модульного обучения заключается в самостоятельном освоении предлагаемых по данной дисциплине функциональных модулей в соответствии с образовательным стандартом и рабочей программой.

Учебно-методическое пособие предназначено для студентов всех форм и видов обучения, по специальности 110901 - Водные биоресурсы и аквакультура

Автор (составитель): д.б.н., проф., Симаков Ю.Г.

Рецензенты:

д.б.н., проф. Амбросимова Н.А. (АзНИИРХ)

д.б.н., зав. сектором Микодина Е.В. (ВНИРО)

Редактор: Коновалова Л.Ф.

© Московский государственный университет технологий и управления, 2009.

109004, Москва, Земляной вал, 73.

кафедра "Биоэкологии и Ихтиологии", 2009.

117452, Москва, ул. Болотниковская, 15. тел: (499) 317-2936, 317-2927

## ***СОДЕРЖАНИЕ***

<b>МЕТОДИКА МОДУЛЬНО-РЕЙТИНГОВОЙ ОЦЕНКИ КАЧЕСТВА ПОДГОТОВКИ СПЕЦИАЛИСТОВ.....</b>	<b>4</b>
<b>ПУТЕВОДИТЕЛЬ ПО МОДУЛЬНОЙ СТРУКТУРЕ ДИСЦИПЛИНЫ:.....</b>	<b>9</b>
<b>РАБОЧАЯ ПРОГРАММА ПО ОСВОЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ .....</b>	<b>10</b>
<b>РУБЕЖНЫЙ КОНТРОЛЬ .....</b>	<b>19</b>
РК 1: МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ПО НАПИСАНИЮ КОНТРОЛЬНОЙ РАБОТЫ.....	19
<b>ЛАБОРАТОРНО-ПРАКТИЧЕСКИЕ РАБОТЫ .....</b>	<b>23</b>
<b>РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА.....</b>	<b>23</b>
<b>ОБОБЩАЮЩИЙ (ИТОГОВЫЙ) КОНТРОЛЬ .....</b>	<b>24</b>

# МЕТОДИКА МОДУЛЬНО-РЕЙТИНГОВОЙ ОЦЕНКИ КАЧЕСТВА ПОДГОТОВКИ СПЕЦИАЛИСТОВ

1. Модульно-рейтинговая технология обучения студентов принята в университете в целях активизации и повышения эффективности аудиторной и самостоятельной работы студентов.

*Модульно - рейтинговый* подход включает два ключевых понятия: модуль и рейтинг.

*Модуль* - это логически завершенная часть (тема, раздел) курса, который заканчивается контрольной акцией и оценивается в баллах.

*Рейтинг* - это сумма баллов, набранная студентом в течение некоторого промежутка времени по определенным правилам.

2. Сущностью модульно-рейтинговой технологии обучения является изучение учебного материала той или иной дисциплины отдельными блоками (модулями) с оценкой знаний обучающегося в виде суммы баллов за каждый вид учебной работы, предусмотренный модульной программой.

3. В основу модульной системы обучения и контроля положены следующие принципы:

- перенос центра тяжести учебного процесса на самостоятельную работу студентов;
- отказ от поточного метода обучения и переход к индивидуальной подготовке специалистов;
- резкое возрастание роли текущего контроля;
- отказ от традиционных форм оценки знаний и внедрение системы рейтинга.

При успешном освоении курса по данной системе обучения у студента отпадает необходимость или упрощается процедура сдачи экзаменов и зачетов.

4. Приступая к модульной системе обучения, студент должен получить необходимые методические материалы, в которых представлены структура курса и модульная программа.

В комплект методических материалов входят:

- учебно-методическое пособие по курсу;
- учебно-практические пособия по курсу (модули);

Дополнительно в материалы могут входить:

- электронные учебники;
- справочные материалы;
- деловые игры;
- прочие материал по усмотрению кафедры.

5. Система оценки знаний в модульно-рейтинговой технологии обучения предусматривает следующие виды контроля:

- входной контроль, определяющий степень усвоения студентами ранее изученного материала;
- текущий контроль, определяющий степень усвоения студентом теоретической и практической части учебной программы каждого модуля;
- рубежный контроль, позволяющий оценить подготовку студента по одному или нескольким модулям;
- итоговый контроль, устанавливающий качество усвоения материала по всем модулям, составляющим изучаемый курс.

**Входной контроль** позволяет преподавателю оценить индивидуальную и общую подготовку студентов к изучению учебного материала. Результаты входного контроля не влияют на рейтинг студента.

**Текущий контроль** осуществляется преподавателем по результатам выполнения студентом учебной работы, предусмотренной программой данного модуля.

Объектом текущего контроля является посещение лекций, выполнение заданий в ходе практических занятий, выполнение лабораторных работ, курсовых проектов (работ), расчетно-графических и контрольных работ, написание рефератов, а также иные виды деятельности, утвержденные для каждого модуля в рамках изучаемой дисциплины.

**Рубежный контроль** подводит итог изучения модуля или ряда модулей дисциплины.

Если в ходе изучения модуля студент должен приобрести практические навыки, качество которых можно оценить по результатам текущего контроля (например, составить компьютерную программу), то в этом случае рубежный контроль не является обязательным.

**Итоговый контроль** проводится в письменной, в устной форме или в виде тестового задания. Форма проведения итогового контроля по дисциплине определяется кафедрой.

Итоговый рейтинг студента определяется как по результатам текущего и рубежного контроля, так и по результатам итогового контроля. При этом считается, что студент изучил весь курс, если по каждому модулю он набрал **минимальный рейтинг**.

6. Для расчета количества баллов весь курс разбивается на модули.

Минимальная сумма баллов по всем модулям дисциплины (без итогового контроля) в сумме составляет **60** баллов.

Если студент не набирает минимально возможного количества баллов по модулю, то такой модуль считается не изученным. В этом случае, студенту назначается дополнительный день, когда он сможет устно или письменно сдать

ведущему преподавателю отдельные темы модуля или пройти повторно рубежный контроль. *Такая возможность предоставляется студенту только один раз.*

Если студент не набрал минимального количества баллов по какому-либо модулю дисциплины (модуль признан не изученным), то он не допускается к итоговой оценке знаний (экзамену или дифференцированному зачету).

После окончания сессии, в установленное время, студенту может быть предоставлена возможность повторно ликвидировать задолженность.

Если набранное количество баллов по модулю будет снова меньше минимально возможного, то студент получает по дисциплине оценку «неудовлетворительно» и отчисляется за неуспеваемость.

Если баллов набрано достаточно, то модуль признается изученным и студент допускается к итоговой оценке знаний.

Максимально возможная сумма баллов по дисциплине (без итогового контроля) составляет 100. В эту сумму входят рейтинговые баллы, набранные студентами в ходе текущего и рубежного контроля при изучении всех модулей курса.

7. Количество промежуточных этапов текущего контроля (контрольных точек) учебной работы студентов по каждому модулю, их форму и сроки устанавливает кафедра, преподающая данную дисциплину.

Преподаватель кафедры, ведущий занятия со студенческой группой, обязан проинформировать группу об этом решении кафедры на первом занятии.

Оценка результатов текущего контроля зависит от сроков и качества выполнения студентами полученного задания. Сроки проведения текущего контроля устанавливаются преподавателем дисциплины в соответствии с расписанием занятий.

Студент, не сдававший вовремя текущий контроль (за исключением уважительных причин), получает **0** баллов.

По усмотрению преподавателя ему может быть назначен новый срок (до двух недель) с выставлением рейтинга с понижающим коэффициентом:

<b>СРОК СДАЧИ</b>	<b>ЗНАЧЕНИЕ КОЭФФИЦИЕНТА</b>
В срок	<b>1</b>
1-ая неделя после установленного срока	<b>0,9</b>
2-ая неделя после установленного срока	<b>0,8</b>
более 2-х недель после установленного срока	<b>0,7</b>

Кроме того, понижающий коэффициент используется для отражения качества выполнения задания:

КАЧЕСТВО ВЫПОЛНЕНИЯ ЗАДАНИЯ	ЗНАЧЕНИЕ КОЭФФИЦИЕНТА
Отлично	1
Хорошо	0,8
Удовлетворительно	0,6

Студентам может быть предоставлена возможность по индивидуальному графику досрочно пройти систему текущего тестового контроля по всем модульным программам теоретической части курса или одного семестра.

8. Все преподаваемые в университете дисциплины по итоговой оценке знаний могут заканчиваться:

- экзаменом;
- зачетом с оценкой (дифференцированным зачетом);
- зачетом.

Ответ студента на экзамене или дифференцированном зачете оценивается суммой от **10** до **20** рейтинговых баллов.

Оценка в **9** и менее баллов считается неудовлетворительной, студенту за экзамен выставляется **0** баллов и общая оценка «неудовлетворительно».

Студенты, не сдавшие экзамен (итоговый контроль) по расписанию, имеют право пройти переэкзаменовку (вторичный итоговый контроль) после окончания сессии, но не более двух раз.

Во второй раз передача экзамена (дифференцированного зачета) осуществляется в присутствии комиссии, назначаемой заведующим кафедрой, в срок не позднее начала следующей сессии.

Студент, по неуважительной причине не ликвидировавший задолженность до начала следующей сессии, к занятиям не допускается и отчисляется из университета.

9. Студенты, показавшие высокие результаты в ходе изучения каждого модуля, могут получить определенные поощрения.

Так, студенты, набравшие по дисциплинам с экзаменом или дифференцированным зачетом в ходе текущего и рубежного контроля сумму от **70** до **100** баллов (по всем модулям курса), имеют право получить итоговую оценку *без итогового контроля*, в соответствии со следующей шкалой пересчета баллов:

- от **70** до **79** баллов - «удовлетворительно»;
- от **80** до **89** баллов - «хорошо»;
- от **90** до **100** баллов - «отлично».

Для студента, набравшего от **60** до **69** баллов, - итоговая аттестация обязательна.

10. Студент получает оценку «зачет» по дисциплине, если он набрал не менее **60** баллов по результатам текущего и рубежного контроля.

11. Студент может повысить свой рейтинг и получить более высокую

итоговую оценку, сдав итоговый экзамен.

В этом случае, по результатам текущего, рубежного и итогового контроля студенту выставляется традиционная оценка (отлично, хорошо, удовлетворительно, неудовлетворительно), в соответствии со следующей шкалой пересчета рейтинговых баллов:

- от **70 - 84** - «удовлетворительно»;
- от **85 - 99** - «хорошо»;
- более **100** - «отлично».

12. По итогам изучения дисциплины преподаватель проводит рейтинговую оценку студентов по установленной форме. Один экземпляр заполненной формы остается на кафедре, другой передается в деканат для оценки суммарного рейтинга студента не позднее 1 недели после окончания экзаменационной сессии.

13. Курсовой проект (работа), расчетно-графическая и контрольная работа, содержательно охватывающие несколько модулей курса, рассматриваются как самостоятельный модуль с присвоением определенного количества баллов в пределах общей суммы баллов, отведенных на изучение дисциплины (**100**).

Количество рейтинговых баллов по названным выше видам работ определяется ведущим преподавателям и отражается в Модульной карте дисциплины.

14. Суммарный рейтинг студента рассчитывается в деканате исходя из суммы баллов набранных им по всем дисциплинам курса.

Кроме того, деканат определяет средний балл успеваемости студентов по закрепленным за ним специальностям.

Эти сведения представляются в Учебно-методический центр не позднее 15 июля каждого года для анализа успеваемости по всем специальностям университета.

# ПУТЕВОДИТЕЛЬ ПО МОДУЛЬНОЙ СТРУКТУРЕ ДИСЦИПЛИНЫ:

## *ГЕНЕТИКА*

Дисциплина включает в себя ряд модулей, подлежащих освоению. Перечень и функциональная структура модулей показана ниже:

<p>Методика модульно-рейтинговой оценки качества подготовки специалистов. Путеводитель по модульной структуре дисциплины. Рабочая программа по освоению дисциплины. Рубежный контроль: РК 1 Методические указания по написанию контрольной работы. Лабораторно-практические работы. Рекомендуемая литература. Обобщающий (итоговый) контроль.</p>	<p>Уч-МП</p>
<p>Цитогенетика и материальные основы наследственности. Элементы цитогенетики. Хромосомы. Упаковка ДНК в хромосомах. Клеточное деление: митоз и мейоз. Менделизм. Законы Менделя. Отклонение от менделевского расщепления. Наследование при неаллельном взаимодействии генов. Генетика пола и особенности определения пола. Определение пола. Цитогенетические механизмы определения пола у рыб. Дифференцировка пола. Искусственная регуляция пола. Партеогенез и гиногенез. Элементы молекулярной генетики. Краткий обзор развития молекулярной генетики и её значение для генетики рыб. Генетический код и синтез белка в клетке. Регуляция дифференциальной активности генов. Изменчивость. Формы изменчивости. Комбинативная изменчивость, гибридизация. Полиплоидия. Генетика развития. Клеточная дифференцировка и дифференциальная активность генов. Действие генов в раннем развитии. Ранняя активность генов. Активность генов и её регуляция. Выяснение средствами генетики злокачественных опухолей на рыбах. Элементы популяционной генетики. Генетические методы изучения популяции. Факторы динамики генетической структуры популяций. Популяционная структура вида у рыб. Генетика и селекция. Связь генетики и селекции. Методы селекции. Массовый отбор. Отбор по потомству. Семейный отбор. Инбридинг и гетерозис. Теории, объясняющие гетерозис. Генетические маркёры. Мечение племенных рыб.</p>	<p>Уч-ПП Модуль 1</p>

Где: Уч-МП – учебно-методическое пособие;

Уч-ПП – учебно-практическое пособие.

Ваше текущее местоположение затенено серым цветом.

# Рабочая программа по освоению дисциплины

## Цели преподавания дисциплины:

В результате изучения генетики должны быть накоплены знания по механизмам передачи наследственности, по молекулярной генетике, генетике пола и генетическим методам селекции, исходя из установленных генетикой общих законов наследственности и изменчивости.

## Задачи изучения дисциплины:

### Знать:

- Материальные основы наследственности;
- Законы генетики, которые дают научное обоснование фундаментальным биологическим явлениям;
- Механизмы генетического определения пола;
- Молекулярное строение гена, биосинтез белка.

### Уметь:

- Использовать теоретическую базу для практической работы в области генетики и селекции, в том числе и в популяционно-генетических исследованиях;
- Проводить самостоятельные цитогенетические исследования;
- Определять кариотип животных и растений;
- Уметь разбираться в основных методах генной инженерии.

## Примерный тематический план лекций:

1. Введение. Предмет генетика. Материальные основы наследственности. Менделизм.
2. Генетика пола. Определение пола у рыб, регуляция пола.
3. Молекулярные основы наследственности.
4. Мутации у рыб, использование мутагенеза в селекции рыб.
5. Цели и методы селекции. Генетические методы селекции. Гибридизация.

## **Семинарские занятия посвящены следующим темам:**

1. Менделизм и взаимодействие генов.
2. Генетика пола, наследование признаков, сцепленных с полом.
3. Сцепленное наследование и кроссинговер. Хромосомная теория наследственности.
4. Рекомбинация и генетический анализ у бактерий и бактериофагов.
5. Теория гена.
6. Изменчивость и мутационный процесс.
7. Генетика популяций.

## **Рабочая программа по освоению дисциплины**

### ***ВВЕДЕНИЕ.***

Предмет генетики. Понятие о наследственности и изменчивости, Место генетики среди биологических наук. Истоки генетики. Понятия: ген, генотип и фенотип. Фенотипическая и генотипическая изменчивость, мутации. Основные этапы развития генетики. Роль отечественных ученых в развитии генетики и селекции (Н.И. Вавилов, А.С. Серебровский, Н.К.Кольцов, Ю.А.Филипченко, С.С.Четвериков и др.). Значение генетики для решения задач селекции, медицины, биотехнологии, экологии.

### ***МАТЕРИАЛЬНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ***

Понятие о генетической информации. Доказательства роли ядра и хромосом в явлениях наследственности. Локализация генов в хромосомах. Роль цитоплазматических факторов в передаче наследственной информации.

Деление клетки и воспроизведение. Митотический цикл и фазы митоза. Мейоз и образование гамет. Конъюгация хромосом. Редукция числа хромосом. Генетическая роль митоза и мейоза.

Кариотип. Парность хромосом в соматических клетках. Гомологичные хромосомы. Специфичность морфологии и числа хромосом.

Молекулярные основы наследственности. Истоки биохимической генетики. Концепция "один ген - один полипептид". Белок как элементарный признак.

Доказательства генетической роли нуклеиновых кислот (трансформация у бактерий, опыты с вирусами). Структура ДНК и РНК. Модель ДНК Уотсона -

Крика. Функции нуклеиновых кислот в реализации генетической информации: репликация, транскрипция и трансляция. Методологическое значение принципа передачи генетической информации: ДНК-РНК белок.

Свойства генетического кода. Доказательства триплетности кода. Расшифровка кодонов. Вырожденность кода. Терминирующие кодоны. Понятие о генетической супрессии. Универсальность кода. Строение хромосом: хроматида, хромомеры, эухроматические и гетерохроматические районы хромосом. Изменения в организации морфологии хромосом в ходе митоза и мейоза. Репликация хромосом. Политения. Онтогенетическая изменчивость хромосом.

Молекулярная организация хромосом прокариот и эукариот. Компоненты хроматина: ДНК, РНК, гистоны, другие белки. Уровни упаковки хроматина, нуклеосомы.

## ***ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ***

Основные закономерности наследования. Цели и принципы генетического анализа. Методы: гибридологический, мутационный, цитогенетический, генеалогический, популяционный, близнецовый, биохимический.

Основы гибридологического метода: выбор объекта, отбор материала для скрещиваний, анализ признаков, применение статистического метода. Разрешающая способность гибридологического метода. Генетическая символика.

Моногибридные и полигибридные скрещивания. Закономерности наследования при моногибридном скрещивании, открытые Г. Менделем: единообразие гибридов первого поколения, расщепление во втором поколении. Представление Г. Менделя о дискретной наследственности (факториальная гипотеза).

Представление об аллелях и их взаимодействиях: полное и неполное доминирование, кодоминирование. Закон "чистоты гамет". Гомозиготность и гетерозиготность. Анализирующее скрещивание, анализ типов и соотношения гамет у гибридов. Расщепление по фенотипу и генотипу во втором поколении и анализирующем скрещивании при моногенном контроле признака и разных типах аллельных взаимодействий (3:1, 1:2, 1:1).

Относительный характер доминирования. Возможные биохимические механизмы доминирования.

Закономерности наследования в ди- и полигибридных скрещиваниях при моногенном контроле каждого признака: единообразие первого поколения и расщепление во втором поколении. Закон независимого наследования генов. Статистический характер расщеплений. Общая формула расщеплений при независимом наследовании. Значение мейоза в осуществлении законов "чистоты гамет" и независимого наследования. Условия осуществления

"менделевских" расщеплений.

Отклонения от менделевских расщеплений при ди- и полигенном контроле признаков. Неаллельные взаимодействия: комплементарность, эпистаз, полимерия. Биохимические основы неаллельных взаимодействий.

Особенности наследования количественных признаков (полигенное наследование). Использование статистических методов при изучении количественных признаков.

Представление о генотипе как сложной системе аллельных и не аллельных взаимодействий генов. Плейотропное действие генов. Пенетрантность и экспрессивность.

Хромосомное определение пола и наследование признаков связанных с полом. Половые хромосомы, гомо- и гетерогаметный пол; типы хромосомного определения пола. Наследование признаков, сцепленных с полом. Значение рецiproчных скрещиваний для изучения сцепленных с полом признаков. Наследование при нерасхождении половых хромосом. Балансовая теория определения пола. Гинандроморфизм.

Сцепленное наследование и кроссинговер. Значение работ школы Т.Моргана в изучении сцепленного наследования признаков. Особенности наследования при сцеплении. Группы сцепления.

Кроссинговер. Доказательства происхождения кроссинговера в мейозе и митозе на стадии четырех нитей. Значение анализирующего скрещивания и тетрадного анализа при изучении кроссинговера. Цитологические доказательства кроссинговера.

Множественные перекресты. Интерференция. Линейное расположение генов в хромосомах. Основные положения хромосомной теории наследственности по Т.Моргану.

Генетические карты, принцип их построения у эукариот. Использование данных цитогенетического анализа для локализации генов. Цитологические карты хромосом. Митотический кроссинговер и его использование для картирования хромосом. Построение физических карт хромосом с помощью методов молекулярной биологии.

Генетический анализ у прокариот. Особенности микроорганизмов как объекта генетических исследований. Организация генетического аппарата у бактерий. Представление о плазмидах, эписомах и мигрирующих генетических элементах (инсерционные последовательности, транспозоны).

Методы, применяемые в генетическом анализе у бактерий и бактериофагов: клональный анализ, метод селективных сред, метод отпечатков и др.

Особенности процессов, ведущих к рекомбинации у прокариот. Конъюгация у бактерий: половой фактор кишечной палочки. Методы генетического картирования при конъюгации. Кольцевая карта хромосом прокариот.

Генетическая рекомбинация при трансформации. Трансдукция у бактерий.

Общая и специфическая трансдукция. Использование трансформации и трансдукции для картирования генов.

Сопоставление методов генетического анализа у прокариот и эукариот.

## ***ВНЕЯДЕРНОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ***

Закономерности нехромосомного наследования, отличие от хромосомного наследования. Методы изучения: реципрокные, возвратные и поглощающие скрещивания, метод трансплантации, биохимические методы.

Материнский эффект цитоплазмы. Наследование завитка у моллюсков. Пластидная наследственность. Наследование пестролистности у растений. Наследование устойчивости к антибиотикам у хламидомонады. Митохондриальная наследственность. Наследование дыхательной недостаточности у дрожжей и нейроспоры.

Взаимодействие ядерных и внеядерных генов. Цитоплазматическая мужская стерильность у растений.

Инфекционные факторы внеядерной наследственности. Наследование каппа-частиц у парамеций при разных способах размножения (при нормальной и продленной конъюгации, при аутогамии). Наследование сигма-фактора у дрожифилы.

Плазмидное наследование. Свойства плазмид: трансмиссивность, несовместимость, детерминирование признаков устойчивости к антибиотикам и другим лекарственным препаратам, образование колицинов и др. Использование плазмид в генетических исследованиях.

Значение изучения нехромосомного наследования в понимании проблем эволюции клеток высших организмов, происхождения клеточных органелл - пластид и митохондрий. Эндосимбиоз.

## ***ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ***

Понятие о наследственной и ненаследственной (модификационной) изменчивости. Формирование признаков как результат взаимодействия генотипа и факторов среды. Норма реакции генотипа. Адаптивный характер модификаций.

Использование математических методов при анализе изменчивости организмов. Комбинативная изменчивость, механизм ее возникновения, роль в эволюции и селекции.

Геномные изменения: полиплоидия, анеуплоидия. Автополиплоиды, особенности мейоза и характер наследования. Аллополиплоиды. Амфидиплоидия как механизм возникновения плодовитых аллополиплоидов. Роль полиплоидии в эволюции и селекции. Анеуплоидия: нуклисомики, моносомики, полисомики, их использование в генетическом анализе.

Особенности мейоза и образования гамет у анеуплоидов, их жизнеспособность и плодовитость.

Хромосомные перестройки. Внутри- и межхромосомные перестройки: делеции, дупликации, инверсии, транслокации, транспозиции. Механизмы их возникновения, использование в генетическом анализе для локализации отдельных генов и составления генетических карт. Особенности мейоза при различных типах перестроек.

Классификация генных мутаций. Представление о прямых и обратных, генеративных и соматических, адаптивных и нейтральных, летальных и условно летальных, ядерных и неядерных, спонтанных и индуцированных мутациях. Общая характеристика молекулярной природы возникновения генных мутаций: замена оснований, выпадение или вставка оснований (нонсенс, миссенс и фреймшифт типа).

Роль мобильных генетических элементов в возникновении генных мутаций и хромосомных перестроек.

Спонтанный и индуцированный мутационный процесс. Количественная оценка частот возникновения мутаций. Многоэтапность и генетический контроль мутационного процесса.

Радиационный мутагенез: генетические эффекты ионизирующего излучения и ультрафиолетовых лучей. Закономерности "доза-эффекта". Химический мутагенез. Особенности мутагенного действия химических агентов. Факторы, модифицирующие мутационный процесс. Антимутагены. Мутагены окружающей среды и методы их тестирования.

## ***ТЕОРИЯ ГЕНА. СТРУКТУРА ГЕНОМА***

Представление школы Моргана о строении и функции гена. Функциональный и рекомбинационный критерии аллелизма. Множественный аллелизм. Мутационная и рекомбинационная делимость гена. Работы школы Серебровского по ступенчатому аллелизму. Псевдоаллелизм. Функциональный тест на аллелизм (цис-транс-тест).

Исследование тонкой структуры гена на примере фага T<sub>4</sub> (Бензер). Сопоставление физических и генетических размеров единиц карты для установления размеров гена и минимальной единицы мутирования и рекомбинации. Ген как единица функции (цистрон). Явление межallelельной комплементации, относительность критериев аллелизма. Молекулярно-генетические подходы в исследовании тонкого строения генов. Перекрытие генов в одном участке ДНК.

Интронэкзонная организация генов эукариот, сплайсинг. Структурная организация генома эукариот. Классификация повторяющихся элементов генома. Семейства генов. Псевдогены. Регуляторные элементы генома. Молекулярно-генетические методы картирования генома. Проблемы происхождения и молекулярной эволюции генов.

## ***МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ.***

Преимственность проблем "классической" и молекулярной генетики. Мутационные модели.

Генетический контроль и молекулярные механизмы репликации. Полуконсервативный способ репликации ДНК. Полигенный контроль процесса репликации. Схема событий в вилке репликации. Понятие о репликоне. Особенности организации и репликации хромосом эукариот. Системы рестрикции и модификации. Рестрикционные эндонуклеазы.

Проблемы стабильности генетического материала. Типы структурных повреждений в ДНК и репарационные процессы. Генетический контроль и механизмы эксцизионной и пострепликативной репарации, репарация неспаренных оснований, репаративный синтез ДНК. Роль репарационных систем в обеспечении генетических процессов. Нарушения в процессах репарации как причина наследственных молекулярных болезней.

Рекомбинация: гомологический кроссинговер, сайт-специфическая рекомбинация, транспозиции. Доказательство механизма общей рекомбинации по схеме "разрыв-воссоединение". Молекулярная модель рекомбинации по Холлидею. Генная конверсия. Сайт-специфическая рекомбинация: схема интеграции и исключения ДНК фага лямбда. Генетический контроль и механизмы процессов транспозиции.

Генетический контроль мутационного процесса. Связь мутабельности с функциями аппарата репликации. Механизмы спонтанного мутагенеза; гены мутаторы и антимутаторы. Механизмы действия аналогов оснований, азотистой кислоты, акридиновых красителей, алкилирующих агентов. Понятие о мутагенных индуцибельных путях репарации; УФ-мутагенез. Мутагенез, опосредованный через процессы рекомбинации. Механизмы автономной нестабильности генома, роль мобильных генетических элементов.

Молекулярные механизмы регуляции действия генов. Регуляция транскрипции на уровне промотора, функций РНК-полимеразы. Принципы негативного и позитивного контроля. Системная регуляция, роль циклической АМФ и гуанозинтрифосфата. Оперонные системы регуляции (теория Жакоба и Моно). Генетический анализ лактозного оперона. Регуляция транскрипции на уровне терминации на примере триптофа-нового оперона.

Принципы регуляции действия генов у эукариот. Транскрипционно-активный хроматин. Регуляторная роль гистонов, негистоновых белков, гормонов. Особенности организации промоторной области у эукариот. Посттранскрипционный уровень регуляции синтеза белков. Роль мигрирующих генетических элементов в регуляции генного действия.

## ***ГЕНЕТИКА РАЗВИТИЯ***

Онтогенез как реализация наследственно детерминированной программы развития. Стабильность генома и дифференциальная активность генов в ходе индивидуального развития. Первичная дифференцировка цитоплазмы, действие генов в раннем эмбриогенезе, амплификация генов. Роль гомеозисных генов в онтогенезе. Опыты по трансплантации ядер. Методы клонирования генетически идентичных организмов.

Тканеспецифическая активность генов. Функциональные изменения хромосом в онтогенезе (пуффы, "ламповые щетки"); роль гормонов, эмбриональных индукторов.

Факторы, определяющие становление признаков в онтогенезе: плейотропное действие генов, взаимодействие генов и клеток, детерминация. Компенсация дозы генов. Взаимоотношения клеток в морфогенезе.

Генетика соматических клеток. Гетерокарионы. Применение метода соматической гибридизации для изучения процессов дифференцировки и для генетического картирования. Химерные (аллофенные) животные. Совместимость и несовместимость тканей.

Генетика иммунитета. Онкогены, онкобелки. Генетический контроль дифференцировки пола. Роль генов Y-хромосомы в определении мужского пола у млекопитающих. Мутации, переопределяющие пол в ходе онтогенеза. Гормональное переопределение пола.

## ***ОСНОВЫ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНЖЕНЕРИИ***

Задачи и методология генетической инженерии. Методы выделения и синтеза генов. Понятие о векторах. Векторы на основе плазмид и ДИК-фагов. Геномные библиотеки. Способы получения рекомбинантных молекул ДНК, методы клонирования генов. Проблема экспрессии гетерологических генов. Получение с помощью генетической инженерии трансгенных организмов.

Векторы эукариот. Дрожжи как объекты генетической инженерии. Основы генетической инженерии растений и животных: трансформация клеток высших организмов, введение генов в зародышевые и соматические клетки животных. Проблемы генотерапии.

Значение генетической инженерии для решения задач биотехнологии, сельского хозяйства, медицины и различных отраслей народного хозяйства. Использование методов генетической инженерии для изучения фундаментальных проблем генетики и других биологических наук. Социальные аспекты генетической инженерии.

## ***ПОПУЛЯЦИОННАЯ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ ГЕНЕТИКА***

Понятие о виде и популяции. Популяция как естественно историческая структура. Понятие о частотах генов и генотипов. Математические модели в популяционной генетике. Закон Харди-Вайнберга, возможности его применения. С.С. Четвериков - основоположник экспериментальной популяционной генетики.

Генетическая гетерогенность популяций. Методы изучения природных популяций. Факторы динамики генетического состава популяции (дрейф генов), мутационный процесс, межпопуляционные миграции, действие отбора. Взаимодействие факторов динамики генетической структуры в природных популяциях.

Понятие о внутрипопуляционном генетическом полиморфизме и генетическом грузе. Естественный отбор как направляющий фактор эволюции популяций. Понятие о приспособленности и коэффициенте отбора. Формы отбора: движущий, стабилизирующий, деструктивный. Роль генетических факторов в эволюции.

Молекулярно-генетические основы эволюции. Задачи геносистематики. Значение генетики популяций для медицинской генетики, селекции, решения проблем сохранения генофонда и биологического разнообразия.

## ***ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ***

Предмет и методология селекции. Генетика как теоретическая основа селекции. Учение об исходном материале. Центры происхождения культурных растений по Н.И. Вавилову. Понятие о породе, сорте, штамме. Сохранение генофонда ценных культурных и диких форм растений и животных.

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости (Н.И. Вавилов). Значение наследственной изменчивости организмов для селекционного процесса и эволюции.

Роль частной генетики отдельных видов организмов в селекции. Использование индуцированных мутаций и комбинативной изменчивости в селекции растений, животных и микроорганизмов. Роль полиплоидии в повышении продуктивности растений.

Системы скрещиваний в селекции растений и животных. Аутбридинг. Инбридинг. Коэффициент инбридинга - показатель степени гомозиготности организмов. Линейная селекция. Отдаленная гибридизация. Особенности межвидовой и межродовой гибридизации; скрещиваемость, фертильность и особенности расщепления у гибридов. Пути преодоления нескрещиваемости. Работы отечественных ученых: И.В. Мичурина, Г.Д. Карпеченко и др.

Явление гетерозиса и его генетические механизмы. Использование простых и двойных межлинейных гибридов в растениеводстве и

животноводстве. Производство гибридных семян на основе цитоплазматической мужской стерильности. Коэффициенты наследуемости и повторяемости и их использование в селекционном процессе.

Методы отбора: индивидуальный и массовый отбор. Отбор по фенотипу и генотипу (оценка по родословной и качеству потомства). Субселекция. Влияние условий внешней среды на эффективность отбора.

Перспективы методов генетической и клеточной инженерии в селекции и биотехнологии.

## РУБЕЖНЫЙ КОНТРОЛЬ

В порядке рубежного контроля (РК):

- по факту освоения УчПП модуля №1 выполняется **контрольная работа** в соответствии с методическими указаниями, приведенными ниже (РК 1).

### ***РК 1: Методические указания по написанию контрольной работы***

Контрольная работа должна содержать развернутые ответы на 5 вопросов. Вопросы своего варианта студент выбирает из прилагаемой таблицы, приведенной ниже, после вопросов к контрольной работе, по своему учебному шифру. Учебный шифр содержится в студенческом билете и в зачетной книжке каждого студента. Две последние цифры учебного шифра составляют номер варианта.

Например, при шифре **523-72-РИ** студент выполняет 23 вариант, который находит в таблице следующим образом: по вертикали в таблице находит *последнюю* цифру - в данном случае 3, а по горизонтали *предпоследнюю* цифру - 2; на пересечении этих двух колонок стоят вопросы, на которые должен ответить студент.

В случае если последняя цифра шифра однозначна, например 6-72-РИ, то вариант будет "06". По вертикали - 6, а по горизонтали - 0.

На титульном листе необходимо указать ФИО студента, специальность и форму обучения, курс, номер варианта и номера контрольных вопросов.

В контрольных работах ответы должны сопровождаться рисунками, схемами и т.п. В тетради в клетку писать следует через строчку, оставляя место под поля, вопросы и ответы должны быть четко выделены.

В конце работы приводится перечень использованной литературы, ставится дата и подпись.

### **Вопросы к контрольной работе:**

- 1 Предмет генетика, её цели и задачи.
- 2 Порода. Поддержание структуры породы.
- 3 Получение межлинейных гибридов. Их значение.
- 4 Хромосомная теория наследственности. Её значение.
- 5 Регуляция пола у рыб и перспективы её использования.
- 6 Гетерозис, его значение.
- 7 Строение хромосом на микроскопическом и на молекулярном уровне.
- 8 Регуляция работы генов гормонами.
- 9 Стерильные особи, их получение генетическим путем.
- 10 Генетика пола у рыб.
- 11 Наследственная и ненаследственная изменчивость. Причины их проявления.
- 12 Использование гетерозиса в рыбоводстве.
- 13 Генетические карты.
- 14 Преимущества и недостатки индивидуального отбора.
- 15 Преимущества применения неродственного скрещивания в рыбоводстве.
- 16 Непрямое деление клетки, его фазы.
- 17 Сущность и значение независимого распределения хромосом мейозе.
- 18 Результат скрещивания двух голых карпов между собою. Летальные гены.
- 19 Сперматогенез и овогенез у животных.
- 20 Какие факторы позволяют ускорить мутационный процесс и какое значение это имеет для селекции?
- 21 Регуляция синтеза белка на уровне транскрипции и трансляции.
- 22 Сущность мейоза.
- 23 Генетический код.
- 24 Значение индивидуального отбора.
- 25 Получение "исключительных" по полу особей рыб.
- 26 Значение скрещивания в селекции.
- 27 Хромосомы рыб, их квалификация.
- 28 Генные мутации. Болезни, вызываемые генными мутациями.
- 29 Синтез белков в клетке.
- 30 Регуляция синтеза белка в раннем развитии рыб.
- 31 Определение пола у рыб.
- 32 Сущность селекции.
- 33 Значение кариологии и генетики рыб для селекции.
- 34 Наследственность и изменчивость.
- 35 Информация РНК. Её роль в синтезе белка.
- 36 Значение инбридинга и аутридинга в рыбоводстве.

- 37 Разные морфологические типы хромосом и половые хромосомы у рыб.
- 38 Экспериментальное получение мутаций.
- 39 Как проявляются инбредная депрессия у рыб и как её избежать?
- 40 Образование женских половых клеток (овогенез).
- 41 Классификация мутаций. Значение мутаций в эволюции.
- 42 Организация селекционно-племенной работы в рыбоводстве.
- 43 Основные функции мейоза.
- 44 Каким образом ДНК регулирует синтез белков?
- 45 Какие условия необходимо соблюдать при проведении массового отбора в рыбоводстве?
- 46 Почему в результате митоза возникают дочерние клетки с идентичным набором хромосом?
- 47 Законы Менделя. Расщепление по фенотипу и генотипу.
- 48 Механизм определения пола. Гомогаметный и гетерогаметный пол.
- 49 Хромосомные абберации: факторы, приводящие к хромосомным абберациям.
- 50 Генетические маркеры.
- 51 Борьба с плейотропными генами в селекции рыб.
- 52 Гены мутации. Способы их выявления. Тест Эймса.
- 53 Дифференциальная активность генов.
- 54 Синтетическая гибридизация рыб.
- 55 Генетический код. Значение в эволюции.
- 56 Каково цитологическое объяснение менделеевского расщепления?
- 57 Расскажите об основных принципах организации племенного дела в рыбоводстве.
- 58 Воспроизведение ДНК при митотическом делении клетки.
- 59 Что такое мутации? Какие типы мутаций Вы знаете?
- 60 Каковы важнейшие методы индивидуального отбора и как они могут быть использованы в рыбоводстве?
- 61 Каким образом две особи, различающиеся по генотипу, могут иметь один фенотип? Что такое генотип и фенотип?
- 62 Хромосомы X и Y. Механизм определения пола у животных.
- 63 В чем преимущества и недостатки проведения индивидуального отбора в рыбоводстве?
- 64 Деление созревания в гаметогенезе.
- 65 Голландрические признаки.
- 66 Способы введения К-ДНК в икру рыб.
- 67 Сплайтинг в процессинге, роль экзонов и интронов.
- 68 Значение "бессмысленных" кодонов в биоценозе белка.
- 69 Тепловодные и холодноводные селекционные хозяйства.
- 70 Схема "Жакоба и Моно", регуляция биосинтеза ферментов.
- 71 Эпигенетическое наследование.
- 72 Перспективы использования генной инженерии в рыбоводстве.
- 73 Фенодевианты у рыб.
- 74 Роль индукторов в дифференциальной активности генов.

- 75 Товарная гибридизация рыб.  
 76 Полигены. Кривая Гауса.  
 77 Значение эписом у бактерий.  
 78 Организация работы селекционных центров.  
 79 Регуляция митотической активности в тканях. Кейлоны.  
 80 Возможность разработки направленного мутагенеза.  
 81 Полиплоидия у рыб, её роль в селекции.  
 82 Биохимическое маркирование рыб.  
 83 Гиногенез: естественный и искусственный.  
 84 Эмбриональное клонирование рыб.  
 85 Кроссенговер и его значение в мейозе.  
 86 Полигибридное скрещивание и бином Ньютона.  
 87 Роль репродукторов в селекции рыб.  
 88 Генные мутации. Способы их выявления. Тест Эймса.  
 89 Регуляция пола у рыб и перспективы её использования.  
 90 Наследственная и ненаследственная изменчивость. Причины их проявления.

**Таблица вариантов контрольной работы**

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

## Лабораторно-практические работы

Включает выполнение как самостоятельно, так и с преподавателем в лаборатории следующих работ:

п/п	Наименование лабораторных работ
1.	Митоз. Изучение строения хромосом. Поведение хромосом. Хромосомные aberrации.
2.	Мейоз. Созревание половых клеток у гибридов рыб. Гибринологический анализ при Менделевском расщеплении.
3.	Построение генетических карт. Генетика пола. Цитогенетика половых хромосом. Наблюдение колец Бара, гиногенез. Визуализация дифференциальной активности генов с политенными хромосомами.

## Рекомендуемая литература

### Основная:

1. Жимулев И.Ф. Общая и молекулярная генетика: Учебник для вузов. - Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. -480с. Изд. 4-е, стереотип.
2. Клаг У., Каммингс М. Основы генетики: Книга для студентов и преподавателей. / Сер.: Мир биологии и медицины. –М.: Техносфера, 2009. -896с.
3. Хатт Ф. Генетика животных. -М.: Колос, 1989.
4. Гнатик Е.Н. Генетическая инженерия человека: Вызовы, проблемы, риски. –М.: Либроком, 2009. -240с.
5. Гнатик Е.Н. Генетика человека. Былое и грядущее: Книга для студентов и преподавателей. –М.: ЛКИ, 2007. -280с.
6. Савченко А.Ю., Рождественский А.С., Литвинович Е.Ф., Захарова Н.С., Шестерикова А.А. Основы медицинской и клинической генетики: Учебное пособие для вузов. / Сер.: Медицина. –М.: Феникс, 2008. - 416с.
7. Уиллет Э. Генетика без тайн. / Сер.: Без тайн. –М.: Эксмо, 2008. -224с.

### Дополнительная:

8. Алиханян С.И. Общая генетика. -М.: Высшая школа, 1986.
9. Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции. Учебник. -М.: Высшая школа, 1989.
10. Айола Ф, Кайгер Дж. Современная генетика. -М.: Мир, 1987.

11. Алиханян С.И., Акифьев А.П., Чернин Л.С. Общая генетика. Учебник. - М.: Высшая школа, 1985.
12. Ананьев В.И. Селекция рыб. -М.: Агропромиздат, 1989.
13. Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. -Л.: Наука, 1987.
14. Дубинин Н.П. Общая генетика. -М.: Наука, 1986.
15. Симаков Ю.Г. Генетика рыб. -М.: МГТА, 2000.
16. Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб. -М.: Пищевая промышленность, 1974.
17. Бочков Н.П., Захаров А.Ф., Иванов В.И. Медицинская генетика. -М.: Медицина, 1984.
18. Рыбчин В.Н. Основы генетической инженерии. Учебное пособие. - Минск: Высшая школа, 1986.
19. Смирнов В.Г. Цитогенетика. Учебное пособие. -М.: Высшая школа, 1991.
20. Кайданов Л.З. Генетика популяций. Учебник. -М.: Высшая школа, 1996.
21. Орлова Н.Н. Сборник задач по общей генетике. -М.: МГУ, 1982.

## **Обобщающий (итоговый) контроль**

Примерные вопросы ИТОГОВОГО (обобщающего) контроля, по факту освоения дисциплины:

1. Борьба с плейотропными генами в селекции рыб.
2. В чем преимущества и недостатки проведения индивидуального отбора в рыбоводстве.
3. Воспроизведение ДНК при митотическом делении клетки.
4. Генетика пола у рыб. Определение пола.
5. Генетические карты.
6. Генетические маркеры: линии цветных карпов.
7. Генетический код. Значение в эволюции.
8. Генные мутации. Болезни, вызываемые генными мутациями.
9. Гены мутации. Способы их выявления. Тест Эймса.
10. Гетерозис, его значение.
11. Голандрические признаки.
12. Деление созревания в гаметогенезе.
13. Дифференциальная активность генов.
14. Законы Менделя. Расщепление по фенотипу и генотипу.
15. Значение "бесмысленных" кодонов в биоценозе белка.
16. Значение инбридинга и аутридинга в рыбоводстве.
17. Значение индивидуального отбора.
18. Значение кариологии и генетики рыб для селекции.

19. Значение скрещивания в селекции.
20. Информация РНК. Её роль в синтезе белка.
21. Использование гетерозиса в рыбоводстве.
22. Как проявляются инбредная депрессия у рыб и как её избежать?
23. Какие условия необходимо соблюдать при проведении массового отбора в рыбоводстве.
24. Какие факторы позволяют ускорить мутационный процесс и какое значение это имеет для селекции?
25. Каким образом две особи, различающиеся по генотипу, могут иметь один фенотип? Что такое генотип и фенотип?
26. Каким образом ДНК регулирует синтез белков?
27. Каково цитологическое объяснение Менделевского расщепления?
28. Каковы важнейшие методы индивидуального отбора и как они могут быть использованы в рыбоводстве?
29. Классификация мутаций. Значение мутаций в эволюции.
30. Механизм определения пола. Гомогаметный и гетерогаметный пол.
31. Наследственная и ненаследственная изменчивость. Причины их проявления.
32. Наследственность и изменчивость.
33. Непрямое деление клетки, его фазы.
34. Образование женских половых клеток (овогенез).
35. Организация селекционно-племенной работы в рыбоводстве.
36. Основные функции мейоза.
37. Перспективы использования генной инженерии в рыбоводстве.
38. Получение "исключительных" по полу особей рыб.
39. Получение межлинейных гибридов. Их значение.
40. Порода. Поддержание структуры породы.
41. Почему в результате митоза возникают дочерние клетки с идентичным набором хромосом?
42. Предмет генетика, её цели и задачи.
43. Преимущества и недостатки индивидуального отбора.
44. Преимущества применения не родственного скрещивания в рыбоводстве.
45. Разные морфологические типы хромосом и половые хромосомы у рыб.
46. Расскажите об основных принципах организации племенного дела в рыбоводстве.
47. Регуляция пола у рыб и перспективы её использования.
48. Регуляция работы генов гормонами.
49. Регуляция синтеза белка в раннем развитии рыб.
50. Регуляция синтеза белка на уровне транскрипции и трансляции.
51. Результат скрещивания двух голых карпов между собою. Летальные гены.
52. Синтез белков в клетке.
53. Синтетическая гибридизация рыб.
54. Сперматогенез и овогенез у животных.
55. Сплайтинг в процессинге роль экзон и интронов.
56. Способы введения К-ДНК в икру рыб.
57. Стерильные особи, их получение генетическим путем.

58. Строение хромосом на микроскопическом и на молекулярном уровне.
59. Сущность и значение независимого распределения хромосом мейозе.
60. Сущность мейоза.
61. Сущность селекции.
62. Схема "Жакоба и Моно" регуляция биосинтеза ферментов.
63. Тепловодные и холодноводные и селекционные хозяйства.
64. Хромосомная теория наследственности. Её значение.
65. Хромосомные aberrации: факторы приводящие к хромосомным aberrациям.
66. Хромосомы рыб, их квалификация.
67. Хромосомы X и Y. Механизм определения пола у животных. Гомогаметный и гетерогаметный пол.
68. Что такое мутации? Какие типы мутаций Вы знаете?
69. Экспериментальное получение мутаций.
70. Эпигенетическое наследование.



*Симаков Ю.Г.*  
***Генетика***  
Учебно-методическое пособие

Подписано к печати:  
Тираж:  
Заказ №:

**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ  
(образован в 1953г)**

---

**Кафедра биоэкологии и ихтиологии**

Модульный обучающий комплекс МГУТУ

*Система вузовской учебной документации*

**Симаков Ю.Г.**

**ГЕНЕТИКА**

*Учебно-практическое пособие для студентов  
всех форм и видов обучения, по специальности  
110901 - Водные биоресурсы и аквакультура*

**МОДУЛЬ 1**



[www.mgutm.ru](http://www.mgutm.ru)

**Москва, 2009**

УДК 639.3

© Симаков Ю.Г. *Генетика: Учебно-практическое пособие. Модуль 1. / Сер. Система вузовской учебной документации. –М.: МГУТУ, 2009. -88с. Изд. 2-е, дополнен.*

Обработка материала, компьютерная графика и верстка: Горбунов А.В.

Рассмотрено на заседании кафедры «Биоэкологии и ихтиологии» МГУТУ протокол №7 от 19.04.2009г и рекомендовано в качестве учебно-практического пособия.

Рекомендовано Институтом информатизации образования РАО.

Обучение по дисциплине строится по блочно-модульной системе. Под учебным модулем понимается целостная функциональная система, в которой объединены информационная, исполнительская и контролирующая части.

Сущность модульного обучения заключается в самостоятельном освоении предлагаемых по данной дисциплине функциональных модулей в соответствии с образовательным стандартом и рабочей программой.

Учебно-практическое пособие предназначено для студентов всех форм и видов обучения, по специальности 110901 - Водные биоресурсы и аквакультура

Автор (составитель): д.б.н., проф., Симаков Ю.Г.

Рецензенты:

д.б.н., проф. Амбросимова Н.А. (АзНИИРХ)

д.б.н., зав. сектором Микодина Е.В. (ВНИРО)

Редактор: Коновалова Л.Ф.

© Московский государственный университет технологий и управления, 2009.  
109004, Москва, Земляной вал, 73.

кафедра "Биоэкологии и Ихтиологии", 2009.

117452, Москва, ул. Болотниковская, 15. тел: (499) 317-2936, 317-2927

# ПУТЕВОДИТЕЛЬ ПО МОДУЛЬНОЙ СТРУКТУРЕ ДИСЦИПЛИНЫ

## ГЕНЕТИКА

Дисциплина включает в себя ряд модулей, подлежащих освоению. Перечень и функциональная структура модулей показана ниже:

<p>Методика модульно-рейтинговой оценки качества подготовки специалистов. Путеводитель по модульной структуре дисциплины. Рабочая программа по освоению дисциплины. Рубежный контроль: РК 1 Методические указания по написанию контрольной работы. Лабораторно-практические работы. Рекомендуемая литература. Обобщающий (итоговый) контроль.</p>	<p>Уч-МП</p>
<p>Цитогенетика и материальные основы наследственности. Элементы цитогенетики. Хромосомы. Упаковка ДНК в хромосомах. Клеточное деление: митоз и мейоз. Менделизм. Законы Менделя. Отклонение от менделевского расщепления. Наследование при неаллельном взаимодействии генов. Генетика пола и особенности определения пола. Определение пола. Цитогенетические механизмы определения пола у рыб. Дифференцировка пола. Искусственная регуляция пола. Партогенез и гиногенез. Элементы молекулярной генетики. Краткий обзор развития молекулярной генетики и её значение для генетики рыб. Генетический код и синтез белка в клетке. Регуляция дифференциальной активности генов. Изменчивость. Формы изменчивости. Комбинативная изменчивость, гибридизация. Полиплоидия. Генетика развития. Клеточная дифференцировка и дифференциальная активность генов. Действие генов в раннем развитии. Ранняя активность генов. Активность генов и её регуляция. Выяснение средствами генетики злокачественных опухолей на рыбах. Элементы популяционной генетики. Генетические методы изучения популяции. Факторы динамики генетической структуры популяций. Популяционная структура вида у рыб. Генетика и селекция. Связь генетики и селекции. Методы селекции. Массовый отбор. Отбор по потомству. Семейный отбор. Инбридинг и гетерозис. Теории, объясняющие гетерозис. Генетические маркеры. Мечение племенных рыб.</p>	<p>Уч-ПП Модуль 1</p>

Где: Уч-МП – учебно-методическое пособие;

Уч-ПП – учебно-практическое пособие.

Ваше текущее местоположение затенено серым цветом.

## **Выдержка из методики модульно-рейтинговой оценки знаний**

Минимальная сумма баллов по всем модулям дисциплины (без итогового контроля) в сумме составляет **60** баллов.

Если студент не набрал минимального количества баллов по какому-либо модулю дисциплины (модуль признан не изученным), то он не допускается к итоговой оценке знаний (экзамену или дифференцированному зачету).

В этом случае студенту назначается дополнительный день, когда он сможет устно или письменно сдать ведущему преподавателю отдельные темы модуля или пройти повторно рубежный контроль. Такая возможность предоставляется студенту только один раз.

Если набранное количество баллов по модулю будет снова меньше минимально возможного, то студент получает по дисциплине оценку «неудовлетворительно» и отчисляется за неуспеваемость.

Если баллов набрано достаточно, то модуль признается изученным и студент допускается к итоговой оценке знаний.

Студент, не сдававший вовремя текущий контроль (за исключением уважительных причин), получает 0 баллов.

По усмотрению преподавателя ему может быть назначен новый срок (в течение до двух недель) с выставлением рейтинга с понижающим коэффициентом в зависимости от срока сдачи от назначенной даты.

Студент получает по дисциплине "зачет", если он набрал не менее **60** баллов по результатам текущего и рубежного контроля. После чего он допускается к итоговому контролю (экзамен или зачет).

После успешного прохождения образовательной программы по дисциплине, сформированной из отдельных модулей, и выполнением всех требований, предусмотренных учебным графиком, данная дисциплина считается освоенной.

# СОДЕРЖАНИЕ

<b>КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ОСНОВНЫХ ПОНЯТИЙ И ТЕРМИНОВ.....</b>	<b>6</b>
<b>ВВЕДЕНИЕ.....</b>	<b>17</b>
<b>ТЕМА 1: ЦИТОГЕНЕТИКА И МАТЕРИАЛЬНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ.....</b>	<b>19</b>
ЭЛЕМЕНТЫ ЦИТОГЕНЕТИКИ.....	19
ХРОМОСОМЫ.....	20
УПАКОВКА ДНК В ХРОМОСОМАХ.....	22
КЛЕТОЧНОЕ ДЕЛЕНИЕ: МИТОЗ И МЕЙОЗ.....	24
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА ПО ТЕМЕ:.....	28
ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ:.....	29
<b>ТЕМА 2: МЕНДЕЛИЗМ.....</b>	<b>29</b>
ЗАКОНЫ МЕНДЕЛЯ.....	29
ОТКЛОНЕНИЕ ОТ МЕНДЕЛЕВСКОГО РАСЩЕПЛЕНИЯ.....	31
НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИ НЕАЛЛЕЛЬНОМ ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ГЕНОВ.....	32
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА ПО ТЕМЕ:.....	35
ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ:.....	35
<b>ТЕМА 3: ГЕНЕТИКА ПОЛА И ОСОБЕННОСТИ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОЛА.....</b>	<b>36</b>
ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛА.....	36
ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОЛА У РЫБ.....	36
ДИФФЕРЕНЦИРОВКА ПОЛА.....	37
ИСКУССТВЕННАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ПОЛА.....	39
ПАРТЕНОГЕНЕЗ И ГИНОГЕНЕЗ.....	41
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА ПО ТЕМЕ:.....	43
ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ:.....	43
<b>ТЕМА 4: ЭЛЕМЕНТЫ МОЛЕКУЛЯРНОЙ ГЕНЕТИКИ.....</b>	<b>44</b>
КРАТКИЙ ОБЗОР РАЗВИТИЯ МОЛЕКУЛЯРНОЙ ГЕНЕТИКИ И ЕЁ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ГЕНЕТИКИ РЫБ.....	44
ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОД И СИНТЕЗ БЕЛКА В КЛЕТКЕ.....	45
РЕГУЛЯЦИЯ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ ГЕНОВ.....	46
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА ПО ТЕМЕ:.....	48
ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ:.....	48
<b>ТЕМА 6: ИЗМЕНЧИВОСТЬ.....</b>	<b>49</b>
ФОРМЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ.....	49
КОМБИНАТИВНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ, ГИБРИДИЗАЦИЯ.....	50
ПОЛИПЛОИДИЯ.....	52
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА ПО ТЕМЕ:.....	53
ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ:.....	54
<b>ТЕМА 6: ГЕНЕТИКА РАЗВИТИЯ.....</b>	<b>55</b>
КЛЕТОЧНАЯ ДИФФЕРЕНЦИРОВКА И ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ ГЕНОВ.....	55
ДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ В РАННЕМ РАЗВИТИИ.....	56
РАННЯЯ АКТИВНОСТЬ ГЕНОВ.....	56
АКТИВНОСТЬ ГЕНОВ И ЕЁ РЕГУЛЯЦИЯ.....	57
ВЫЯСНЕНИЕ СРЕДСТВАМИ ГЕНЕТИКИ ЗЛОКАЧЕСТВЕННЫХ ОПУХОЛЕЙ НА РЫБАХ.....	60
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА ПО ТЕМЕ:.....	63
ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ:.....	64
<b>ТЕМА 7: ЭЛЕМЕНТЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ГЕНЕТИКИ.....</b>	<b>64</b>
ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПОПУЛЯЦИИ.....	64
ФАКТОРЫ ДИНАМИКИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ.....	65
ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ВИДА У РЫБ.....	66
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА ПО ТЕМЕ:.....	67
ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ:.....	67
<b>ТЕМА 8: ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ.....</b>	<b>68</b>

СВЯЗЬ ГЕНЕТИКИ И СЕЛЕКЦИИ.....	68
МЕТОДЫ СЕЛЕКЦИИ.....	68
<i>Массовый отбор</i> .....	68
<i>Отбор по потомству</i> .....	70
<i>Семейный отбор</i> .....	70
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА ПО ТЕМЕ:.....	71
ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ:.....	71
<b>ТЕМА 9: ИНБРИДИНГ И ГЕТЕРОЗИС .....</b>	<b>72</b>
ТЕОРИИ, ОБЪЯСНЯЮЩИЕ ГЕТЕРОЗИС .....	72
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА ПО ТЕМЕ:.....	73
ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ:.....	73
<b>ТЕМА 10: ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МАРКЁРЫ .....</b>	<b>74</b>
МЕЧЕНИЕ ПЛЕМЕННЫХ РЫБ.....	75
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА ПО ТЕМЕ:.....	76
ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ:.....	77
<b>ЛАБОРАТОРНЫЕ (ПРАКТИЧЕСКИЕ) ЗАНЯТИЯ .....</b>	<b>77</b>
<b>ТЕКУЩИЙ КОНТРОЛЬ ТЕОРЕТИЧЕСКИХ ЗНАНИЙ ПО МОДУЛЮ .....</b>	<b>78</b>

## КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ОСНОВНЫХ ПОНЯТИЙ И ТЕРМИНОВ

**Автополиплоидия.** Полиплоидия, обусловленная присутствием более чем двух наборов хромосом одного и того же вида.

**Адаптация.** Структурные и функциональные особенности организма, которые обеспечивают ему оптимальную приспособленность к окружающей среде, эволюционный процесс, при котором организм становится приспособленным к окружающей среде.

**Адаптивная (селективная) ценность.** Степень репродуктивной эффективности организма (или генотипа) по сравнению с другими организмами (или генотипами) той же популяции.

**Аддитивные гены.** Взаимодействующие гены, которые не обнаруживают доминантности (если являются аллельными) или эпистаза (в случае неаллельных генов).

**Аллель.** Одна из двух или более альтернативных форм гена, каждая из которых характеризуется уникальной последовательностью нуклеотидов; различные аллели данного гена обычно распознаются фенотипически, в общем случае - при сравнении их нуклеотидных последовательностей.

**Аллополиплоидия.** Полиплоидия, обусловленная присутствием в одной клетке хромосомных наборов двух различных видов.

**Анаболический.** Термин относится к ферментативным реакциям, приводящим к синтезу более сложных биологических молекул из менее сложных (ср. *Катаболический*).

**Анализирующее скрещивание.** Скрещивание между гетерозиготной (по одному или более локусам) и соответствующей рецессивной гомозиготной.

**Анафаза.** Третья стадия митоза или мейоза, во время которой хромосомы расходятся к противоположным полюсам клетки.

**Анеуплоидия.** Состояние клетки, ткани или организма, при котором одна или несколько

целых хромосом из обычного набора или отсутствуют, или представлены дополнительными копиями (ср. *Эуплоидия*).

**Антикодон.** Три смежных нуклеотида в молекуле тРНК, которые комплементарны и спариваются с тремя нуклеотидами кодона в молекуле мРНК в процессе синтеза белка.

**Антитело.** Белок, синтезируемый иммунной системой высшего организма, связывающийся специфически с чужеродной молекулой (*антиген*), которая индуцирует его синтез.

**Аутбридинг.** Скрещивание между генетически различными, а не близкородственными особями.

**Бактериофаг (фаг).** Вирус, хозяином которого является бактериальная клетка.

**Бивалент.** Две конъюгированные гомологичные хромосомы, наблюдаемые во время первого мейотического деления.

**Бластодерма.** Многоядерная стадия эмбриогенеза; результат деления ядер, не сопровождающегося делением цитоплазмы зиготы и миграций ядер к периферии ооцита. Клеточная бластодерма возникает, когда клеточные мембраны формируются вокруг каждого ядра на периферии ооцита.

**Бластула.** Многоклеточная стадия эмбриогенеза. Возникает в результате цитокинеза зиготы с образованием большого количества мелких клеток. Стадия бластулы предшествует гаструляции и органогенезу.

**Вегетативное (бесполое) размножение.** Развитие организма из одной или более клеток, не сопровождающееся каким-либо половым процессом.

**Внедряющиеся последовательности.** Некодирующие нуклеотидные последовательности в эукариотической ДНК, которые разделяют на две части нуклеотидные последовательности, обнаруживаемые непрерывными в цитоплазматической мРНК.

**Возвратное скрещивание.** Скрещивание потомка с одним из родителей.

**Вырожденный код.** Код, в котором единичный элемент одного языка определяется более чем одним элементом другого языка. Например, одной из аминокислот, изолейцину, соответствует три различных кодона.

**Гамета.** Зрелая репродуктивная клетка, способная при слиянии с аналогичной клеткой противоположного пола образовать зиготу.

**Гаплоид.** Клетки (например, гаметы), содержащие половинный набор хромосом соматических клеток; иногда используется как синоним термина моноплоид, т.е. клетка, ткань или организм, имеющий только один набор хромосом (ср. *Диплоид*, *Полиплоид*).

**Гаструла.** Стадия эмбрионального развития, характеризующаяся началом движения клеток и инициацией органогенеза.

**Ген.** Последовательность нуклеотидов, которой может быть приписана определенная функция в организме. Например: последовательность нуклеотидов, кодирующая полипептид; последовательность нуклеотидов, кодирующая тРНК; последовательность нуклеотидов, необходимая для обеспечения транскрипции другого гена.

**Ген-модификатор.** Ген, который при взаимодействии с другими генами изменяет их фенотипическое проявление.

**Ген-мутатор.** Ген, повышающий скорость мутирования другого гена.

**Геном.** Генетический состав клетки или вируса; для эукариот иногда употребляется в значении «единичный полный (гаплоидный) набор хромосом».

**Генотип.** Вся генетическая информация организма, генетическая структура организма по одному или нескольким изучаемым генным локусам (ср. *Фенотип*).

**Гетероаллель.** Аллель, отличающийся от других аллелей того же гена по нуклеотидной последовательности в различных участках вдоль гена, в противоположность истинным аллелям, число которых для каждого сайта (нуклеотидной пары) внутри гена равно

четырем.

**Гетерогамное скрещивание.** Скрещивание между особями из различных популяций или видов.

**Гетерозиготность.** Доля особей в популяции, гетерозиготных по данному локусу; доля гетерозиготных локусов в геноме особи.

**Гетерозис (гибридная сила).** Превосходство гетерозиготы над гомозиготой по степени экспрессии одного или нескольких признаков.

**Гибрид.** Потомок скрещивания между двумя генетически не идентичными организмами.

**Гистон.** Любой из основных белков, образующих комплекс с ДНК в хромосоме эукариот.

**Гифы.** Нитевидные клеточные структуры, составляющие тело гриба.

**Гомогамное скрещивание.** Скрещивание между особями одной популяции или вида.

**Гомологичные хромосомы.** Хромосомы (или их сегменты), идентичные по структуре составляющих их локусов; в эволюционном смысле - хромосомы, сходные в различных организмах в силу их происхождения от общего предка.

**Дальтон.** Единица атомной массы, один даль тон соответствует 1/12 массы одного атома  $^{12}\text{C}$ , наиболее распространенного изотопа углерода.

**Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК).** Полинуклеотид, содержащий в качестве углеводного остатка дезоксирибозу, представляет собой основной генетический материал всех клеток.

**Денатурированная ДНК.** ДНК, превращенная из двухцепочечной в одноцепочечную форму в результате разрыва водородных связей, удерживающих вместе две комплементарные цепи (ср. *Нативная ДНК*).

**Дигибридное скрещивание.** Скрещивание между организмами, несущими различные аллели в двух различных локусах.

**Дизиготные близнецы.** Близнецы, развивающиеся из двух независимо оплодотворенных яйцеклеток; двуйцевые близнецы.

**Дикий тип.** Преобладающий фенотип или преобладающий аллель в природной популяции.

**Доминантный.** Аллель или соответствующий признак, проявляющийся в гетерозиготе (ср. *Рецессивный*).

**Дупликация.** Хромосомная мутация, при которой происходит удвоение какого-то участка хромосомы в гаплоидном наборе. (Ср. *Делеция*).

**Естественный отбор.** Дифференциальное воспроизведение различных генотипов, обусловленное их различной приспособленностью (ср. *Искусственный отбор*).

**Закон Харди-Вайнберга.** Закон, согласно которому частоты генотипов в популяции могут быть предсказаны по частотам генов при условии случайного скрещивания.

**Зигота.** Диплоидная клетка, формируемая в результате слияния яйцеклетки и сперматозоида.

**Идентичные по происхождению гены.** Два гена, имеющие одинаковые нуклеотидные последовательности, по причине происхождения от общего предка.

**Идентичные по структуре гены.** Два гена, имеющие одинаковые нуклеотидные последовательности, независимо от того, происходят они от общего предка или нет.

**Имаго.** Половозрелая форма насекомого, развивающаяся из имагинальных клеток и имагинальных дисков личинки.

**Инбредная депрессия.** Снижение приспособленности, вызванное инбридингом.

**Инбридинг.** Скрещивание между родственными особями.

**Инверсионный полиморфизм.** Присутствие двух или более хромосомных последовательностей, отличающихся инверсиями, в гомологичных хромосомах особей одной популяции.

**Инверсия.** Хромосомная мутация, при которой последовательность генов в каком-либо участке хромосомы меняется на обратную.

**Индуктор.** Эффекторная молекула, ответственная за индукцию синтеза фермента.

**Индукция.** Синтез новых молекул фермента в ответ на воздействие среды.

**Интерсекс.** Особь в норме двудомного вида, у которой репродуктивные органы или вторичные половые признаки частично соответствуют одному полу, частично - противоположному.

**Интерфаза.** Стадия клеточного цикла, при которой метаболизм осуществляется без каких-либо заметных признаков деления клетки.

**Интерференция.** Влияние одного кроссинговера на хроматиде на вероятность другого кроссинговера на той же хроматиде. Положительная (отрицательная) интерференция означает, что первый

**Интрон.** См. *Внедряющаяся последовательность, экзон.*

**Искусственный отбор.** Отбор человеком из поколения в поколение животных и растений по одному или нескольким наследуемым признакам (ср. *Естественный отбор*).

**Кариотип.** Хромосомный набор клетки или организма; характеризуется числом, размером и конфигурацией хромосом.

**Карта сцепления.** Хромосомная карта, показывающая порядок линейного расположения генов на хромосоме.

**Катаболический.** Относящийся к ферментативным реакциям, приводящим к распаду сложных биологических молекул на менее сложные компоненты; выделяемая при этом энергия может запасаться в форме АТФ, а продукты распада - использоваться в последующих анаболических реакциях.

**Квантовое видообразование.** Быстрое возникновение новых видов, обычно в малых изолятах; как правило, важную роль при этом играют эффект основателя и случайный дрейф генов. Синоним: *сальтационное видообразование.*

**Клеточный цикл.** Цикл развития индивидуальной клетки.

**Ко-адаптация.** Согласованное взаимодействие генов; процесс отбора, в результате которого в популяции устанавливается согласованное взаимодействие генов.

Код. Набор правил перевода информации с одного алфавита или языка на другой.

**Кодоминантные аллели.** Пара аллелей, каждый из которых проявляется фенотипически в гетерозиготе.

**Кодон.** Группа из трех смежных нуклеотидов в молекуле мРНК, либо кодирующая одну из аминокислот, либо обозначающая конец синтеза белка.

**Количественный признак.** Признак, варьирующий более или менее непрерывно от одной особи к другой, что позволяет распределить особей в классы в соответствии со степенью выраженности признака.

**Конверсия.** Процесс, в результате которого аллель в целой хромосоме утрачивается и заменяется другим аллелем из гомологичной хромосомы.

**Контролирующий элемент.** Эукариотический транспозируемый элемент, присутствие которого выявляется по изменению обычной активности гена.

**Конъюгация.** Процесс переноса ДНК от бактерий одного полового типа к другому при контакте клеток.

**Коэффициент инбридинга.** Вероятность того, что два гена в данном локусе идентичны по происхождению.

**Коэффициент отбора.** Мера эффективности отбора, измеряемая по уменьшению частоты встречаемости гамет данного типа в следующем поколении. кроссинговер снижает (повышает) вероятность второго.

**Кроссинговер.** Обмен участками между гомологичными хроматидами в процессе мейоза. Если хроматиды имели разные наборы аллелей, то кроссинговер может быть

выявлен генетически по образованию рекомбинантных хроматид.

**Леталь.** Генная или хромосомная мутация, вызывающая гибель (всех носителей при доминантности или гомозиготных носителей при рецессивности) до достижения репродуктивного возраста.

**Лимфоцит.** Клетка, стимулируемая антигеном к выработке специфических антител к этому антигену и способная к пролиферации, с образованием группы клеток, синтезирующих данное антитело.

**Локус.** Местоположение данной мутации или гена на генетической карте; часто используется вместо термина «мутация» или «ген».

**Макроэволюция.** Эволюция на уровне более высоких систематических категорий, чем вид; приводит к возникновению новых родов, семейств и других более высоких таксономических единиц.

**Маркер.** Аллель, наследование которого прослеживается в скрещивании.

**Массовый отбор.** Искусственный отбор путем скрещивания в каждом поколении особей с максимальной (минимальной) степенью выраженности данного признака.

**Матрица.** Одноцепочечная ДНК, комплементарная синтезируемой цепи РНК или ДНК; определяет последовательность нуклеотидов в синтезируемой цепи.

**Матричная РНК (мРНК).** Молекула РНК, нуклеотидная последовательность которой транслируется в последовательность аминокислот на рибосомах в процессе синтеза полипептида.

**Мегаспора.** Более крупная из двух типов гаплоидных спор, образуемых сосудистыми растениями; более мелкая из спор называется микроспорой. В семени растения мегаспора развивается в эмбриональную сумку (женский гаметоцит), а микроспора дает начало клеткам пыльцы (мужской гаметоцит).

**Межгенный супрессор.** Мутация, которая супрессирует фенотипическое проявление мутации в другом гене.

**Мейоз.** Два последовательных деления ядра клетки, сопровождаемых лишь одним циклом репликации хромосом, в результате чего образуются четыре гаплоидные клетки.

**Менделевская популяция.** Группа скрещивающихся между собой организмов, имеющая общий пул генов.

**Метафаза.** Вторая стадия митоза или мейоза, в которой конденсированные хромосомы распределяются в плоскости между полюсами клетки.

**Метацентрическая хромосома.** Хромосома, у которой центромера расположена приблизительно в середине.

**Метилирование.** Модификация в результате добавления метильной ( $-CH_3$ ) группы к какому-либо основанию в молекуле ДНК или РНК. Метилирование ДНК в клетках эукариот коррелирует с подавлением транскрипции. См. *Ре-стрицирующие ферменты*.

**Механизм изоляции.** См. *Механизм репродуктивной изоляции*.

**Механизм репродуктивной изоляции.** Любое биологическое свойство организма, которое влияет на его способность к скрещиванию с особью другого вида. микроорганизма к скрещиванию с другим штаммом.

**Митоз.** Деление ядра, следующее за репликацией хромосом, в результате чего дочерние ядра содержат то же число хромосом, что и родительские.

**Множественные аллели.** Наличие у особей данного вида более чем двух аллелей для определенного локуса.

**Мозаик.** Особь, содержащая группы клеток, имеющих различный генотип и фенотипическое проявление.

**Монозиготные (идентичные) близнецы.** Близнецы, развившиеся из одной и той же оплодотворенной яйцеклетки, давшей начало двум эмбрионам на ранней стадии развития.

**Моноплоид.** Клетка, ткань или организм, имеющий только один хромосомный набор.

**мРНК.** Матричная РНК.

**Мутант.** Организм, несущий мутантный (отличный от дикого типа) аллель.

**Мутации сдвига рамки.** Мутации, вызванные либо инсерцией, либо делецией нуклеотидов ДНК, в результате которых изменяется рамка трансляции кодонов в молекуле мРНК; приводят к появлению ненормальной последовательности аминокислот в молекуле белка, начиная с точки, соответствующей положению мутации.

**Мутирование.** Процесс, в результате которого в гене появляются наследуемые изменения.

**Наследуемость.** В широком смысле — часть общей фенотипической изменчивости, остающаяся после исключения изменчивости, обусловленной действием среды. В узком смысле - отношение суммарной генетической изменчивости к общей фенотипической изменчивости.

**Нативная ДНК.** Двухцепочечная ДНК, выделенная из живого организма и сохранившая водородные связи между цепями (ср. *Денатурированная ДНК*).

**Негомологичные хромосомы.** Хромосомы, содержащие несходные гены и не конъюгирующие при мейозе.

**Нежизнеспособность гибридов.** Пониженная жизнеспособность или выживаемость гибридных организмов.

**Неоплазма.** Опухолевая ткань.

**Непрерывная изменчивость.** Изменчивость в отношении признака, по которому особи лишь слегка отличаются друг от друга, но не распадаются на четко очерченные классы.

**Неравновесность по сцеплению.** Неслучайное распределение частот аллелей, принадлежащих разным локусам.

**Нерасхождение.** Потеря способности к расхождению при делении двух сестринских хроматид или гомологичных хромосом, в результате которой обе они отходят к одному полюсу, образуя анеуплоидное ядро.

**Неслучайное скрещивание.** Система скрещиваний, при которой частоты сочетаний особей, обладающих данным признаком, отличаются от частот, ожидаемых на основе случайного подбора пар.

**Ник-трансляция** (смещение разрыва) Способ введения меченых трифосфатов в нативную ДНК *in vitro*, с помощью ДНК-полимеразы I *E coli* При этом используется 5'-РО<sub>4</sub>/3'-ОН-разрыв только в одной из двух цепей нативной молекулы ДНК; ДНК-полимераза I катализирует удаление 5'-РО<sub>4</sub> концевой нуклеотида и добавление экзогенного меченого нуклеотида к 3'-ОН группе. В результате удаления и достройки нуклеотида происходит смещение разрыва на один нуклеотид. Последующие циклы удаления и полимеризации смещают разрыв вдоль молекулы ДНК, при этом среди замещенных нуклеотидов появляется все больше меченых.

**Норма реакции.** Ряд всех возможных фенотипов, которые могут сформироваться на основе данного генотипа в различных условиях среды.

**Обратные мутации.** Изменения мутантного гена, приводящие к восстановлению функции дикого типа (ср. *Прямые мутации*).

**Однодомные организмы.** Организмы (обычно растительные), формирующие репродуктивные органы мужского и женского типа на одной и той же особи и образующие мужские и женские гаметы (ср. *Двудомный*).

**Олигомер.** Белок, состоящий из двух или нескольких идентичных субъединиц.

**Оогенез.** Процесс дифференцировки клеток зародышевой линии, сопровождаемый мейозом и приводящий к образованию зрелой яйцеклетки.

**Оогоний.** Примордиальная зародышевая клетка, дающая при митозе начало ооцитам, из которых путем мейоза развиваются полярные тельца и яйцеклетка.

**Оператор.** Участок ДНК в опероне, который связывается с белком репрессором, в результате чего транскрипция этого оперона подавляется (ср. *Промотор*).

**Оперон.** Участок регуляции транскрипции (промотор и оператор) и два или более прилежащих к нему структурных гена, транскрибируемых с образованием единой молекулы мРНК. В результате экспрессия структурных генов в опероне координированно регулируется единичным промотором и оператором.

**Оплодотворение.** Слияние двух гамет противоположного пола с образованием зиготы.

**Органогенез.** Стадия эмбриогенеза, на которой формируются главные органы тела

**Паралогичные гены.** Гомологичные гены, возникшие в результате дубликации и эволюционировавшие параллельно в одном и том же организме (ср. *Ортологичные гены*).

**Парацентрическая инверсия.** Хромосомная инверсия, не захватывающая центромеру.

**Партеногенез.** Образование эмбриона из гаметы женского типа без участия мужской гаметы.

**Пенетрантность.** Вероятность фенотипического проявления у особи определенного признака, кодируемого доминантным геном или рецессивным геном в гомозиготном состоянии.

**Пептидная связь.** Ковалентная связь, формируемая между  $\text{NH}_2$ -группой одной аминокислоты и  $\text{COOH}$ -группой другой, с удалением молекулы  $\text{H}_2\text{O}$ .

**Перицентрическая инверсия.** Инверсия участка хромосомы, содержащего центромеру.

**Пластиды.** Самореплицирующиеся органеллы клеток растений, которые могут дифференцироваться в хлоропласт.

**Плейотропность.** Влияние одного гена на два или более фенотипических признака особи.

**Повтор.** Дубликация части хромосомы, при которой дублицированные сегменты прилежат друг к другу в прямой или обратной ориентации.

**Подвиды.** Популяции, отличающиеся от других популяций того же вида по частоте определенных аллелей, хромосомным перестройкам, наследуемым фенотипическим признакам; между подвидами иногда наблюдается частичная репродуктивная изоляция, недостаточная, однако, для того, чтобы считать их различными видами.

**Полигенные признаки.** Признаки, определяемые многими генами, каждый из которых оказывает лишь небольшое влияние на степень экспрессии данного признака.

**Полимераза.** Фермент, связывающий большое число сходных или идентичных субъединиц в большую единицу или полимер; примеры-ДНК-полимераза, РНК-полимераза.

**Полиморфизм.** Присутствие в популяции нескольких форм гена или признака.

**Полипептид.** Цепь аминокислотных остатков, ковалентно связанных пептидной связью.

**Полиплоид.** Клетка, ткань или организм, имеющий три или более набора хромосом.

**Полирибосома.** См. *Полисома*.

**Полисома.** Полирибосома, состоящая из двух или более рибосом, связанных вместе в процессе одновременной трансляции одной и той же молекулы мРНК.

**Политенная хромосома.** Интерфазная хромосома, прошедшая большое количество циклов репликации, не сопровождавшихся делением ядра, в результате чего хромосомные нити остались соединенными бок о бок, образуя гигантские хромосомы, проявляющие характерную поперечную исчерченность при специфическом окрашивании.

**Половой фактор (F-фактор).** Эписома, способная перемещаться из  $F^+$ -клетки (имеющей F-фактор) в бактериальные клетки  $F^-$ , не содержащие F-фактора. Если F-фактор интегрирован в хромосому хозяина (Hfr-клетки), то он способен мобилизовать перенос бактериальной хромосомы в  $F^-$ -клетки.

**Половые хромосомы.** Хромосомы, различающиеся у представителей разных полов и

определяющие пол особи (ср. *Аутосомы*).

**Полярные мутации.** Мутации в одном гене, влияющие на экспрессию прилежащих немутантных генов, расположенных только по одну сторону от мутации.

**Полярные тельца.** Мелкие клетки, образующиеся при мейозе в оогенезе и не развивающиеся в функциональную яйцеклетку (ср. *Сперматиды*).

**Поток генов.** Медленный обмен генами (односторонний или двусторонний) между популяциями, обусловленный распространением гамет или миграцией особей.

**Признаки, ограниченные полом.** Генетически контролируемые признаки, которые имеют фенотипическое проявление лишь у особей одного пола.

**Приспособленность.** Вклад организма или генотипа в численность следующего поколения.

**Прокариоты.** Организмы, клетки которых не содержат ядра, окруженного мембраной, например вирусы, бактерии, сине-зеленые водоросли.

**Прототрофы.** Микроорганизмы, способные расти на определенных минимальных средах, из компонентов которой организм синтезирует все сложные, составляющие его органические молекулы (ср. *Ауксотроф*).

**Профаг.** Репрессированная форма генома фага, представленная в лизогенной бактерии.

**Профаза.** Первичная стадия митоза и мейоза, в которой хромосомы конденсируются и становятся различимыми в световом микроскопе.

**Прямые мутации.** Мутации от дикого типа к мутантному (ср. *Обратные мутации*).

**Псевдоаллели.** Мутации, аллельные друг другу на основании комплементарного теста но отделяющиеся друг от друга при рекомбинации.

**Псевдоминантность.** Проявление рецессивного гена (аллеля), обусловленное утратой соответствующего гена в гомологичной хромосоме.

**Пул генов.** Совокупность генов в популяции скрещивающихся особей.

**Реверсия.** Вторичная мутация, восстанавливающая генетическую информацию, измененную первичной мутацией.

**Регуляторный ген.** В широком смысле любой ген, который модифицирует или регулирует активность других генов. В узком смысле - ген, кодирующий аллостерический белок, который (самостоятельно или в комбинации с корепрессором) регулирует транскрипцию структурных генов в опероне путем связывания с оператором (ср. *Ген-модификатор*, *Структурный ген*).

**Рекомбинантный тип.** Сочетание генетических маркеров в потомстве, которое отличается от сочетания этих маркеров у родителей.

**Рекомбинация.** Образование новых сочетаний отдельных участков ДНК (хромосом).

**Рекон.** Единица генетической рекомбинации, отдельная нуклеотидная пара в молекуле ДНК

**Репродуктивная изоляция.** Неспособность организмов скрещиваться друг с другом вследствие биологических различий между ними

**Реципрокные скрещивания.** Скрещивания, в которых каждая из двух линий выступает как материнская в одном скрещивании и как отцовская в другом, например ♀A x ♂B и ♀B x ♂A.

**Реципрокные транслокации.** Транслокации, при которых происходит взаимный обмен сегментами между двумя негомологичными хромосомами

**Рибосома.** Органелла, состоящая из двух субъединиц, построенных из РНК и белков. Рибосомы синтезируют полипептиды, аминокислотная последовательность которых определяется последовательностью нуклеотидов в молекулах мРНК

**Рибосомные РНК (рРНК).** Молекулы РНК, являющиеся структурными компонентами рибосом -5S, 16S и 23S РНК у прокариот и 5S, 18S и 28S РНК у эукариот РНК. Рибонуклеиновая кислота.

**РНК-полимераза.** Фермент, ответственный за транскрипцию - перевод информации с молекулами ДНК на молекулу РНК

**Родительский тип.** Комбинация генетических маркеров у потомства, идентичная таковой у родительской особи.

**рРНК.** Рибосомная РНК.

**Самооплодотворение.** Объединение мужской и женской гамет, образованных одной и той же особью

**Сбалансированные летали.** Рецессивные летальные мутации, расположенные в различных локусах таким образом, что каждая из гомологичных хромосом содержит по крайней мере одну летальную мутацию, связанную с инверсией, в результате чего между гомологичными хромосомами не происходит рекомбинации

**Сведберг (S).** Единица измерения скорости, с которой частица оседает при центрифугировании,  $1S = 10^{-13}$  сек. Чем больше масса частицы, тем выше наблюдаемая скорость седиментации.

**Сверхдоминирование.** Феномен более сильного проявления признака у гетерозиготы, чем любой из гомозигот.

**Сверхспиральная ДНК.** Двухцепочечная молекула ДНК, содержащая дополнительные витки спирали ДНК, заставляющие спираль скручиваться саму на себя. Чтобы сверхвитки сохранялись, необходимо, чтобы концы двухцепочечной спирали не могли свободно вращаться относительно друг друга, т.е. молекула ДНК должна быть ковалентно замкнутой, обычно - кольцевой

**Сверхчувствительные сайты.** Специфические участки ДНК, локализованные в области хроматина, увеличивающие чувствительность этой области к эндонуклеазам. Появление сверхчувствительных сайтов коррелирует с транскрипцией прилежащих участков ДНК эукариотической клетки.

**Селекционный дифференциал.** При искусственном отборе разность между средними значениями признака у особей, отбираемых в качестве родителей следующего поколения, и в целой популяции.

**Серповидноклеточная анемия.** Наследственное заболевание человека, при котором эритроциты имеют серповидную форму; обусловлено гомозиготностью по аллелю, кодирующему аномальную цепь  $\beta$ -гемоглобина.

**Симпатрические популяции.** Популяции или виды, обитающие по крайней мере частично на одной территории (ср. *Аллопатрические популяции*).

**Синдром Дауна.** Заболевание человека, обусловленное присутствием дополнительной 21-й хромосомы. Характеризуется физиологическими, поведенческими и умственными отклонениями.

**Синдром Клайнфельтера.** Заболевание человека, обусловленное присутствием дополнительной X-хромосомы в мужском кариотипе (XXY).

**Синдром Тернера.** Заболевание человека, обусловленное моносомией по X-хромосоме при отсутствии Y-хромосомы (XO), развитие организма происходит фенотипически по женскому типу, но гонады обычно недоразвиты.

**Система скрещиваний.** Характер выбора брачного партнера в популяциях, размножающихся половым путем; различают случайное и ассортативное (предпочтительное) скрещивание.

**Случайная выборка.** Выборка, организуемая таким образом, что каждая особь популяции или каждый ген в геноме обладает равной с другими вероятностью попасть в нее.

**Случайный дрейф генов.** Изменение частот генов в ряду поколений, происходящее в результате случайных флуктуаций.

**Соматические клетки.** Все клетки тела, кроме гамет и клеток, из которых гаметы

развиваются.

**Соотношение полов.** Отношение числа мужских особей к числу женских сразу после оплодотворения (первичное соотношение полов), при рождении (вторичное соотношение полов) и при достижении половой зрелости (третичное соотношение полов).

**Сперматиды.** Клетки, образуемые в результате мейоза в процессе сперматогенеза и развивающиеся в конечном счете в сперматозоиды (ср. *Полярные тельца*).

**Сперматогенез.** Процесс дифференциации зрелых клеток спермы из недифференцированных клеток зародышевой линии, включающий процесс мейоза.

**Сперматогоний.** Примордиальные зародышевые клетки, дающие в процессе митоза начало сперматоцитам, из которых путем мейоза развиваются сперматозоиды.

**Сперматозоид.** Мужская гамета животных.

**Спорофит.** Диплоидное «бесполое» поколение, продуцирующее споры у растений, для которых характерно чередование гаплоидной (половой) и диплоидной (бесполой) фазы развития (ср. *Гаметофит*).

**Стерильность гибридов.** Неспособность или пониженная способность гибридных организмов к воспроизведению.

**Структурный ген.** Ген, кодирующий полипептид (ср. *Ген-модификатор, Регуляторный ген*).

**Суперген.** Сегмент ДНК, содержащий большое количество тесно сцепленных генов, контролирующих один и тот же признак или группу взаимосвязанных признаков.

**Супрессор-чувствительные мутации.** Мутации, фенотипическое проявление которых подавляется при наличии в геноме того же организма межгенных супрессорных мутаций - *amber, ochre* или *opal*.

**Сцепление с полом.** Сцепление генов, находящихся в половых хромосомах.

**Сцепление.** Исключительная или предпочтительная передача потомству данной пары аллелей одного из родителей; степень связи аллелей двух генов в мейозе или генетическом скрещивании.

**Сцепленные X-хромосомы.** Две X-хромосомы дрозофилы, соединенные вместе одной центромерой.

**Тандемная дупликация.** Дупликация, при которой повторенные сегменты хромосомы расположены непосредственно друг за другом.

**Телофаза.** Четвертая, заключительная стадия митоза и мейоза.

**Тетраплоид.** Клетка, ткань или организм, имеющий четыре набора хромосом.

**Тетрасомик.** Клетка, ткань или организм, в котором одна из хромосом представлена четыре раза.

**Тип спаривания.** Генетически контролируемая способность одного штамма

**Тотипотентность.** Способность некоторых соматических клеток давать начало целому организму.

**Транзиция.** Мутация замены пары оснований, при которой один пурин заменяется другим пурином или один пиримидин заменяется другим пиримидином (ср. *Трансверсия*).

**Трансверсия.** Мутация замены пары оснований, при которой пурин замещается на пиримидин или наоборот (ср. *Транзиция*).

**Трансдукция.** Перенос ДНК от одной клетки к другой, опосредованный вирусом.

**Транскрипция.** Перенос генетической информации, закодированной в последовательности нуклеотидов ДНК, в последовательность нуклеотидов молекулы РНК.

**Транслокация.** Хромосомная мутация, характеризуемая изменением положения сегмента хромосомы.

**Транспозиция.** Перемещение сегмента ДНК из одного положения в другое без

реципрокного обмена.

**Транспозон.** Транспозируемая последовательность ДНК, несущая один или несколько генов, ограниченная с обеих сторон идентичными инсерционными последовательностями, которые обеспечивают транспозону способность перемещаться из одного локуса в другой.

**Транспортная РНК (тРНК).** Специализированная молекула РНК, которая связывается с аминокислотой с образованием аминоацил-тРНК и переносит эту аминокислоту к растущей полипептидной цепи, ассоциированной с рибосомами.

**Трансфекция.** В генетике соматических клеток синоним трансформации, т. е. включение генетического материала донорного организма в хромосому реципиентной клетки. В генетике бактерий - инфекция клеток фаговой ДНК.

**Трансформация.** Превращение нормальных клеток в опухолевые.

**Трансформация.** Прямое поглощение экзогенной ДНК клетками, приводящее к рекомбинации между этой ДНК и ДНК клетки.

**Тригибридное скрещивание.** Скрещивание между особями, несущими различные аллели в трех различных локусах.

**Триплоид.** Клетка, ткань или организм, имеющий три хромосомных набора.

**Трисомик.** Клетка, ткань или организм, в котором одна из хромосом представлена три раза.

**тРНК.** Транспортная РНК.

**Умеренный фаг.** Бактериофаг, способный к лизогенизации клетки хозяина (ср. *Вирулентный фаг*).

**Унивалент.** Неконъюгировавшая хромосома на стадии первого мейотического деления.

**Условно-летальные мутации.** Мутации, приводящие к гибели организма в одних условиях внешней среды (непермиссивные или рестриктивные условия), но не летальные в других условиях (пермиссивные условия).

**Фагоциты.** Белые клетки крови, поглощающие и разрушающие бактериальные и другие клетки, несущие на поверхности комплекс антиген-антитело.

**Феногипическая варианса (дисперсия).** Дисперсия частоты распределения особей по какому-нибудь признаку или совокупности признаков.

**Фенокопия.** Ненаследуемая фенотипическая модификация, имитирующая сходный фенотип, обусловленный мутацией.

**Фенотип.** Наблюдаемые признаки особи, проявляющиеся в результате реализации генотипа в определенных условиях среды.

**Хроматин.** Материал, выявляемый в ядре клеток по способности к специфическому окрашиванию, состоящий из ДНК гистонных и негистонных белков.

**Хромосома.** Нитевидная структура в ядре клетки, состоит из генов, расположенных в линейной последовательности; геном прокариотической клетки может содержать единичную молекулу ДНК, в эукариотических клетках молекула ДНК образует комплекс с гистонами и другими белками.

**Хромосомные мутации.** Изменение в структуре или числе хромосом.

**Хромосомный набор.** Совокупность хромосом в ядре нормальной гаметы или зиготы.

**Хромосомный полиморфизм.** Присутствие в популяции более чем одной последовательности для определенного гена в данной хромосоме.

**Центромера.** Область хромосомы, к которой прикрепляются нити веретена при митотическом или мейотическом делении клетки.

**Цистрон.** Последовательность нуклеотидов в ДНК, определяющая единичную генетическую функцию, выявляемую в цис-транс-тесте; последовательность нуклеотидов, кодирующая единичную полипептидную цепь.

**Частотно-зависимый отбор.** Естественный отбор, направление и (или) интенсивность

которого зависят от частоты генотипов или фенотипов в популяции.

**Шаг отбора.** При искусственном отборе - различие в степени выраженности селектируемого фенотипического признака между потомством и родительским поколением

**Экзон.** Последовательность ДНК, соответствующая части транскрипта, сохраняющейся в зрелой мРНК, т.е. после удаления интронов из гетерогенной ядерной РНК

**Экзонуклеаза.** Фермент, гидролизующий концевые фосфодиэфирные связи (на 3'- или 5'-конце) полинуклеотида (ср. *Эндонуклеаза*)

**Электрофорез.** Техника разделения молекул, основанная на их различной подвижности в электрическом поле

**Эписома.** Генетический элемент (молекула ДНК), существующая либо как интегрированная часть молекулы ДНК хозяина, либо как независимо реплицирующаяся молекула ДНК (плазида), не связанная с хромосомой клетки.

**Эпистаз.** Взаимодействие двух неаллельных генов, при котором один из них (эпистатичный ген) влияет на (или даже подавляет) фенотипическое проявление другого гена (гипостатичный ген)

**Эукариоты.** Организмы, клетки которых имеют ядро, окруженное мембраной

**Эуплодия.** Состояние клетки, ткани или организма, характеризующееся присутствием одного или более полных наборов хромосом

**Эффект основателя.** Генетический дрейф, обусловленный тем, что исходно популяция состоит из очень небольшого числа особей

**Эффект положения.** Изменение в фенотипическом проявлении гена, обусловленное изменением положения этого гена в геноме

**Эффективная численность популяции.** Число особей популяции, принимающих участие в воспроизведении потомства

**Эффекторная молекула.** Небольшая молекула, концентрация которой регулирует активность молекулы определенного белка путем взаимодействия со специфическим участком связывания на молекуле белка и изменения его структуры (аллостерический переход).

**Ядро.** Органелла эукариотической клетки, окруженная мембраной и содержащая хромосомы

**Ядрышко.** Органелла ядра эукариот, связанная с участком хромосомы, содержащим гены рРНК.

**Яйцеклетка.** Гамета женского типа.

## Введение

Систематическое изучение наследственности начиналось со сложных в генетическом отношении объектов растений и животных. Благодаря этим ранним исследованиям была сформулирована концепция неделимого гена как функциональной единицы наследственности и принято положение, что перенос генов от одного поколения к другому подвержен действию разных случайных факторов. Однако до понимания химической природы генов и механизма их функционирования было еще далеко.

Исследование генетических молекул и тонких механизмов регуляции наследственности стало возможным лишь тогда, когда в качестве экспериментальных моделей начали использоваться бактерии и вирусы, о существовании которых первые генетики даже не подозревали. Только благодаря этим организмам впервые было

показано, что **дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК), рибонуклеиновая кислота (РНК)** и белок универсальные детерминанты генетического поведения.

Стремительность дальнейшего прогресса в этой области и убедительность полученных результатов стали реальными благодаря особым биологическим свойствам микроорганизмов, которые позволяли проводить манипуляции, необходимые для анализа генетических структур. Аналогичные аналитические исследования более сложных генетических систем тогда были невозможны, поэтому на животных и растения этот прогресс не распространялся.

Развитие технологии рекомбинантных ДНК разрушило труднопреодолимые технические и концептуальные барьеры на пути расшифровки и понимания сложных генетических систем. Неудивительно, что наши взгляды на структуру и функцию генов значительно изменились, а новое мышление в свою очередь радикально изменило перспективы биологии.

Знаменитый генетик Феодосии Добржанский утверждал, что «все в биологии обретает смысл лишь в свете эволюционного учения». Можно сказать еще более определенно: любой факт в биологии становится понятным лишь в свете генетики. Генетика - это сердцевина биологической науки; лишь в рамках генетики разнообразие жизненных форм и процессов может быть осмыслено как единое целое. Она изучает два основных свойства живого: наследственность и изменчивость.

Основы генетики заложены открытиями, которые были сделаны Грегором Менделем в 1866 году, однако оставались почти неизвестными до 1900 года. В первой половине XX века исследователи пришли к выводу, что гены играют основную роль в функционировании и эволюции высших организмов. Однако в полной мере важность этого открытия стала ясна лишь после того, как было установлено, что веществом, ответственным за наследственность у всех организмов, являются нуклеиновые кислоты.

Открытие химической структуры ДНК позволило понять молекулярные основы наследственности и механизмы действия генов и их передачи - в форме молекул ДНК из поколения в поколение. Наследственная информация хранится в форме нуклеотидной последовательности ДНК; реализация наследственной информации основана на том, что нуклеотидная последовательность ДНК определяет последовательность аминокислот в белках.

Единство всего живого прекрасно демонстрируется тем фактом, что код, связывающий последовательность нуклеотидов в ядре с последовательностью аминокислот, одинаков для всех организмов, будь то бактерии, растения, животные или человек.

На протяжении последних лет генетики разработали методы, которые позволили им в лабораторных условиях воссоздать последовательные этапы эволюции организмов. Более того, эти методы позволяют ставить эксперименты, в природных условиях невозможные.

Используя метод рекомбинантных ДНК, генетики научились трансплантировать гены от одних организмов другим, т. е. переносить генетический материал способом, никогда не встречавшимся в эволюции жизни на Земле. Новое знание и возможности использовать его для достижения новых целей имеют глубокие последствия для всей биологии. К «жизни, какой мы ее знаем» в малой, но существенной степени, добавляется «жизнь, которую мы умеем делать».

Цель этого учебного пособия представить генетику таким образом, чтобы, с одной стороны, студент мог оценить ее место в биологии в целом, а с другой представить себе путь, которым мы пришли к современному состоянию наших знаний. Вещество наследственности, ДНК, можно рассматривать в трех основных аспектах: структура, функционирование, эволюция. В соответствии с этим, здесь описываются природа и

организация наследственного материала, а также законы, подчиняясь которым информация, хранящаяся в этом материале, передается из поколения в поколение. Затем объясняется, как унаследованная организмом генетическая информация определяет его развитие и функционирование, обсуждаются происхождение генетической изменчивости и генетические основы биологической изменчивости.

## **ТЕМА 1: Цитогенетика и материальные основы наследственности**

### ***Элементы цитогенетики***

Информация, необходимая для поддержания вида и нормального развития индивидуума, содержится в хромосомах, заключённых в клеточных ядрах, а у бактерий и сине-зеленых водорослей хромосомный материал, находится непосредственно в цитоплазме без ядерной оболочки.

У беспозвоночных, позвоночных и растений хромосомы заключены в ядерную оболочку и генетическая информация у них передаётся из поколения в поколение через мужские и женские гаметы.

Для перечисленных организмов характерно диплоидное число хромосом. Для них характерно наличие большого числа хромосом от 2-х у малярийного плазмодия до 1000 у радиолярий. В процессе образования сперматозоида и яйцеклетки из диплоидных первичных половых клеток получают половые клетки (гаметы) с одинарным или гаплоидным числом хромосом. В каждую половую клетку попадает только одна из ранее бывших в паре гомологичных хромосом.

Все соматические и первичные половые клетки диплоидные и содержат парные хромосомы. В каждой паре одна хромосома получена от матери, а другая от отца. При мейозе, делении, приводящем к образованию гамет, происходит редукция хромосом. Одна из парных хромосом оказывается в одной гамете, а другая попадает в другую гамету. В результате мейоза образуются гаплоидные клетки.

При оплодотворении гаплоидные ядра сперматозоида и яйцеклетки сливаются и образуется одно диплоидное ядро зиготы, вновь несущее двойной набор хромосом. Однако, этот набор хромосом уже смешанный, половина хромосом пришла от матери и вторая половина от отца.

Дальнейшие процессы приводят к развитию зиготы в сложный многоклеточный организм. Весь процесс развития, при котором диплоидные клетки делятся и дифференцируются (образуют различные ткани и органы) представляет собой реализацию генетической и пространственной информации.

Если бы гаплоидный набор был совершенно одинаковым, то организмы несли бы идентичный набор хромосом и не отличались по этому набору от своих родителей. Тогда различия между рыбами сводилась бы исключительно к влиянию внешней среды (того водоёма), в котором они обитают. В действительности же картина более сложна.

Очень многочисленная группа животных, которая по данным Ф. Оммани насчитывает свыше 20 000 видов и превышает количество видов вместе взятых пресмыкающихся, земноводных, птиц и млекопитающих, которых всего 18 000 видов. Каждый вид несёт свой генетический материал, то есть характерный только ему набор

генов и, следовательно, своё число хромосом, которое может быть одинаковым только у близкородственных видов. Но, и в пределах вида генетический материал претерпевает перекомбинацию, поэтому потомство отличается от родителей, хотя и несёт только генетические особенности, заложенные в хромосомах родителей.

У животных, хромосомы подчиняются основным законам поведения. Во-первых, в кариотипе все хромосомы, исключая половые, парные. Парность хромосом сохраняется в митозе, а при образовании гамет число хромосом сокращается вдвое, но при слиянии гамет снова восстанавливается исходное число и парность хромосом. Во-вторых, хромосомы каждой пары индивидуальны отличаются от других пар своими размерами и строением. В-третьих, хромосомы в ходе редукционного деления распределяются независимо, то есть при созревании половых клеток хромосомы разных пар распределяются в дочерние клетки независимо от других пар.

И, наконец, последний закон постоянства числа хромосом: при митотических делениях сохраняется в дочерних ядрах то же число хромосом, что и в исходном ядре. А при мейозе и образовании гамет число хромосом уменьшается вдвое, но после оплодотворения восстанавливается количество хромосом, характерное для данного вида.

## **Хромосомы**

У организмов эукариот, во время митотического деления хромосомы спирализуются и становятся доступными для наблюдения, после специфического окрашивания, в световом микроскопе. У многих животных хромосомный аппарат детально изучен, однако, у рыб изучение цитологического строения хромосом отстаёт от других видов животных.

Частично отставанию в цитогенетике рыб способствует большой набор хромосом в клетках, он может достигать до 200, а основная причина заключается в том, что исследователи ещё не освоили многообразия форм этого класса, до настоящего времени ещё описываются десятки новых видов рыб ежегодно. Снижению цитологических исследований способствует также среда обитания рыб, недоступность глубоководной ихтиофауны для экспериментальных исследований в широком смысле слова.

Хромосомы удобнее всего изучать на стадиях метафазы и анафазы митоза. Для этой цели у рыб берутся кусочки половых желез, мазки крови, в которых необходимо найти делящиеся лимфоциты. Наиболее полные исследования хромосом проведены на семействах карповых и лососевых рыб, а также на американских семействах ушастых окуней и зубастых карпов.

Морфологически различают 3 типа хромосом:

Первый из них - *акродендрический*. Это палочкообразные хромосомы, у которых очень короткое или даже незаметное плечо.

Второй тип - *субметацентрический*, у которых плечи неравной длины и по форме напоминают букву L.

Третий тип хромосом - *метацентрические*, с равными или почти равными плечами, напоминающие букву V.

Некоторые авторы выделяют ещё и 4-й тип хромосом - *телоцентрические*, которые совершенно лишены второго плеча. Кариотип белуги, где встречаются все типы хромосом, представлен на (Рис. 1).



Рис. 1 Возможные типы метафазных хромосом.

1-7 – метацентрические; 2 – субметацентрические; 3,4,5, - акроцентрические; 6 – телоцентрические; 8 – акроцентрические со второй перетяжкой; 9 – спутничная (спутник в верхней части).

У ряда животных помимо крупных хромосом обнаружены очень мелкие "точечные" хромосомы. Среди лососевых рыб найдены хромосомы со "спутниками". "Спутники" представляют собой небольшие участки хромосом отделённые от основной части узкой перетяжкой (Рис. 2).

Плечи хромосом соединены центромерой, участком, к которому прикрепляются нити веретена. В метафазе хромосома состоит из двух внешне одинаковых частей хроматид, а каждая хроматида состоит из одной тонкой нити хромонемы, которая деспирализуется после деления.

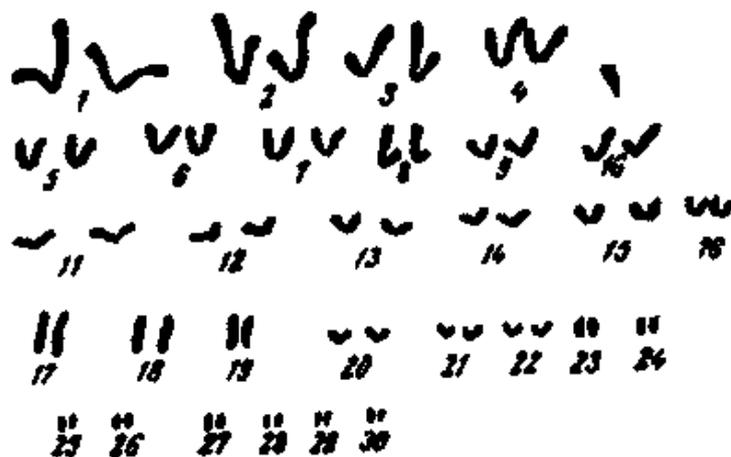


Рис. 2 Хромосомный комплекс белуги.

1 -30 – пары хромосом.

Хромосомы, несущие генетическую информацию, ответственную за развитие соматических признаков, называют *аутосомами*. В то время как последнюю пару хромосом, связанную с генетикой пола, называют половыми хромосомами или *гоносомами*.

Хромосомные наборы у животных очень разнообразны, у различных видов можно встретить диплоидное число хромосом от 12 до 240. Имеется даже предположение, что у некоторых рыб хромосомный набор образуется за счёт автополиплоидии. Так, у карповых рыб содержится 50-52 хромосомы, но часто встречаются виды с тетраплоидным набором, содержащим 100-104 хромосомы.

В основу хромосомы входят нитевидные двуспиральные молекулы дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК).

Химический анализ хромосом показывает, что помимо ДНК, в хромосому включаются РНК, низкомолекулярный основной белок гистон и сложный кислый белок, называемый остаточным белком.

В хромосомах присутствуют также кальций, магний, железо и некоторые микроэлементы, роль которых ещё окончательно не выяснена. Можно в хромосоме найти и фермент ДНК - полимеразу, который участвует в репликации ДНК и необходим для этого процесса. Показано также, что ДНК-полимераза активируется ионами магния и возможно ионами марганца.

Комплекс ДНК - гистон является основной структурной единицей хромосомы.

## **Упаковка ДНК в хромосомах**

В клетках или вирусах ДНК, по-видимому, никогда не находится в свободной, вытянутой форме. Она связана с низкомолекулярными катионами-ионами двухвалентных металлов либо с ди- и полиаминами или белками, а возможно, с теми и с другими.

Взаимодействие осуществляется с помощью электростатических сил, отрицательно заряженные фосфатные группы частично нейтрализуются положительно заряженными ионами металлов и полиаминами или основными аминокислотными остатками белков. В результате таких взаимодействий происходит конденсация ДНК с уменьшением объема, занимаемого молекулой, иногда в тысячу раз.

Кольцевая ДНК *E. coli* длиной 1,4 мм заключена в клетку, имеющую форму палочки диаметром 1 мкм и длиной 2 мкм; у эукариотических клеток ядерная ДНК длиной почти 2 м в стадии интерфазы заключена в ядре диаметром менее 10 мкм. Ядерная ДНК в клетках, находящихся в стадии митоза, конденсирована еще больше и в световом микроскопе имеет вид очень компактной структуры.

*Хромосомы эукариот.* Хромосомы эукариотических клеток состоят в основном из хроматина-комплекса двухцепочечной ДНК и пяти гистоновых белков, обозначаемых H1, H2A, H2B, H3 и H4. Гистоны могут быть ацетилированы, метилированы, фосфорилированы, poly (АОР)-рибозилированы, а гистоны H2A и H2B - ковалентно связаны с белком, называемым убиквитином. Какова роль воздействия указанных компонентов на структуру и функции гистонов до конца не выяснено. Гистон H1 млекопитающих состоит из примерно 215 аминокислот; размеры других гистонов варьируют от 100 до 135 аминокислот. Все они содержат необычно большое количество положительно заряженной аминокислоты лизина; H3 и H4 отличаются от других тем, что у них достаточно высок уровень положительно заряженной аминокислоты аргинина. Соотношение между H2A, H2B, H3 и H4, содержащимися в хроматине низших эукариот (дрожжи, плесневые грибы), такое же, как в хроматине млекопитающих.

На электронно-микроскопических фотографиях в зависимости от условий выделения и степени растяжения хроматин выглядит либо как длинное волокно диаметром 10 нм, либо чаще как более вытянутое волокно с утолщениями - «бусинками» диаметром 10 нм, нанизанными по всей длине волокна с определенными интервалами. Каждая из этих бусинок представляет собой нуклеосомный кор, на который намотан сегмент хромосомной ДНК длиной 145 пар оснований. Кор - это гистоновый октамер, состоящий из гистонов H2A, H2B, H3 и H4, по две молекулы каждого вида (Рис. 3). Молекула ДНК, обвиваясь 1/3 раза вокруг нуклеосомного кора, образует сверхспираль.

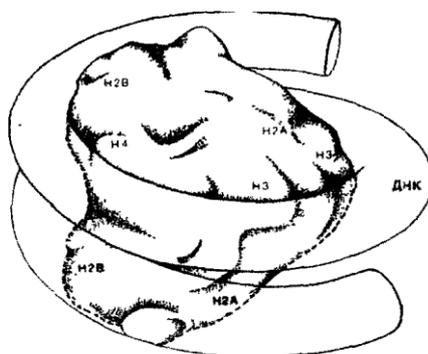


Рис. 3 Модель нуклеосомного кора, построенная по данным кристаллографического анализа низкого и высокого разрешения. Сегмент ДНК (145 пар оснований), изображены, в виде трубки, обвивает гистоновый октамер, делая вокруг него 1/4 оборота.

Пятый гистон, Н1, не входит в состав нуклеосомного кора и не участвует в процессе наматывания ДНК на гистоновый октамер. Он контактирует с ДНК в тех местах, где двойная спираль входит и выходит из нуклеосомного кора (Рис. 4). В такой структуре с одним гистоновым октамером и молекулой гистона Н1 ассоциированы 168 пар оснований спиральной ДНК.

Как мы уже отмечали, на электронно-микроскопических фотографиях хроматин часто обнаруживается в двух альтернативных формах: в форме волокна с четко разделенными нуклеосомами (нуклеосомы имеют вид бусинок, нанизанных на нитку) или в форме волокна диаметром 10 нм, в котором нуклеосомы упакованы бок о бок по всей его длине. Волокно диаметром 10 нм может подвергаться дальнейшей конденсации с образованием структур более высокого порядка. При этом нуклеосомы, по всей видимости, образуют соленоид-структуру диаметром 30 нм.

В результате взаимодействия ДНК с гистонами сегмент двойной спирали ДНК из 168 пар оснований со средним диаметром 2 нм и длиной 57 нм превращается в спираль диаметром 10 нм и длиной 5 нм. При последующем сжатии этой спирали до волокна диаметром 30 нм степень конденсации увеличивается еще в шесть раз. Таким образом, упаковка дуплекса ДНК с пятью гистонами приводит к 50-кратной конденсации ДНК. Однако даже столь высокая степень конденсации не может объяснить почти 5000-кратное уплотнение ДНК в метафазной хромосоме.

Эукариотический хроматин содержит и другие белки, которые обычно называют негистоновыми. Некоторые из них, например ферменты, необходимые для репликации и экспрессии ДНК, могут связываться с хроматином временно. Белки, принимающие участие в различных процессах регуляции, связываются с ДНК только в специфических тканях или на определенных стадиях дифференциации.

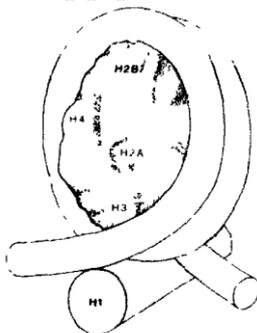


Рис. 4 Гистон Н1 «сшивает» ДНК в местах, где она начинает и прекращает наматываться на нуклеосомный кор.

ДНК в метаболическом отношении стабильна и обновление её в ходе клеточного цикла почти не происходит. Даже при синтезе новой ДНК старая не обновляется. В то же время гистоны в результате нескольких клеточных циклов обновляются полностью. Все это говорит о том, что ДНК является единственной молекулой хромосомы, которая сохраняет генетическую непрерывность. Таким образом, ДНК является материальным носителем наследственности, передающим генетическую информацию от одного поколения к другому.

Количество ДНК в клетках и количество находящейся в ней информации характерно для каждого вида. Однако, признаки свойственные отдельному организму, могут изменяться без изменения общего количества ДНК и вид может функционировать очень успешно с малым содержанием ДНК.

Количество ДНК у различных видов не постоянно и даже в одном гаплоидном наборе хромосом может сильно колебаться. Так, гаплоидный набор карпа содержит только  $1,64 \cdot 10^{-9}$  кг, а двоякодышащей рыбы  $50 \cdot 10^{-9}$  мг. В то время как у человека содержится только  $8,25 \cdot 10^{-9}$  мг ДНК в одном гаплоидном наборе, то есть в 15 раз меньше, чем у двоякодышащей рыбы.

Кариологические и биохимические исследования доказывают, что по мере продвижения от примитивных групп рыбообразных и рыб к более организованным группам, как количество ДНК, так и число хромосом, уменьшаются. Исключение составляют двоякодышащие и глубоководные рыбы. У которых найден высокий уровень содержания ДНК.

Для различных организмов характерен высокий уровень хромосомного полиморфизма. Хромосомный полиморфизм может быть обнаружен на онтогенетическом уровне, когда при развитии особи число хромосом испытывает значительную вариабильность на разных стадиях развития. Различное число хромосом можно найти у особей принадлежащих к одной популяции (внутрипопуляционный уровень).

Подобный хромосомный полиморфизм распространен довольно широко, его можно встретить у сельхозных, осетровых, карповых и лососевых рыб, амфибий и даже рептилий.

Последний вид хромосомного полиморфизма происходит в пределах одного вида на межпопуляционном уровне. Эта изменчивость найдена у карповых и некоторых лососевых, но она не распространена очень широко.

## **Клеточное деление: митоз и мейоз**

**Митоз.** Клетки животных и растений могут делиться прямым делением - амитозом и непрямым делением - митозом. Амитоз характерен для дегенеративных процессов. В норме клетки чаще всего делятся митозом. В митозе различают отдельные фазы цикла, длящиеся от одного периода интеркинеза до другого.

Интеркинез или интерфазу выделяют особо. В период интерфазы клетка функционирует и в ней происходит удвоение генетического материала. Между стадиями интеркинеза происходят фазы деления: профазы, прометафаза, метафаза, анафаза, телофаза.

Образование митотического аппарата деления и поведение хромосом на различных фазах деления клетки описаны во многих учебниках и этот материал может быть изучен по ним.

При изучении деления клеток с постоянной скоростью было обнаружено, что удвоение ДНК, происходящее в интерфазе, занимает только определённый промежуток

времени. Поэтому интерфазу, которая длится по времени в десятки и сотни раз дольше, чем все остальные фазы митоза, разбивают на ряд периодов.

Первый период интерфазы  $G_1$  - период роста клетки происходит сразу после телофазы предшествующего деления и все это время в клетке остается постоянное содержание ДНК, соответствующее полученному генетическому материалу с набором  $2n$ .

Затем по неизвестным нам ещё причинам начинается синтез ДНК, который приводит к удвоению генетической информации. Этот период называется синтетический, обозначается как  $S$  -период, в результате репликации ДНК её уровень доходит до  $4n$ . После репликации следует "пустой период," при котором уровень ДНК равный  $4n$  сохраняется.

Данный период, предшествующий непосредственному делению клетки, называется  $G_2$ . Вслед за этим периодом следуют все фазы митоза. Таким образом, удвоение генетического материала происходит задолго до удвоения хроматид, видимого в микроскоп. Молекулярный механизм репликации ДНК показан на Рис. 5.

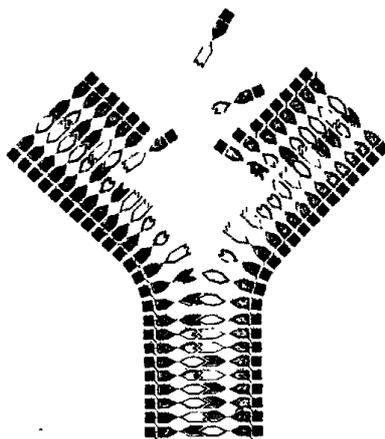


Рис. 5 Механизм репликации ДНК. Вверху цепи разошлись, и на каждой из них достраивается недостающая комплементарная цепь.

Особо большое внимание кариологическим исследованиям придаётся при изучении систематического положения того или иного вида, а также при анализе плодовитости гибридов полученных при скрещивании генетически близких форм.

Очень часто при развилки гибридных организмов происходят изменения с нарушением хромосомного аппарата при митозе. При этом у эмбрионов наблюдаются атипичные картины клеточного деления. Часто происходит нерасхождение хромосом, элиминация отцовских хромосом в анафазах первого и последующих делений бластомеров.

Одним из объяснений подобных аномалий можно считать несбалансированность у межродовых и межвидовых гибридов, обусловленных чаще всего тем, что различные виды несут различные хромосомные комплексы. Так, если различные виды лососевых рыб отличаются друг от друга своими кариотипами, несут различное число хромосом, то их гибридизация приводит к тому, что получается нежизнеспособное потомство.

Поэтому, всякая гибридизация даже у близко родственных видов должна производиться при предварительном изучении кариотипов скрещиваемых видов. Помимо этого у гибридов, даже при сходстве хромосомных комплексов, может происходить нарушение митотического деления из-за цитоплазмы, которой не подходит чужеродный кариотип.

**Мейоз.** Мейоз у животных происходит при образовании половых клеток, а у

растений при образовании спор, из которых затем формируются гаметофиты и половые клетки благодаря митотическому делению. При мейозе происходит редукция числа хромосом и половые клетки становятся гаплоидными. После оплодотворения в зиготе восстанавливается диплоидный набор.

Упрощено, мейоз можно представить как следующие друг за другом два деления, при первом из которых — происходит редукция числа хромосом, а при втором - удвоение клеточного материала, с редуцированным числом хромосом, по типу обычного митоза. Поэтому часто мейотические деления называют редукционным и эквационным.

Половые клетки происходят из клеток зародыша. Клетки зародыша дают начало всем соматическим клеткам и в то же время выделяют часть половых клеток, называемых гониальными или первичными половыми клетками, которые превращаются либо в оогонии у самок, либо в сперматогонии у самцов.

После деления первичных половых клеток — гоноцитов получают вторичные половые клетки, которые увеличиваются в объеме, образуя овоциты и сперматоциты I порядка. Вслед за образованием сперматоцитов и овоцитов первого порядка начинаются мейотические деления.

Получившиеся овоциты и сперматоциты II порядка становятся гаплоидными. При втором эквационном делении мейоза образуется зрелая яйцеклетка и 3 направительных тельца и 4 сперматиды в мужском ряду, которые, созревая превращаются в сперматозоиды. Общая схема оогенеза и сперматогенеза представлена на Рис. 6.

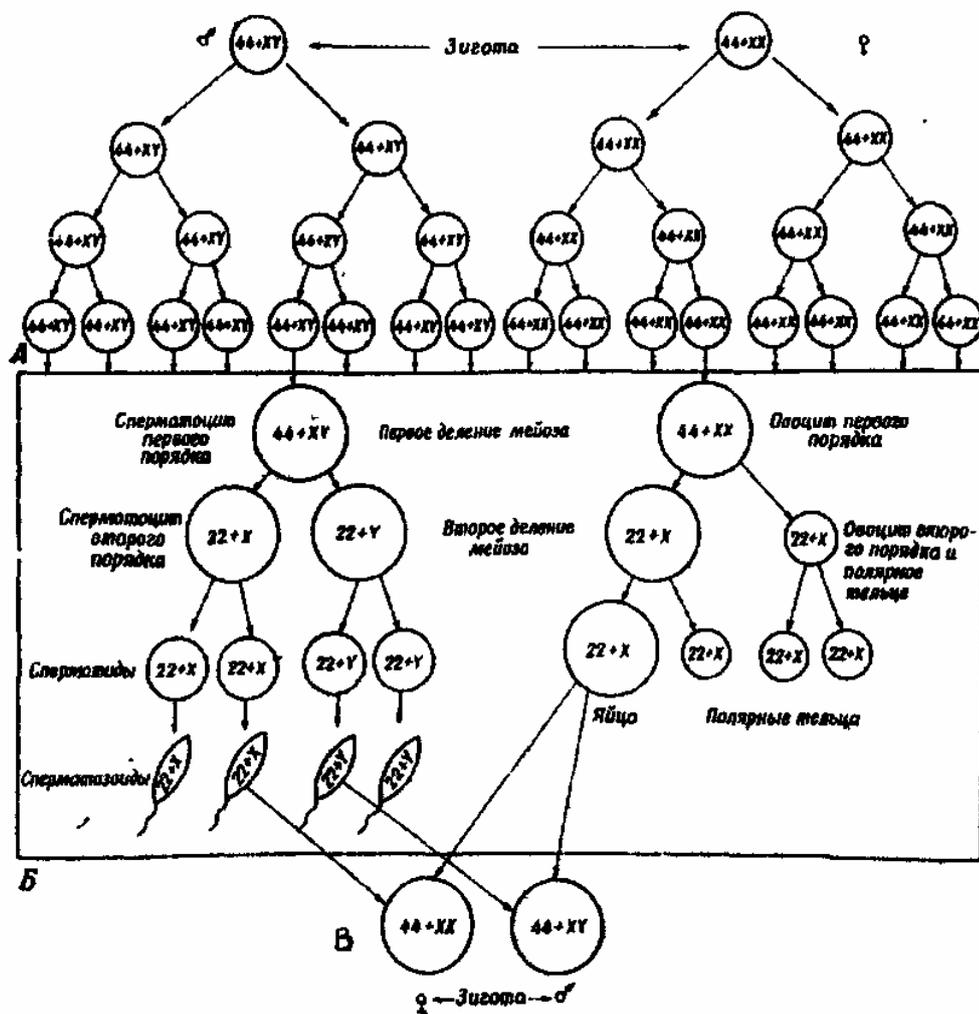


Рис. 6 Схема сперматогенеза и оогенеза.

А – митоз первичных половых клеток; Б – мейоз; В – оплодотворение и образование зигот.

При мейозе хромосомы претерпевают более сложные движения, чем при митозе. Одна только профаза I подразделяется на ряд стадий: пролептонема, лептонема, зигонема, пахинема, диплонема, диакинез. Затем следует прометафаза I, метафаза I, анафаза I, телофаза I и заканчивается редукционное деление мейоза. Второе (эквационное) деление отделено от первого (редукционного), либо очень короткой, а иногда и значительной интерфазой, после которой начинается эквационное деление, очень напоминающее митоз. В эквационном делении мы найдем все те же стадии, что и в митозе (Рис. 7).

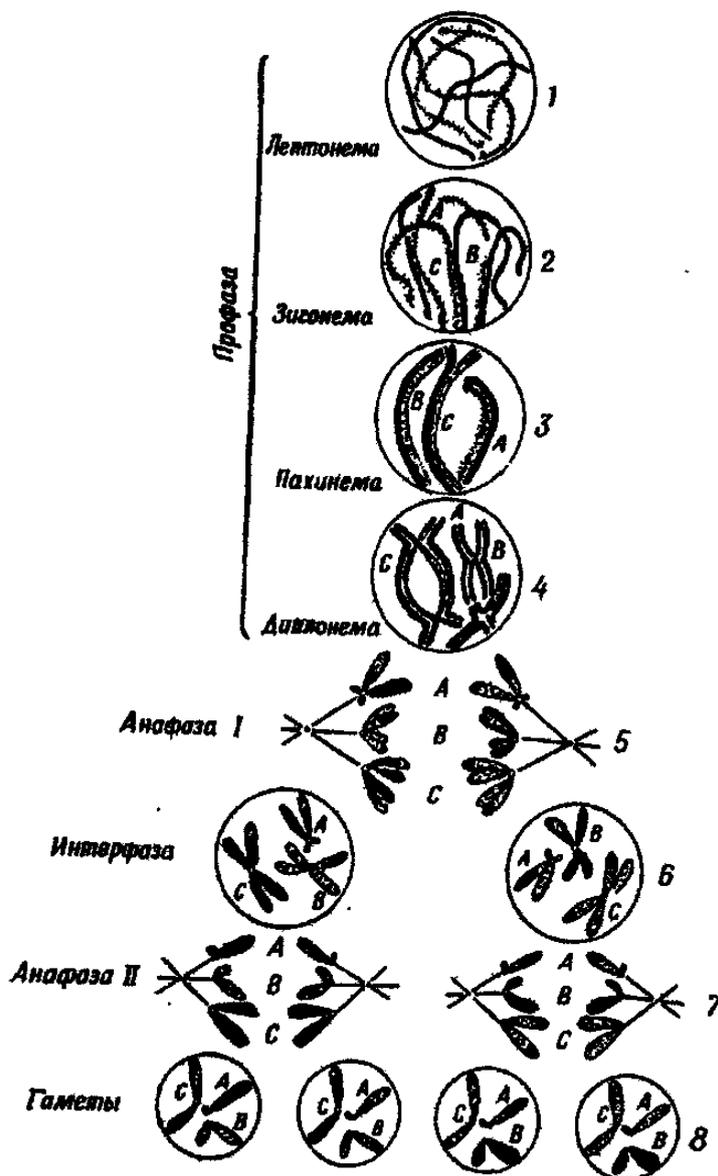


Рис. 7 Общая схема мейоза, иллюстрирующая конъюгацию, расхождение и распределение хромосом.

Самые сложные хромосомные перестройки происходят на стадиях профазы I деления, когда на стадии зигонемы отмечается конъюгация гомологичных хромосом и каждая точка одной гомологичной хромосомы совмещается с точкой другой гомологичной хромосомы.

Последующие стадии приводят к тому, что при расхождении хромосом на стадии диплонемы между ними происходит неполное разделение, а остаются хиазмы (связи) в определённых точках. Число хиазм различно в хромосомах, от одной до нескольких, в этих участках и происходит кроссинговер, перекрёст хромосом, приводящий к тому, что

гомологичные хромосомы, пришедшие от отца и матери, обмениваются своими участками, а, следовательно, обмениваются целыми группами генов.

Таким образом, мейоз представляет собой механизм распределения генов, обеспечивающий их случайную и независимую рекомбинацию. Эта рекомбинация происходит также благодаря кроссинговеру, в результате которого осуществляется сближение генов отдельных хромосом и их рекомбинация. При отсутствии рекомбинации хромосом живая природа не обладала бы таким разнообразием признаков.

Созревание половых клеток у рыб происходит долго: чтобы половые клетки могли достигнуть стадии трофоплазматического роста (III стадия), после которой возможна стимуляция развития. Осеменение осуществляется ещё до окончания мейоза. Очень скоро после проникновения сперматозоида в яйцеклетку совершается второе деление мейоза и через 2 минуты обнаруживается ранняя анафаза эквационного деления, а через 7—8 минут наблюдается телофаза и отделение второго направительного тельца. Стадия синкариона (соприкосновения женского и мужского пронуклеусов) происходит, через 30 минут после проникновения спермия в яйцеклетку и на 40 минуте оплодотворение заканчивается слиянием мужского и женского пронуклеусов.

Процесс формирования гамет и изучение мейоза может быть использовано для уточнения систематики близкородственных видов. Так, ещё Линнеем белуга была выделена в самостоятельный род, хотя исследователи не раз обращали внимание на её онтогенетическое сходство с некоторыми видами рода осетровых. Исследования дроблений на ранних стадиях развития и при гаметогенезе показали, что гибриды белуги со стерлядью не несут существенных хромосомных аномалий и дают жизнеспособные зародыши во втором гибридном поколении.

### **Рекомендуемая литература по теме:**

1. Жимулев И.Ф. Общая и молекулярная генетика: Учебник для вузов. - Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. -480с. Изд. 4-е, стереотип.
2. Клаг У., Каммингс М. Основы генетики: Книга для студентов и преподавателей. / Сер.: Мир биологии и медицины. -М.: Техносфера, 2009. -896с. Гнатик Е.Н. Генетическая инженерия человека: Вызовы, проблемы, риски. -М.: Либроком, 2009. -240с.
3. Гнатик Е.Н. Генетика человека. Былое и грядущее: Книга для студентов и преподавателей. -М.: ЛКИ, 2007. -280с.
4. Савченко А.Ю., Рождественский А.С., Литвинович Е.Ф., Захарова Н.С., Шестерикова А.А. Основы медицинской и клинической генетики: Учебное пособие для вузов. / Сер.: Медицина. -М.: Феникс, 2008. - 416с.
5. Уиллет Э. Генетика без тайн. / Сер.: Без тайн. -М.: Эксмо, 2008. -224с.
6. Айала Ф., Крайгер Дж. Современная генетика. В 3-х т. -М: Мир, 1987.
7. Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. - Л.: Наука, 1987.
8. Корогодина В. И., Корогодина В. Л. Информация как основа жизни. -Дубна: Феникс, 2000.
9. Льюин Б. Гены. -М.: Мир, 1987.
10. Симаков Ю. Г. Генетика и селекция. Учебное пособие. - М.: МГТА, 2002.
11. Сингер М., Берг П. Гены и геномы. В 2-х т. - М.: Мир, 1998.
12. Фогель Ф., Мотульски А. Генетика человека. В 3-х т. -М: Мир, 1989.

## **Вопросы для самоконтроля:**

1. *Какие элементы цитогенетики Вам известны?*
2. *Какую роль выполняют хромосомы?*
3. *Как и почему ДНК упаковывается в хромосомах?*
4. *Что такое клеточное деление? Его назначение.*
5. *Что такое митоз?*
6. *Что такое мейоз*

## **ТЕМА 2: Менделизм**

### **Законы Менделя**

Менделизм или факториальная генетика исследует область передачи генетического материала, исследуя признаки, которые повторяются в ряду поколений. Эта область генетики пользуется основными методами генетического анализа при скрещивании организмов и определяет характер наследования признаков у потомства.

Основоположником этого раздела генетики был Г. Мендель. Он провёл исследования на очень удачном объекте — садовом горохе и 8 февраля 1865 года опубликовал свои данные. Эти исследования не были должным образом оценены и только в 1900 году, когда были выяснены цитологические основы поведения хромосом и их индивидуальность, произошло вторичное открытие законов Менделя и рождение генетики как ведущей биологической науки.

С современной точки зрения Менделизм можно охарактеризовать следующим образом. Гены расположены на хромосомах, как бусины. На каждом участке хромосомы, который мы назовём аллелью, можно найти только своё сочетание генов. Хромосомы расположены парами. Каждый из партнеров пары получен от отца и матери (гомологичные хромосомы) несёт сходные аллели, то есть в них заключены гены, отвечающие за одни и те же признаки. Гены, находящиеся в хромосоме полученной от мужской особи, так же как и в хромосоме, полученной от женской особи, в одних и тех же аллелях называются аллельными. Может случиться так, что аллельные гены после рекомбинации в мейозе и оплодотворения будут отвечать за одинаковые свойства одного и того же признака, например, за темную окраску шерсти. В этом случае получится организм с двумя аллельными доминантными генами. Если же аллельные гены отвечают за разную окраску, за светлую и темную, то сразу же возникает вопрос, какой тип окраски проявится у потомства, то есть по какому пути пойдёт реализация генетической программы в фенотипе?

Можно предположить, что возникнет серая промежуточная окраска, однако этого не происходит. В потомстве получаются особи только с темной окраской. Следовательно, ген темной окраски подавляет ген светлой окраски. Ген, который проявляет это свойство в присутствии аллельного гена, отвечающего за другой цвет окраски называется доминантным, а ген, свойства которого подавляются и не проявляются у потомства, называется рецессивным.

В организме при гибридизации может произойти встреча генов в самих различных сочетаниях. Во-первых, аллельные гены могут оба оказаться доминантными, тогда мы имеем дело с гомозиготным по доминантным признакам организмом.

Если оба гена окажутся рецессивными, то такой организм также называется гомозиготный, только гомозиготен он по рецессивный признакам. Последняя вариация — это сочетание у одного организма доминантного рецессивного гена. Особь, несущая доминантный и рецессивный ген, называется гетерозиготным организмом.

Г. Мендель, скрещивая горох с доминантными и рецессивными генами, вывел свой первый закон (*закон единообразия первого поколения*): гибриды по анализируемому признаку соответствуют одному из них. А - доминантный ген, а - рецессивный ген. При этом берутся гомозиготные родители по доминантам и рецессивам.



Гаметы несут А; А и а; а, сочетание этих гамет даёт два выбора 2 Аа и 2 аА, то есть 4 Аа, все особи гетерозиготны и у всех доминирует ген А. Первое поколение единообразно.

По второму закону Менделя или закону расщепления, при скрещивании гетерозиготных особей в потомстве получается расщепление 3:1.

Второй закон Менделя выведен на основании скрещивания особей первого поколения между собой. Они несут одинаковый генотип Аа, Аа и дают гаметы с генами (А, а) - ♂ и (А, а) - ♀. В результате комбинаций различных гамет мы получим следующий набор генотипов АА, аА, Аа, аа, то есть два гомозиготных и два гетерозиготных организма.

Однако, внешне, в фенотипе, проявятся признаки доминантного гена А у трёх особей и только у гомозиготной по рецессивам особи проявится признак рецессивного гена. Таким образом, произойдёт расщепление признаков в соотношении 3: 1. Это и есть второй закон расщепления Менделя.

Третий закон Мендель открыл при полигибридном скрещивании, когда он за основу брал не одну пару аллельных генов, а несколько, то есть рассматривал два независимых друг от друга признака, например, морщинистость и гладкость семян и окраску семян в белый и зелёный цвет. В данном случае он брал два независимых признака, и, следовательно, скрещивание было дигибридным.

При рассматривании трёх независимых признаков скрещивание называется тригибридным и так далее. А, В — доминантные признаки; а, в — рецессивные признаки. Генотип родителей можно записать как Аа Вв, Аа Вв. Согласно теории вероятности расщепление по каждому признаку будет идти как 3:1 при условии доминирования одного из генов. И при независимом распределении генов получится расщепление 9:3:3:1, где в фенотипе проявилось 9 доминантных особей по обоим признакам, 3 несли один из признаков рецессива по «а», 3 несли рецессивные признаки по «в» и только одна особь обладала всеми рецессивными признаками. При тригибридном скрещивании мы получили бы расщепление 27:9:9:9:3:3:3:1 и т.д.

Основываясь на анализе исследованных семян гороха Мендель вывел третий закон - независимого распределения, при котором по каждой паре идёт независимое расщепление признаков. Общая формула полигибридного скрещивания  $(3+1)^n$ , где n — количество рассматриваемых признаков.

Третий закон Менделя иногда еще называют законом «чистоты га- мет» он гласит о том, что признаки закодированные в различных аллелях могут перераспределяться независимо друг от друга. В процессе оплодотворения может получиться гетерозиготная особь с набором Аа, но достаточно произойти мейозу с редукцией хромосом и гамета, получившаяся в результате мейоза, будет чиста от другого признака и будет нести только признак «А», либо признак «а» и проявлять свои свойства в потомстве согласно новому сочетанию в аллелях.

Признаки, подчиненные законам Менделя, называют менделирующими. Однако, как показала практика, признаки не всегда менделируют. А третий закон может соблюдаться только тогда, когда гены независимых рассматриваемых признаков локализованы в разных хромосомах. Все эти отклонения будут разобраны в дальнейшем, а сейчас рассмотрим какие признаки менделируют.

Тщательный генетический анализ передачи менделирующих признаков, то есть подчиняющихся законам Менделя, показал, что этим законам следуют крупные качественные различия, которые мало зависят от внешних условий. К таким признакам можно отнести различия по качественным признакам. Биохимические различия, выражающиеся в изменении групп крови, наличие разных форм гемоглобина также может подчиняться законам Менделя при передаче потомству.

Обнаружено чёткое менделирование некоторых типов окраски у животных. Показано, что «голубые карпы» гомозиготны по рецессивному признаку. Такими же рецессивами являются карпы с «серой» и «золотой» окраской. Менделирующие признаки могут проявляться и в случае редукции брюшных плавников у карпа.

На декоративных золотых рыбках японскими и китайскими исследователями показано, что у изучаемых пород имеется небольшое число чётко менделирующих генов, которые передают голубую и коричневую окраску, а также бесцветность кожных покровов. Развитие телескопических глаз у золотой рыбки передается наличием простого рецессивного гена, при условии, что появится гомозиготная особь по рецессивным генам.

Исследование аквариумных рыб показало, что многие морфологические и генетические качественные признаки, передающиеся по законам Менделя у их диких предков, унаследованы культивируемыми видами. Работы, проведённые на живородящих рыбах: гуппи, пецилии, меченосце и медаке, показали, что у близкородственных особей существуют целые серии аллелей, сходные по менделирующим признакам.

Следует подчеркнуть, что большинство исследованных признаков проведено только на незначительной части видов разнообразия животных. Остаётся множество неизученных видов, у которых могли бы быть открыты менделирующие признаки. Да и среди изученных видов не проведён анализ многих генетических признаков. Поэтому в ближайшем будущем особенно усиленно должны развернуться работы по генетике менделирующих признаков. Очень ценные результаты могут принести исследования по наследованию биохимических признаков и поведенческих реакций.

## **Отклонение от менделевского расщепления**

В потомстве у платиновых лисиц, у ягнят, определяющих серую окраску шерсти, а также у желтых мышей, гомозиготные особи могут гибнуть ещё до рождения. Обычно гибель наблюдается в том случае, когда организм бывает гомозиготным по доминантным признакам.

Имеются случаи, когда и при гомозиготном рецессивном состоянии животные оказываются нежизнеспособными, но гибель их при этом наступает несколько позже, не в эмбриональном периоде, а вскоре после рождения. Такой эффект действия генов при гомозиготном состоянии называется летальным. В потомстве особей, несущих летальные гены, расщепление по альтернативным признакам уже будет не 3:1, а 2:1, так как доминантная гомозиготная особь погибнет ещё на ранних стадиях развития.

Однако, это не нарушает основных закономерностей, установленных Менделем, так как во втором поколении нарушается только фенотипическое расщепление, из-за

гибели гомозиготной особи вместо расщепления 3:1 получается 2:1. В то же время генотипическое расщепление идёт строго по Менделю (1:2:1).

У рыб явление летального эффекта прослеживается при генах, определяющих развитие чешуи у карпов. Изучение генетики чешуйчатого покрова карпа необходимо как для научного направления, так и для практической селекционной работы. Ещё в 30 годах нашего столетия В.С. Кирпичников и Б.И. Балкашина показали, что у карпа можно выделить две пары аутосомных генов, не сцепленных друг с другом, определяющих характер чешуйчатого покрова. Гены обозначили  $Ss$  и  $Nn$ .

Различные комбинации генов дают следующие генотипы и фенотипы карпов:  $SSnn$ ;  $Ssnn$  — чешуйчатые;  $ssnn$  — разбросанные, зеркальные;  $SSNn$ .  $SsNn$  - линейные, зеркальные;  $ssNn$  — голые или кожистые. Карпы же с генотипами  $SSNN$ ,  $SsNN$  и  $ssNN$  гибнут в период вылупления или вскоре после выхода личинки из оболочки. Такой эффект одновременного влияния гена на несколько признаков называется *плейотропным*, именно он и действует в рассматриваемом нами примере.

Изучение скорости роста, выживаемости и физиологических свойств различных групп карпа, имеющих четыре указанных выше генотипа показывает, что гомозиготы  $NN$  гибнут, гетерозиготы имеют набор  $Nn$ , относятся к линейным карпам и голым, в то время как разбросанные и чешуйчатые карпы гомозиготны и рецессивны по генам  $nn$ . Гены  $Ss$  оказывают малое воздействие на морфологические и физиологические свойства карпов, в то время как ген  $N$  даже в гетерозиготном состоянии понижает жизнеспособность особей и делает их неустойчивыми к голоданию, к неблагоприятным условиям и влияет отрицательно как на физиологические, так и на морфологические признаки.

## **Наследование при неаллельном взаимодействии генов**

Только что, разобрав плейотропизм, мы показали, что ген при этом эффекте может проявлять множественные влияния или одновременно влиять на несколько признаков, на чешую карпа и на развитие его органов и жизнеспособность. В свою же очередь каждый признак не всегда определяется только одним геном, как установил Мендель на горохе, чаще всего бывает так, что один признак контролируется многими неаллельными генами. Такое явление называется *полигенностью признака*. Однако, лучше всего разбирать случаи, когда признак определяется только двумя парами аллелей.

Гены могут быть дополнительными или комплементарными, когда они так влияют друг на друга, что при скрещивании двух форм, в потомстве появляется признак, которого не было ни у одного из родителей.

Иногда одна пара аллельных генов может подавлять другую пару аллельных генов, такое взаимодействие называется *эпистазом*, те гены, которые вызывают подавление или ингибирующее действие называются *супрессорами* или подавителями.

В ряде случаев отдельные гены не проявляют своего действия на фенотип. Однако, если происходит взаимодействие с другими неаллельными генами, то признак выявляется фенотипически. В такой случае, описываемое явление называется *криптомерией*, а ген вызывающий её геном-проявителем.

Целый ряд признаков и свойств организма может определяться однозначными факторами, действие которых складывается и даёт кумулятивный эффект. Именно по этим законам и наследуются признаки, определяемые множественными генами «полигенами», которые обладают однозначным действием.

Полигены могут определять качественные признаки, но самое главное их свойство

определение количественных признаков. Являясь, как обычно, неаллельными генами, множественные гены взаимодействуют между собой и дают эффект называемый полимерией.

Все мерные признаки: рост, масса, размеры отдельных органов определяются полигенами. Однако, здесь селекционер и генетик встречается непрерывный характер изменчивости, анализ которого значительно затруднён. Передача мерных признаков происходит по законам соответствующим кривой Гаусса.

При наследовании количественных признаков применимы законы Менделевского расщепления, но чем больше пар аллелей влияет на признак, тем больше варьирование по данному признаку в степени его проявления. Трудность анализа количественных признаков усугубляется ещё и тем, что сходное явление с генетическими воздействиями оказывают факторы внешней среды, вызывающие модификационные изменения в фенотипе изучаемого организма. По этой причине следует принимать, что фенотипическая изменчивость складывается из двух факторов: генотипической изменчивости и изменчивости под влиянием окружающей среды.

Организм представляет собой сложную систему, в которой различные процессы находятся в тесной взаимосвязи. Особенно чётко это проявляется при генетическом наследовании признаков. При существовании нескольких генов, влияющих на один и тот же признак, может происходить усиление или ослабление действия генов при их совместной работе. Вот почему генетики выделяют ещё один тип взаимодействия при сложных генных взаимоотношениях. Подобные факты связаны о модификационным воздействием, а гены, вызывающие такие изменения, называются генами-модификаторами.

Среди генов модификаторов следует отметить гены, которые усиливают данный признак. Может случиться и так, что гены ослабят признак, но полностью его не подавят, такое ослабление как обычно вызывают гены-ингибиторы. Влияние различных генов и их взаимодействие сказываются тем сильнее, чем на более ранних стадиях эмбрионального развития начинают проявляться их действие. Однако, действие генов на ранних стадиях развития мы разберём в специальной главе, посвященной генетике развития.

Сложное взаимодействие генов изучено ещё слабо и в этом отношении знания являются в некоторой степени разрозненными.

Количественные признаки, а также морфологические и многие физиологические признаки наследуются полигенно. На полигенные признаки большое влияние накладывают внешние условия. Среди полигенно наследуемых признаков можно выделить вес, массу, число позвонков и многие физиологические показатели.

У животных также выражено кодоминантное наследование, которое чаще всего относится к биохимическим показателям, наличию различных форм гемоглобина в крови, наличию нескольких энзимов (изоэнзимы). Часто у гомозигот имеется один белок, гетерозиготы уже имеют два белка, а иногда у гетерозигот есть и третий «гибридный» белок, указывающий на типичное кодоминирование.

Примеры плейотропного действия мы уже разбирали при изучении наследования чешуи у карпов. Следует только добавить, что наряду о геном N, снижающим жизнеспособность особей, ген S так же определяющий тип распределения чешуи, помимо этой функции отвечает за ряд признаков в строении плавательного пузыря.

При исследовании количественных признаков, выявлено множество полигенов, определяющих ряд генетических факторов. Полигены отвечают за количественные признаки. При этом часть полигенов сбалансирована так, что отборное преимущество имеют гетерозиготы. Показано также, что такие гетерозиготы генетически более устойчивы в популяциях и варьируют по многим признакам.

В настоящее время начаты исследования генетической изменчивости по гемоглобинам, миоглобинам, трансферазам, эритроцитным антигенам и другим ферментам, которые при скрещивании наследуются кодоминантно.

Эпистаз найден на золотой рыбке. Прозрачность кожных покровов у золотой рыбки определяется небольшим числом менделирующих генов. Произведено изучение при помощи гибридологического метода двух пар генов, ответственных за полную и мозаичную прозрачность. Оказалось, что ген Т, определяющий полную прозрачность, может эпистатически подавляться другим рецессивным, неаллельным геном п.

После такого эпистаза окраска теряет прозрачность и возникает мозаичность, характеризующаяся чередованием окрашенных и неокрашенных участков. Детальное изучение этого процесса японским учёным Мацумато показало, что эпистаз приводит к синтезу некоторых производных птерина, молекулярный состав которого отличается на различных участках кожного покрова.

Полигенное действие проявляется у золотой рыбки при появлении раздвоенного хвостового и анального плавника у вуалехвостов. При таком совместном действии генов признак проявляется очень отчётливо, но при этом должно взаимодействовать не менее 8 пар генов.

Скрещивание между отдельными видами рыб иногда позволяет выявить полигенный характер наследования. Так произошло при скрещивании пещерных слепых рыб рода *Anoptichtys* с их зрячими родственниками, обитающими в открытых водоёмах. При сочетании двух рецессивных генов у гибридов отсутствовала реакция на испуг, которая характерна для пещерных слепых рыб.

У рыб, обитающих в естественных водоёмах, изучение количественных наследуемых признаков продвинулось ещё меньше чем у декоративных рыб, которых человек культивирует вот уже в течение десяти столетий. Полигены, определяющие количественные признаки, найдены в популяциях сигов, у которых имя даже передаёт число жаберных тычинок и число чешуи. У бельдюги таким же образом передаётся число позвонков.

Очень интересны в этом отношении передаваемые количественные физиологические признаки, например, сила зрения у некоторых пещерных рыб и устойчивость к токсическим веществам.

Так для борьбы с малярийным комаром-анофелесом часто применяется ДДТ, который в больших количествах попадает в водоёмы, где живут гамбузки. Помимо этого, в те же водоёмы смывается некоторая часть ДДТ с окружающих полей. Американским последователям Вейнзону и Бойду удалось показать, что гамбузии водоёмов с высоким содержанием ДДТ приобрели устойчивость к этим химическим препаратам, которая передается по наследству полигенно.

Биохимические исследования показали, что у изученных видов рыб установлена генетическая изменчивость внутри вида по группам крови. Группы крови найдены у сардин, сельдей, морского окуня, анчоусов и ставриды.

Различия по группам крови, как внутри, так и между популяциями, отмечаются у лососевых рыб. При инбридинге и очень длительной акклиматизации серологические изменения в популяциях могут не происходить. Однако после долгой инбридинизации форель в оз. Саммит штата Невада стала иммунологически однородной.

Исследования тихоокеанских тунцов, альбакора и пелакиды показали, что каждая популяция полиморфна в отношении одной, двух или трёх систем эритроцитарных антигенов. У тунцов и у других видов рыб встречаются как и у человека трехаллельные системы типа АВО, которые образуют четыре фенотипа, опять же сходные с кровью человека (А, В, АВ, О).

Полиморфизм по генам, ответственным за синтез гемоглобинов, найден у

шпротов, угря, трески. Иммуногенетические исследования показали, что у близкородственных гибридов могут образовываться гибридные гемоглобины. Такие гибридные молекулы гемоглобина найдены у ушастых окуней и при скрещивании двух видов камбал.

### **Рекомендуемая литература по теме:**

1. Жимулев И.Ф. Общая и молекулярная генетика: Учебник для вузов. - Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. -480с. Изд. 4-е, стереотип.
2. Клаг У., Каммингс М. Основы генетики: Книга для студентов и преподавателей. / Сер.: Мир биологии и медицины. –М.: Техносфера, 2009. -896с.  
Гнатик Е.Н. Генетическая инженерия человека: Вызовы, проблемы, риски. –М.: Либроком, 2009. -240с.
3. Гнатик Е.Н. Генетика человека. Былое и грядущее: Книга для студентов и преподавателей. –М.: ЛКИ, 2007. -280с.
4. Савченко А.Ю., Рождественский А.С., Литвинович Е.Ф., Захарова Н.С., Шестерикова А.А. Основы медицинской и клинической генетики: Учебное пособие для вузов. / Сер.: Медицина. –М.: Феникс, 2008. - 416с.
5. Уиллет Э. Генетика без тайн. / Сер.: Без тайн. –М.: Эксмо, 2008. -224с.
6. Айала Ф., Крайгер Дж. Современная генетика. В 3-х т. -М: Мир, 1987.
7. Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. - Л.: Наука, 1987.
8. Корогодина В. И., Корогодина В. Л. Информация как основа жизни. -Дубна: Феникс, 2000.
9. Льюин Б. Гены. -М.: Мир, 1987.
10. Симаков Ю. Г. Генетика и селекция. Учебное пособие. - М.: МГТА, 2002.
11. Сингер М., Берг П. Гены и геномы. В 2-х т. - М.: Мир, 1998.
12. Фогель Ф., Мотульски А. Генетика человека. В 3-х т. -М: Мир, 1989.

### **Вопросы для самоконтроля:**

1. *Что такое менделизм?*
2. *Что выражают законы Менделя? Сколько их и что они выражают?*
3. *Что такое отклонение от менделеевского расщепления?*
4. *Что такое неаллельное взаимодействие генов?*
5. *Как происходит наследование при неаллельном взаимодействии генов?*

## **ТЕМА 3: Генетика пола и особенности определения пола**

### **Определение пола**

Только при одном рассмотрении такой сложной группы как рыбы, можно найти кариотипы, у которых имеются половые хромосомы X и Y. У других только X-хромосома, а третьи — вообще не имеют половых хромосом. Пол у рыб определяется при помощи «главных генов», которые расположены в половых хромосомах. Помимо этого «главные гены», определяющие пол, могут находиться в аутосомах. Половые гены многочисленны, называются они T-гены, и действуют по принципу полигенов.

Различают несколько положений главных генов пола:

1. «Главные» гены, определяющие пол, находятся в половых хромосомах и тесно сцеплены с генами окраски у некоторых живородящих рыб. У макроподов «главных» генов нет и пол определяется полигенным действием генов пола.
2. Гены пола в множественном числе находятся в аутосомах. Они определяют как мужские так и женские признаки, но в этом случае они действуют слабее «главных» генов.
3. Главные гены могут располагаться в аутосомах и могут быть противоположно направленными. В таких случаях развиваются исключительные особи, то есть особи, пол которых может не соответствовать набору половых хромосом.
4. Гетерогаметный пол у рыб окончательно не определён и у различных видов гетерогаметными могут быть самцы XY или самки. Так даже в пределах одного вида можно встретить гетерогаметность по половым хромосомам и у самок, и у самцов. Например, мексиканские популяции пятнистых меченосцев имеют набор половых хромосом у самок XX, а у самцов XY, в то же время гондурасские меченосцы, давшие начало аквариумным линиям, наоборот, у самок характерны гетерозиготностью XY, а самцы гомогаметны YY, заметьте, две хромосомы Y редко встречаемы как пара половых хромосом.

Как уже ранее отмечалось, у рыб в процессе дифференцировки пола под влиянием факторов внешней и внутренней среды, которые будут рассматриваться далее, может произойти переопределение детерминированного генотипом пола. То есть это как раз тот случай, когда набор половых хромосом не будет соответствовать полу по фенотипу. Такие случаи отмечаются как функциональные фенотипические инверсии, а особи по полу называются «исключительными». В простом определении — это самки по генотипу, фенотипически являются самцами, и наоборот.

### **Цитогенетические механизмы определения пола у рыб**

У небольшого числа рыб цитологические методы позволяют выявить половые хромосомы. У таких рыб можно определить, каким образом по половым хромосомам генетически детерминируется пол. Так у ерша и окуня обнаружена система определения пола по одной хромосоме XO, а у угря и моноптеруса гетерогаметный организм уже имеет XY, которые можно называть гетерохромосомами.

У большинства видов рыб различить половые хромосомы от аутосом трудно, даже

если генетический анализ и указывает на наличие гетерохромосом. Вопрос идентификации половых хромосом исследовался рядом авторов, однако они не пришли к единому заключению, потому что даже у одного вида одни авторы смогли выделить половые хромосомы, другие не подтвердили этого. По всей видимости, отличие половых хромосом от аутосом у рыб незначительное, что и не позволяет многим авторам выделить половые хромосомы цитологическими методами.

Генетическая структура хромосом выявляется лучше, чем цитогенетическая. Так в фенотипе у аквариумных рыб медаки и гуппи очень чётко обнаруживаются гены сцепленные с полом по Y- хромосоме. У медаки существует фактор красной окраски, который передаётся от отца к сыну, локализованный в Y-хромосоме, его же аллельный ген, определяющий белую окраску, находится в X-хромосоме. У гуппи найдено 9 генов сцепленных с Y- хромосомой, определяющих окраску и форму плавников. У пецилии также выявлено 5 генов сцепленных с Y- хромосомой.

Наличие гетерохромосомного механизма определения пола у рыб установлено пока у 43 видов, в том числе у видов с чётко выявляемыми половыми хромосомами, у ерша, угря и окуня, а также у видов, где для выявления половых хромосом применимы генетические методы, в частности анализирующее скрещивание. К таким видам относятся медаки, гуппи, 4 мексиканские расы пецилии и одна раса из Британского Гондураса.

Вспомним теперь балансную теорию пола, согласно которой пол определяется соотношением числа половых хромосом к набору аутосом. Гены, определяющие пол, находятся также и в аутосомах, но они взаимно уравнивают друг друга и только неравновесные половые гены гетерохромосом отвечают за пол.

У рыб балансная теория развита дальше и несколько пересмотрена, так как наблюдается много случаев когда определение пола происходит под влиянием генов расположенных в аутосомах. Следовательно, при кроссинговере гены, определяющие пол одного порядка, могут оказаться в одной хромосоме и перекрыть действие генов половых хромосом. Пол таких «исключительных особей» оказывается противоположным определяющему его набору половых хромосом.

## **Дифференцировка пола**

Определение пола у животных, зависит от наличия половых генов, расположенных либо в половых хромосомах, либо в аутосомах, как это наблюдается у низших позвоночных. Половые гены предопределяют развитие половых желез или гонад, которые в свои очередь создают определенный баланс половых гормонов.

Фенотипически вторичные половые признаки проявляются за счет действия гормонов. Если соотношение складывается в пользу андрогенов — развиваются самцы, если в соотношении половых гормонов преобладают эстрогены - получают самки. Таким образом, каждая клетка тела потенциально бисексуальна и может даже в течение одной жизни индивидуума, в зависимости от преобладания того или иного полового гормона, участвовать в построении признаков характерных то для одного, то для другого пола.

У рыб, которые среди позвоночных животных стоят ещё относительно низко на эволюционной лестнице, наблюдаются у некоторых видов естественные случаи гермафродитизма, причём *Serraisciba*, относящихся к семейству каменных окуней и живущих в Чёрном море, наблюдается функциональный гермафродитизм, когда мужская

и женская половые железы развиваются одновременно.

Мало того, у них даже наблюдается самооплодотворение. К таким же гермафродитным рыбам относится саргус (Рис. 8).

Второй вид гермафродитизма — последовательный гермафродитизм, когда в отдельные периоды жизни особь выступает то как самец, то как самка.

У истинно раздельнополых животных можно встретить рудиментарный гермафродитизм.

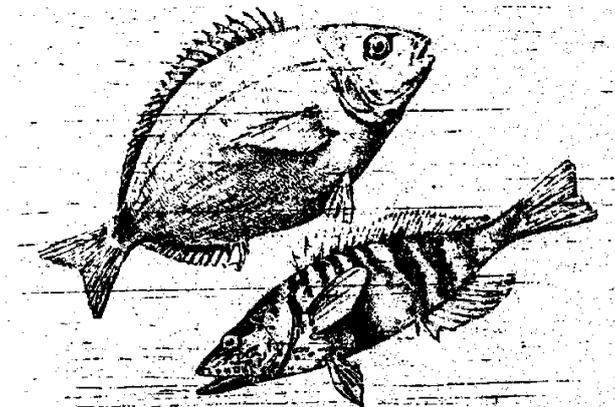


Рис. 8 Гермафродитные костистые рыбы.

Вверху - Саргус, внизу - Серранус.

По характеру дифференцировки пола низших позвоночных можно разделить на две группы:

1. К первой группе относятся виды, у которых нейтральная гонада дифференцируется непосредственно в сторону самца или самки. В этой группе наибольшее значение имеют гены, определяющие пол, расположенные непосредственно в половых хромосомах. К таким видам можно отнести медаку, пецилию и ряд амфибий.
2. Ко второй группе относятся виды, у которых дифференцировка гонады в сторону самца или самки осуществляется опосредованно через первичную гермафродитную ювинальную гонаду.

Наличие первичной гермафродитной половой железы может приводить к спонтанным инверсиям пола, когда вместо ожидаемого пола возникает противоположный. Это отмечается у меченосца, макропода, радужной форели, а так же у птиц и млекопитающих.

До настоящего времени исследователи ещё не могут установить тот индуктор (наводящее вещество), который недифференцированную гермафродитную гонаду направляет к развитию по пути яичника или семенника.

У высших позвоночных животных гонада несёт корковый или кортикальный и медулярный (срединный) отделы. Если у животного имеются в гонаде эти два слоя, то индукторы кортикальной части гонады заставляют дифференцироваться клетки в яичник, медулярный же слой содержит индукторы заставляющие дифференцироваться клетки в самца.

У рыб все осложняется тем, что их гонада не разделена на кортикальную и медиальную части, и следовательно, дифференцировка пола имеет другой механизм.

Экспериментальные изучения дифференцировки пола и инверсии полов с помощью стероидных гормонов, позволили японскому ученому Ямамото высказать мысль, что и в естественных условиях индукторами дифференцировки пола могут служить стероидные половые гормоны. Однако, это предположение ещё гипотетично,

так как существуют факторы, определяющие дифференцировку пола у рыб другими воздействиями и даже нейрогенным путём.

Дифференцировка гонад контролируется генетическим аппаратом и осуществляется через эндокринную систему зародыша. Однако, на процесс дифференцировки оказывают большое влияние факторы внутренней и внешней среды, которые могут изменить генетически предопределённый пол зародыша.

Все это указывает, что механизм определения пола у низших животных менее совершенен, чем у других позвоночных животных, нередко можно наблюдать переопределение пола, отсутствует баланс между аутосомами и половыми хромосомами.

Y-хромосома у рыб в отличие от высших позвоночных генетически не обеднена, в ней находятся гены ответственные за окраску и ряд других генов сцепленных с полом. Вспомним, что у человека только незначительное число признаков сцеплено с Y-хромосомой и передается от отца к сыну. Такие признаки называются голландрическими, например, волосатость мочек ушей, перепонка между пальцами ног. Все же остальные признаки, сцепленные с полом, в том числе и наследственные болезни, передаются через X-хромосому. У рыб же Y-хромосома мало отличима от X-хромосом и несёт значительное число генов сцепленных с полом, малые различия между X-хромосомой и Y-хромосомой у рыб приводят к тому, что между этими хромосомами возможен кроссинговер и обмен локусами хромосом с огромным числом генов. Гены, перешедшие из Y-хромосомы в X-хромосому, наследуются как сцепленные с полом.

Резюмируя принципы определения пола можно отметить, что в ходе онтогенеза развитие пола определяется генотипом, через воздействие веществ, которые относятся к половым индукторам.

## **Искусственная регуляция пола**

У многих животных искусственная регуляция пола представляет проблему с большим практическим выходом, так как экономическая ценность полов у многих видов не равнозначна. Помимо этого вопросы определения пола дают для генетики возможность разрешить многие теоретические задачи, связанные с работой отдельных генов и целого комплекса входящего в генотип животного.

Исследования по инверсии пола проведены ещё недостаточно широко и требуют дальнейшего рассмотрения. Ещё меньше работ по экспериментальному определению пола и управлению развитием пола.

В настоящее время выделились два течения, раскрывающие возможности регуляции соотношения полов.

Первое из них — гормональная регуляция пола в заданном направлении, второе течение относится к регуляции пола механизмам обратной связи. Рассмотрим каждое из них в отдельности.

Управляемая гормональная регуляция пола производится с помощью половых стероидных гормонов. В основу определения и инверсии пола положено предположение Ямамото, о котором уже говорилось ранее, что индуктором половой дифференцировки являются половые стероидные гормоны. Таким образом, всё направление, позволяющее регулировать пол с помощью половых стероидных гормонов, затрагивает только механизмы половой дифференцировки гонад и не касается генетического предопределения пола, получающегося сразу же после набора генов.

Если при гормональной искусственной регуляции пола мы будем получать больше самцов или самок, то это будут «исключительные особи», пол которых не будет соответствовать набору генов, определяющих пол в генотипе. Проще говоря, мы,

получим ряд особей, у которых произошла инверсия пола. У человека инверсия пола явление редкое.

Половые стероиды, применяемые для инверсии пола, делятся на три группы: андрогены, эстрогены и гестагены (прогистерон). Инверсию пола в экспериментах проводят пока на аквариумных рыбах, таких как медака, гуппи, пецилия, меченосец.

Применение стероидных гормонов в период дифференцировки гонад производится с подбором соответствующих доз. Результатом воздействия стероидных половых гормонов может быть передифференцировка половых гонад с дальнейшей инверсией пола. При такой передифференцировке большое значение имеет вид животных, их возраст и дозы гормона.

Андрогены вводились молодым самкам гуппи, тилапии и радужной форели, при этом наблюдалось угнетение развития яичников, а половая железа несла участки, характерные как для яичников, так и для семенников, но полной инверсии пола не получилось.

Инверсию пола получили при применении андрогенов только у медаки и у небольшого числа гуппи, а у меченосца в гонаде наблюдались отдельные стадии сперматогенеза. Таким образом, действие на самок мужскими половыми гормонами приводит к инверсии пола только у некоторых видов и чаще всего развитие железы идёт по гермафродитному типу.

Все приведенные эксперименты по инверсии пола были только возможны на тех стадиях, пока происходит дифференцировка гонады. Если же инверсия пола осуществляется на взрослых особях с дифференцированными гонадами, то она не удаётся в большей части случаев. При малых дозах стероидных гормонов не наблюдается никакого эффекта, а большие дозы вызывают полное угнетение гонад. На ряде видов, например угре, можно получить инверсию, но для этого необходимы большие дозы стероидного гормона.

Передифференцировка гонад лучше протекает при скармливании гормонов с пищей, так же можно применять метод инъекции молоди. Метод растворения гормонов в среде даёт незначительный эффект и у некоторых рыб вызывает только регрессию гонад.

Применение половых стероидных гормонов типа гестагенов (прогестерона) приводит у одних видов к угнетению гонад, например, у радужной форели, в то же время у медаки и угря не наблюдается никакого действия на гонады.

Описаны случаи, когда стероидные гормоны вместо ожидаемого эффекта инверсии пола приводят у подопытных животных к парадоксальному эффекту. Заключается он в том, что половые гормоны, противоположные полу, вместо подавления развития гонад и уменьшения гаметогенеза, вызывают стимуляцию, дальнейшей дифференцировки в правильном детерминированном направлении половой железы и активируют гаметогенез, который они бы должны подавлять. Так, самцу карпа инъекцировали эстроген, но вместо подавления функции семенников получили стимуляцию сперматогенеза. Тестостерон иногда вызывает преждевременный оогенез у молодых самок. У гамбузии скармливание тестостерона самцам приводит к преждевременному сперматогенезу.

Второе направление регуляция пола с использованием механизма обратной связи затрагивает генетические основы определения пола. Теоретический подход к решению этой проблемы базируется на основе работ, показывающих, что в раздельнополой, хаотически скрещивающейся популяции число самок определяет количество потомства, в то время как число самцов ответственно за скорость изменения генотипа популяции.

Как известно, наследственность и изменчивость представляют в генетике две неразрывные формы, происходящие при эволюционном процессе. Если принимать значение различных полов в популяции, как было определено выше, то половая

дифференциация представляет собой специализацию ответственную за наследственность и изменчивость.

Самки осуществляют в популяции консервативную тенденцию — сохраняют и преумножают существующий генофонд, самцы, ответственны за изменчивость, чем больше самцов, тем больше происходит изменений. Получается, что соотношение полов является важным параметром, определяющим пластичность популяции и вида.

Следовательно, в популяции должен существовать механизм обратной связи определяющей количественное соотношение самцов и самок. Механизм обратной связи позволяет производить саморегуляцию в различных популяциях по соотношению полов и позволяет подходить к регуляции пола кибернетическими методами.

## **Партеногенез и гиногенез**

В тесной связи с оогенезом, оплодотворением и определением пола находятся такие явления как партеногенез и гиногенез.

Партеногенез (девственное развитие) известен у многих видов животных. У некоторых беспозвоночных он протекает с гетерогонией, то есть в определённые периоды особи развиваются без самцов и популяция их не имеет, затем появляются из яиц самки и самцы, и наступает период размножения, когда оплодотворение заключается в слиянии сперматозоида и яйцеклетки, и в конечном итоге, в слиянии гаплоидных мужского и женского пронуклеусов, с получением диплоидной зиготы. Гетерогония отмечается, например, у коловраток, тлей и у некоторых других животных (низшие раки).

У позвоночных животных экспериментально партеногенез можно получить во всех классах, в том числе и у млекопитающих. В естественных же условиях он обнаружен пока у рыб, амфибий и пресмыкающихся. Так на берегу озера Севан в Армении И. С. Даревский открыл партеногенетический вид ящериц, популяции которых содержат только самок.

Созревшая яйцеклетка готова к оплодотворению, но реакция, сходная с оплодотворением, может произойти либо при каком-нибудь внешнем стимуле, либо под влиянием внутренних факторов, если мы имеем дело с естественным партеногенезом. Все дальнейшее сводится к тому, что без участия сперматозоида происходит кортикальная реакция, возникает оболочка оплодотворения. Если есть кортикальные гранулы, то они буквально выстреливаются из яйцеклетки и образуется оболочка оплодотворения. В процессе кортикальной реакции одно из редуцированных телец с гаплоидным набором хромосом втягивается обратно в яйцеклетку, восстанавливается диплоидный набор хромосом, как при оплодотворении. Генотип получившейся особи ничем не отличается от материнского организма, так как несёт одинаковый с ним набор хромосом.

Существуют виды партеногенеза без слияния с редуцированным тельцем, после кортикальной реакции может начаться развитие гаплоидного организма, который, однако, в процессе первых делений восстанавливает диплоидный набор, скорее всего, за счёт эндомитоза, когда набор хромосом удваивается, но не образуется веретена деления, и удвоившиеся хромосомы не расходятся.

Одной из вариаций партеногенеза может считаться гиногенез, хотя некоторые исследователи считают его самостоятельным способом воспроизводства однополых особей. Есть мнение некоторых учёных (Браше, Нарбель-Хофстеттер), которые рассматривают гиногенез как одну из переходных стадий к партеногенезу. Гиногенез — развитие только за счёт генетического материала, содержащегося в ядре яйцеклетки. При

гиногенезе необходимо осеменение сперматозоидами близких видов. Сперматозоиды проникают в яйцеклетку, стимулируют её к развитию, но слияние генетического материала спермия с ядром яйцеклетки не происходит. Ядро спермия инактивируется неизвестным фактором, содержащимся в цитоплазме яйцеклетки. То есть, сперматозоид выполняет роль активатора, Видимо, он вносит активирующие вещества, побуждающие яйцеклетку к дальнейшему развитию.

Естественный гиногенез обнаружен у серебряного карася, рыбы моллинезии (*Mollienesia formosa*) и некоторых видов рыб Северо-восточной Мексики и Техаса. В таких популяциях содержатся только самки.

Исследование однополых популяций серебряного карася показало, что гиногенез у них может иметь различные цитогенетические объяснения. Во-первых, встречаются триплоидные популяции серебряного карася, у которых осеменение сперматозоидами карповых, вьюновых и лососевых рыб приводит к амейотическому партеногенезу, заключающемуся в нарушении конъюгации и редукции гомологов хромосом.

У серебряного карася в процессе мейоза выпадает редукционное деление у триплоидов и, практически, получается триплоидные икринки. Следствием партеногенеза, является получение потомства от каждой гиногенетической самки совершенно тождественного материнской особи по генотипу. Все получившиеся из яйцеклеток самки также несут триплоидный набор хромосом.

Наряду с триплоидными гиногенетическими самками найдены популяции, развивающиеся гиногенетически, но с диплоидным набором хромосом. Диплоидный гиногенез, ещё ближе стоящий к партеногенезу, может быть с успехом применен в рыбоводстве для получения близкородственных однополых клонов.

Следует отметить, что помимо естественного гиногенеза можно осуществлять искусственный гиногенез. Методика его заключается в инактивации сперматозоидов рентгеновскими лучами. Осеменение проводят инактивированной спермой того же вида, сперматозоиды проникают в яйцеклетки, и, будучи сами неспособными внести деструктурированный генетический материал в развивающийся зародыш, побуждают яйцеклетку к гиногенетическому развитию.

При этом могут получиться гаплоидные особи, которые у рыб нежизнеспособны. Для получения жизнеспособного потомства приходится делать диплоидизацию хромосом с помощью температурного шока или гидростатического удара.

Гиногенез при этом получается диплоидный. Большая часть зародышей начинает развиваться как гаплоидные и погибает, и только около 1 %, где происходит слияние с направительным тельцем, становится диплоидными и выживают. Дальнейшее развитие партеногенетических самок может закрепиться в потомстве и при гиногенезе давать развитие новому поколению.

Гиногенез искусственным путём был получен так же и на вьюне (Ромашов, Головинская, 1960). В этом случае, так же как и у карася, сперма вьюна перед искусственным осеменением подверглась облучению в дозах 100—200 кр.

Если у серебряного карася гиногенез получается при осеменении икры спермой 2-4 видов, то у моллинезии гиногенетическое развитие прослежено при скрещивании с самцами 50 различных видов.

У серебряного карася наряду с однополыми гиногенетическими популяциями существуют двупольные формы. При этом соотношение полов в различных районах может сильно отличаться друг от друга, Так, в водоёмах Китая и Японии обитают популяции, в которых соотношение полов равно 1:1, в бассейне Амура соотношение самцов к самкам 1:3, а на Урале и Европейской части России, существуют популяции без самцов, развивающиеся гиногенетически.

Партеногенез у рыб происходит, видимо, редко, когда спонтанно,

восстанавливается диплоидный набор хромосом под влиянием ещё неизвестных факторов. Но на гиногенетическом развитии показано, что внешние условия среды могут влиять на развитие яйцеклетки после осеменения. Так, икру, находящуюся на стадии второго мейотического деления брали у вьюна и подвергали осеменению инактивированной спермой.

Как уже раньше отмечалось, выход диплоидных эмбрионов составил 1 %. Однако, если сразу же после осеменения применить температурное воздействие, например, небольшое нагревание, то выход диплоидных гиногенетических эмбрионов может составить 50-60 %.

Не исключено, что существует ряд физических и химических факторов, которые могут выступать как стимулятор диплоидизации генома.

Помимо гиногенеза следует выделить андрогенез, при котором развитие происходит за счёт слияния двух сперматозоидов, внедрившихся в яйцеклетку с инактивированным ядром. При слиянии ядер сперматозоидов восстанавливается двойной набор хромосом и начинается дробление яйцеклетки. Андрогенез получен искусственно у тутового шелкопряда. У рыб явление андрогенеза получено японскими и немецкими исследователями.

Андрогенез позволит сохранить редкие виды рыб в криобанках и восстановить их после исчезновения под влиянием неблагоприятных условий.

### **Рекомендуемая литература по теме:**

1. Жимулев И.Ф. Общая и молекулярная генетика: Учебник для вузов. - Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. -480с. Изд. 4-е, стереотип.
2. Клаг У., Каммингс М. Основы генетики: Книга для студентов и преподавателей. / Сер.: Мир биологии и медицины. -М.: Техносфера, 2009. -896с.
3. Гнатик Е.Н. Генетическая инженерия человека: Вызовы, проблемы, риски. -М.: Либроком, 2009. -240с.
4. Гнатик Е.Н. Генетика человека. Былое и грядущее: Книга для студентов и преподавателей. -М.: ЛКИ, 2007. -280с.
5. Савченко А.Ю., Рождественский А.С., Литвинович Е.Ф., Захарова Н.С., Шестерикова А.А. Основы медицинской и клинической генетики: Учебное пособие для вузов. / Сер.: Медицина. -М.: Феникс, 2008. - 416с.
6. Уиллет Э. Генетика без тайн. / Сер.: Без тайн. -М.: Эксмо, 2008. -224с.
7. Айала Ф., Крайгер Дж. Современная генетика. В 3-х т. -М: Мир, 1987.
8. Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. - Л.: Наука, 1987.
9. Корогодина В. И., Корогодина В. Л. Информация как основа жизни. -Дубна: Феникс, 2000.
10. Льюин Б. Гены. -М.: Мир, 1987.
11. Сингер М., Берг П. Гены и геномы. В 2-х т. - М.: Мир, 1998.

### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Как происходит определение пола у рыб?
2. Каковы цитогенетические механизмы определения пола у рыб?
3. Что такое дифференцировка пола?
4. Как происходит искусственная регуляция пола?
5. Что такое партеногенез?
6. Что такое гиногенез?

## ТЕМА 4: Элементы молекулярной генетики

### ***Краткий обзор развития молекулярной генетики и её значение для генетики рыб***

Развитие генетики на современном этапе связано с расшифровкой молекулярных основ наследственности. Все основные работы в этом направлении выполнены примерно за 20 лет. Расшифровка генетического кода позволила понять функцию гена и изучить многие вопросы влияния гена на процессы онтогенеза.

В настоящее время уже поняты основы возникновения мутаций и начинаются поиски получения направленных мутаций. Ненаправленные мутации уже применяются в селекции рыб, при этом сильные мутагены позволяют ускорить мутационный процесс. В Советском Союзе такие работы были начаты на карпе (Кирпичников, 1972; Цой и др. 1974).

Ещё в 1927 году нашим учёным Н. К. Кольцовым была высказана мысль, что генетическая информация заключена в хромосомах на специальных белковых молекулах, способных к автосинтезу. Кольцов был близок к решению проблемы генетического кодирования, но тщательные исследования показали, что информация заключена не на белковой молекуле, а на дезоксирибонуклеиновой кислоте (ДНК), которая представляет собой высокополимерное соединение, способное к автосинтезу.

В 1944 году О. Т. Эвери, К. Маклеод, И. Маккарти показали, что химическое строение ДНК довольно просто, но только в 1938 году Д. Уотсон и Ф. Крик, используя химический и рентгеноструктурный анализ ДНК, построили её молекулярную модель, способную к воспроизведению. Это было открытием века.

Дальнейшими исследованиями было установлено, что ДНК является своеобразной матрицей, на которой синтезируется информационная или матричная рибонуклеиновая кислота (м-РНК). Далее РНК выходит в цитоплазму и на рибосомах по программе принесенной м-РНК с помощью другой растворимой т-РНК из аминокислот собираются полипептидные цепи белка.

В 1961 году М. В. Ниренберг, Дж. Маттей и С. Очоа экспериментально подтвердили и расшифровывали генетический код, закончив его исследование к 1964 году.

Так было установлено, что ген представляет собой ничто иное, как участок молекулы ДНК с большим числом азотистых оснований.

В современной молекулярной генетике особо большое внимание уделяется реализации генетической информации у высших организмов при их развитии в онтогенезе. Все дело в том, что общие основы молекулярной генетики были заложены при изучении вирусов и бактерий, у которых наиболее простая генетическая структура.

Высшие организмы на молекулярном уровне реализуют свою программу, используя те же генетические законы, что бактерии и вирусы, однако, программа высших организмов, к которым мы подключаем и рыб, значительно сложнее, а в механизмах передачи генетической информации появляются такие сложные явления как многоклеточность, дифференцировка органов и тканей в процессе развития эмбриона, опухолеродные процессы, сопровождающиеся нарушением генетической информации, и многое другое, что предстоит ещё изучить.

Вопросы молекулярной генетики должны в скором времени занять ведущую роль. Вот почему особо большое внимание уделяется изучению действия генов на первых стадиях развития эмбрионов. В настоящее время большая часть исследований в этом направлении проводится на амфибиях, но приходит время, когда и рыбы должны занять

ведущее положение в решении этих вопросов. Как амфибии, так и рыбы являются очень удобным объектом для молекулярной генетики, так как развитие их зародыша с первых же стадий происходит во внешней среде и более доступно по сравнению с амниотами.

У рыб и амфибий наличие внешнего оплодотворения открывает ещё одну возможность — применять методы генной инженерии. Современные методы селекции рыб используют в основном отбор, гибридизацию и ненаправленный мутагенез. Новейшие достижения молекулярной генетики показывают, что в клетку возможно введение гена или группы генов, которое влечёт за собой изменение наследственных свойств организма.

Введение в организм определённого гена или группы генов получило название трансгеноза. Оно было действительно осуществлено уже около 75 лет назад, когда в кишечную палочку был введён ген ответственный за усвоение молочного сахара. За прошедшие годы успехи генной инженерии продвинулись значительно вперед. Устраняются филогенетические барьеры между животными, и открывается возможность конструирования новых форм. Опять же рыбы должны занять в этих работах ведущее положение, так как среди позвоночных они находятся на самой низшей ступени эволюционного развития и у них только что начинают формироваться в филогенезе иммунологические барьеры. Разрешение иммуногенетических вопросов при конструировании новых форм удобно отрабатывать на рыбах.

Группа исследователей во главе с Дж. Морроу провела эксперименты по пересадке генов шпорцевой лягушки в бактериальные плазмиды и присоединила к плазмидиевой ДНК участки ДНК животного происхождения.

Какие факторы нужно преодолеть и отработать, чтобы произвести трансгеноз:

1. Произвести синтез гена в пробирке, либо выделить его из другого организма.
2. Ввести ген в организм, используя либо биологические переносчики, либо физико-химические и микротехнические методы.
3. Адаптировать ген в новом для него генетическом и физиологическом окружении. Если ген не «впишется» в существующую уже систему регуляции, то он либо перестанет действовать, либо окажется даже вредным для организма, в который его подсадили.

По всей видимости, в ближайшее десятилетие работы по генной инженерии рыб займут надлежащее положение и принесут новые успехи.

## **Генетический код и синтез белка в клетке**

Из-за наличия большого количества учебных пособий, подробно разбирающих проблемы биосинтеза белка в клетке и генетического кода, эти вопросы в настоящем учебном пособии рассматриваются очень кратко.

В полинуклеотидных цепях ДНК и РНК каждые три азотистых основания, следующих друг за другом составляют триплет. Триплет представляет собой информационную единицу, называемую кодоном. Каждым трем азотистым основаниям или кодону соответствует определенная аминокислота. Например, ГЦУ кодирует аланин, ЦЦУ- пролин, УУУ-финилаланин и т. д. Поскольку в ДНК содержится 4- азотистых основания и в кодоне они сгруппированы по 3, то из них путём перестановок можно набрать:  $4^3=64$  комбинации. Кодировать же необходимо только 20 аминокислот, по этой причине на одну аминокислоту может приходиться несколько кодонов и часть из них ещё может выполнять сигнальную функцию, задавая программу начала и конца биосинтеза полипептидной цепи. Для начала биосинтеза или инициации служат

сигнальные кодоны на м-РНК, такие как АУГ и ГУГ. Окончание синтеза осуществляется сигнальными терминирующими кодонами УАА и УАГ.

Аминокислоты в белке располагаются в той же последовательности, как расположены кодоны в гене, такое линейное расположение аминокислот и кодирующих их триплетов называется коллинеарностью.

Биосинтез белка происходит следующим образом. С работающих генов, участков ДНК с раскрытыми цепями, происходит транскрипция или переписывание информации комплементарным кодом м-РНК. м-РНК синтезируется на одной из открытых цепей ДНК, а затем выходит из ядра в цитоплазму клетки, подходит к рибосомам, где начинается второй процесс-трансляция, построение полипептидных цепей белка соответственно порядку линейного расположения кодонов,

Аминокислоты к месту синтеза доставляются растворимой РНК или транспортной РНК (т-РНК). Один из концов т-РНК служит для захватывания аминокислоты, второй — представляет собой антикодон, с комплементарным кодоном триплетом.

Процесс трансляции происходит на рибосомах, которые выполняют три функций: 1. Удерживают компоненты блоксинтезирующей системы. 2. Проявляют каталитические функции, образуют полипептидную связь. 3. Производят механическое перемещение или транслокации м-РНК и остатков т-РНК.

В результате трансляции происходит процесс полимеризации аминокислотных остатков и последовательное наращивание полипептидной цепи по одному аминокислотному остатку. На протяжении всего биосинтеза растущий полипептид удерживается рибосомой.

Рибосома в каждом процессе трансляции работает циклически, когда в каждом цикле образуется одна пептидная связь и м-РНК протягивается на один триплет, напоминая работу пулемётной ленты (Рис. 9).

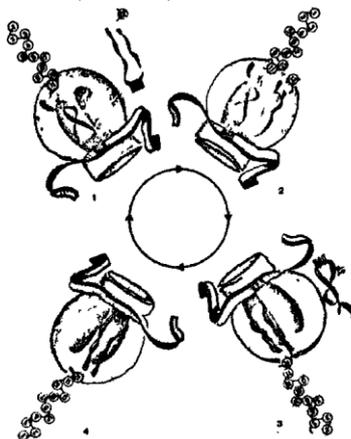


Рис. 9 Сборка полипептидов из аминокислот на рибосомах при помощи и-РНК и т-РНК.

## **Регуляция дифференциальной активности генов**

Даже одноклеточный организм нуждается в реализации только части генетической информации, заложенной в генотипе. При изучении же дифференциальной активности генов многоклеточного организма картина значительно усложняется. По этой причине рассмотрение регуляции работы генов лучше проследить для начала на организмах прокариотах, не содержащих оформленного ядра и имеющих только одну хромосому. Работу регуляции генов на молекулярном уровне рассмотрели французские учёные Ф. Жакоб и Ж. Моно, которые разработали основную схему действия генов, контролирующих синтез ферментов.

На простой схеме (Рис. 10) видно, что гены, ответственные за синтез определенных ферментов, расположены на генетической карте один за другим ( $I_1, I_2, I_3, I_4$ ). Все эти гены называются структурными и синтезируют ферменты, участвующие в выработке определённого вещества, например, аминокислоты аргинина.

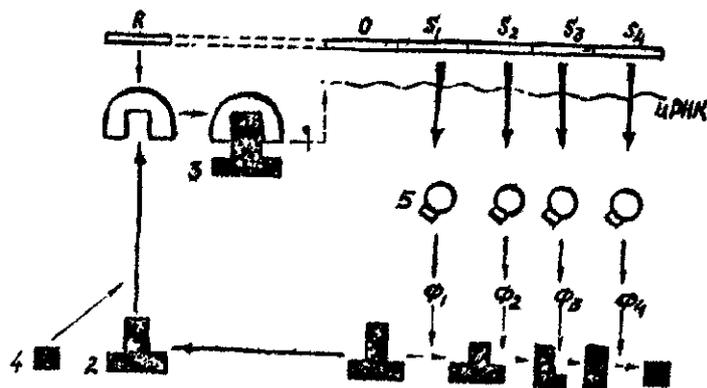


Рис. 10 Схема регуляции генной активности:

1 — апорепрессор, 2 — корепрессор (индуктор), 3 — голорепрессор, 5 — трансляция на рибосомах,  $\Phi_1$ - $\Phi_4$  — ферменты.

Для прекращения синтеза аргинина необходимо отключить все структурные гены, участвующие в синтезе ферментов необходимых для сборки из предшественников аргинина, то есть необходимо прекратить работу одновременно 4-х указанных ранее генов. Для этой цели служит 5-й ген, который виден на одном конце структурных генов и отключает их всех одновременно. Ген, отключающий цель структурных генов, называется геном-оператором (O). А вся группа генов (ген С и ген O) получила название оперона.

Однако, оперон не выключается без команды, и такую команду подаёт ген-регулятор (P). Опыты показали, что на генетической карте ген P расположен в отдалении от оперона. Ген-регулятор воздействует на ген-оператор посредством вещества репрессора. Репрессор позволяет производить обратную связь с геном-оператором.

Репрессор состоит из двух частей. Одна из них апорепрессор синтезируется под контролем гена-регулятора (P), но она не активна сама по себе и не может выключить оперон. Однако, у апорепрессора молекула построена так, что она может соединиться с конечным продуктом синтеза, в нашем примере с аргинином. Поэтому, конечный продукт синтеза называется корепрессором. Апорепрессор, соединяясь с корепрессором, образуют голорепрессор, или целый репрессор, способный соединиться с геном-оператором и отключить оперон.

Таким образом, сам конечный продукт синтеза, аргинин, является регулятором в системе с обратной связью и его количество в клетке определяет включение и отключение группы структурных генов.

Геном организмов, содержащих оформленное ядро в сотни, а у некоторых рыб и в тысячу раз больше, чем у рассмотренных нами бактерий, поэтому регуляция в сложных многоклеточных организмах-эукариотах осуществляется через более сложную систему.

Во-первых, у эукариот синтезируются долгоживущие и-РНК, время жизни которых и определяет время передачи информации с одного гена. Например, в хрусталике рыб можно найти и-РНК, которая живёт столько же времени, сколько и сама рыба и, следовательно, уже в процессе транскрипции осуществилась регуляция, определяющая время работы и-РНК, ответственную за синтез белков-кристаллинов.

У животных, в отличие от бактерий, пока ещё не найдено, оперонной регуляции генов, зато имеется каскадная регуляция.

Существуют определённые вещества-эфффекторы, выполняющие сигнальную роль, их ещё называют индукторами, при действии которых включаются одновременно многие гены, ответственные за дифференцировку ткани или органа. В качестве индукторов могут выступать низкомолекулярные или стероидные гормоны. Гормоны действуют только на определённые клетки-мишени, которые, по-видимому, содержат специальные рецепторы для приёма сигнальных веществ.

У животных организмов включённая генная система в процессе дифференцировки продолжает работать даже после устранения действия индуктора. Такое самоподдержание включённых программ называется эпигенетическим наследованием.

### **Рекомендуемая литература по теме:**

1. Жимулев И.Ф. Общая и молекулярная генетика: Учебник для вузов. - Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. -480с. Изд. 4-е, стереотип.
2. Клаг У., Каммингс М. Основы генетики: Книга для студентов и преподавателей. / Сер.: Мир биологии и медицины. -М.: Техносфера, 2009. -896с.  
Гнатик Е.Н. Генетическая инженерия человека: Вызовы, проблемы, риски. -М.: Либроком, 2009. -240с.
3. Гнатик Е.Н. Генетика человека. Былое и грядущее: Книга для студентов и преподавателей. -М.: ЛКИ, 2007. -280с.
4. Савченко А.Ю., Рождественский А.С., Литвинович Е.Ф., Захарова Н.С., Шестерикова А.А. Основы медицинской и клинической генетики: Учебное пособие для вузов. / Сер.: Медицина. -М.: Феникс, 2008. - 416с.
5. Уиллет Э. Генетика без тайн. / Сер.: Без тайн. -М.: Эксмо, 2008. -224с.
6. Айала Ф., Крайгер Дж. Современная генетика. В 3-х т. -М: Мир, 1987.
7. Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. - Л.: Наука, 1987.
8. Корогодина В. И., Корогодина В. Л. Информация как основа жизни. -Дубна: Феникс, 2000.
9. Льюин Б. Гены. -М.: Мир, 1987.
10. Симаков Ю. Г. Генетика и селекция. Учебное пособие. - М.: МГТА, 2002.
11. Сингер М., Берг П. Гены и геномы. В 2-х т. - М.: Мир, 1998.
12. Фогель Ф., Мотульски А. Генетика человека. В 3-х т. -М: Мир, 1989.

### **Вопросы для самоконтроля:**

1. *Что такое молекулярная генетика?*
2. *Какие элементы молекулярной генетики Вам известны?*
3. *Каково значение молекулярной генетики для генетики рыб?*
4. *Что такое генетический код?*
5. *Как происходит синтез белка в клетке?*
6. *Как и зачем регулируется дифференциальная активность генов?*

## ТЕМА 6: Изменчивость

### **Формы изменчивости**

У всех организмов различают изменчивость, передающуюся по наследству, или генотипическую, и изменчивость, не передающуюся по наследству — паратипическую, которую можно называть также модификациями.

Модификации не затрагивают генотипа половых клеток, и возникают под действием внешней среды, отражаясь только на соматических клетках. Генетическая программа половых клеток при модификациях остаётся неизменной и, следовательно, соматические изменения не могут быть переданы потомкам по наследству, за исключением тех случаев, когда половые клетки формируются, из изменённых соматических клеток.

В противоположность модификациям существует генотипическая изменчивость, при которой изменившиеся признаки передаются по наследству. Генотипические изменения могут произойти за счёт рекомбинации генов в процессе мейоза и при внесении новых генов после оплодотворения. Гибридизация - один из путей комбинативной изменчивости.

Но изменить наследственную программу организма можно не только рекомбинацией генов, так же за счёт биохимических перестроек в структуре самих генов под действием внешних и внутренних факторов. Такие изменения называются мутациями.

Мутации могут происходить на молекулярном уровне, так называемые генные или точечные мутации, когда цитологическими методами они не могут быть обнаружены и о перестройке структуры гена говорит только явное изменение фенотипа, передающееся из поколения в поколение, мутации могут быть хромосомные. При этом перестройки хромосом могут наблюдаться на уровне одной хромосомы, либо же целого генома, что приводит к изменению пloidности организма и даже к геномным мутациям.

Генетическая информация заключена не только в хромосомах, но и в цитоплазме, так как ряд структур обладает способностью к самовоспроизводству, например, митохондрии, пластиды, рибосомы. В таких случаях наследственность передаётся через плазму по материнской линии, такое явление у рыб называется матроклиния. Если наследственные изменения происходят на уровне изменения органелл клетки, то можно обнаружить вид мутаций, которые называются цитоплазматическими.

Мутации могут происходить и в соматических клетках (соматические мутации). У животных соматические рецессивные мутации можно выявить только в клеточных культурах. Доминантные же мутации приводят к появлению мозаиков, отсутствие пигментации на темном фоне, часть белых и часть красных фасеток у насекомых в сложных глазах и разные по цвету глаза у человека. Некоторые опухоли можно считать одним из видов соматических мутаций. Существуют злокачественные опухоли по типу соматических мутаций и наследственные, получившиеся в результате определённой комбинации генов при гибридизации некоторых видов.

Генные мутации могут быть рецессивными, которые в первом поколении при встрече с доминантным геном подавляются и не проявляются в фенотипе, а во втором поколении мутация проявляется только у 1/3 потомков, при встрече двух рецессивных генов. Существуют и доминантные мутации. В этом случае мутация проявляется в следующем поколении у 3/4 потомков. У людей такие мутации характеризуются уродствами конечностей.

Среди мутаций можно выделить обратные, которые приводят организм к

прежнему состоянию. Например, у штаммов сальмонеллы ТА-98 и ТА-100.

По действию на организм мутации могут быть летальными, полулетальными, нейтральными и полезными. А по способу получения они делятся на индуцированные (экспериментальные) и на спонтанные, возникающие под влиянием воздействия факторов внешней среды, либо за счёт биохимических реакций изменившихся в организме под влиянием внутренних факторов.

## ***Комбинативная изменчивость, гибридизация***

В результате скрещивания различных видов рыб и происходящего у них в процессе мейоза перераспределения генов, получается комбинативная изменчивость. Процесс рекомбинации генов при мейозе во время редукционного деления пока остаётся неуправляемым для человека, в то время как гибридизация вполне подвластна ему на современном этапе.

Гибридизация широко распространена среди рыб и амфибий, реже у птиц и млекопитающих так же получают бесплодные гибриды.

Гибридизацией лососевых рыб начали заниматься ещё в конце прошлого века, когда были получены гибриды благородных лососей и сегов на Никольском рыбном заводе В. П. Врасским.

В советский период времени опыты по гибридизации лососевых рыб получили широкий отклик и разрабатывались целым рядом крупных специалистов. Опыты по гибридизации лососевых рыб показали, что искусственное скрещивание удаётся как между видами одного рода, так и между расами и экологическими формами внутри видов. Однако, возможна гибридизация и между различными родами лососевых рыб. Лучшие результаты получаются при оплодотворении икры сперматозоидами от нескольких самцов.

Ранние стадии развития икры проходят нормально, но с началом формирования сосудистой системы может наблюдаться массовая гибель гибридов. Как мы увидим дальше явленно вполне объяснимо тем, что отцовские гены не действуют на ранних стадиях развития, а, следовательно, и реализация генетической программ обоих родителей начинается именно в этот период.

В некоторых случаях рекомбинация генов приводит к гетерозису, что говорит о появлении новых качеств в результате нового сочетания генов. Иногда морфогенез при этом может быть сильно нарушенным.

Нарушение морфогенеза у гибридов особенно сильно проявляется в последующих поколениях, что заставляет особенно тщательно охранять природные зоны от массового проникновения искусственных гибридов.

Гибридизация различных подсемейств только в немногочисленных случаях приводит к получению жизнеспособных эмбрионов, из которых вырастают полноценные особи. Такие единичные жизнеспособные особи получают при скрещивании сазана с линём, карпа с плотвой и золотой рыбки с пескарем.

При скрещивании сазана с белым толстолобиком удаётся получить гибриды, которые развиваются 6 месяцев. На эмбрионально-личиночных стадиях гибриды несут признаки обоих родителей, а в некоторых случаях проявляется промежуточный тип наследования. Примером промежуточного типа наследования может служить количество туловищных сегментов, которое меньше чем у родителя с большим количеством сегментов и больше чем у родителя с меньшим количеством сегментов. У сазана

23 туловищных миотома, у белого амура –29. При промежуточном типе наследования колебания количества миотомов у гибрида могут проходить в указанных пределах.

У сазана кровеносная система развита лучше, чем у растительноядных рыб. Если сазана скрестить с растительноядными рыбами, то у гибридов появляется в зародышевом развитии сегментальные артерии и вены в спинной плавниковой складке и подкишечные вены на боках желточного мешка, характерные для сазана, однако, все эти вены развиты слабее, чем у сазана. Всё это говорит о том, что гены растительноядных рыб подавляют частично гены, определяющие развитие кровеносной системы у гибрида, наследуемые от сазана. Следовательно, и в этом случае можно считать, что дело идёт о неполном доминировании.

Гибриды у осетровых рыб имеют очень интересные биологические особенности, а сам процесс гибридизации осетровых представляет собой важную народнохозяйственную проблему.

Одной из форм улучшения внутривидовой биологической разнокачественности у осетровых может служить скрещивание различных групп осетра. Зародыши при внутривидовой гибридизации у осетровых обнаруживают проявление повышенной жизнеспособности. Постэмбриональное развитие также показывает, что гетерогенное скрещивание приводит к ускорению темпа роста молоди и повышению рыбопродуктивности.

Межвидовые гибриды осетровых рыб могут также привести к явлению гетерозиса. Например, гибриды шипа и севрюги значительно превосходят в первые годы жизни исходные формы по темпу роста. Двухгодовалые шипы весят 350г, севрюги — 280 г, в то же время гибриды достигают веса 1850 г. Наиболее интенсивный рост гибридов происходит до 10—12 лет. У гибридов отмечается ранее половое созревание.

Повышенные темпы роста гибридов и более раннее половое созревание позволяют применить это явление для увеличения эффективности различных хозяйств.

В осетроводстве получены не только межвидовые, но и межродовые гибриды между белугой и стерлядью. Гибриды белуги со стерлядью были получены впервые двадцать лет тому назад путём искусственного скрещивания. У гибридов тщательно исследовался гаметогенез. Было показано, что созревание половых клеток протекает нормально, без аномалий. В некоторых случаях у гибридов отмечен гермафродитизм.

Половое созревание у самцов гибрида белуга-стерлядь происходило в 3-4 летнем возрасте, что соответствовало половому созреванию стерляди и даже несколько опережало его. Затем от гибридных самцов бралась сперма и ей оплодотворялась икра белуги, стерляди и осетра. Получались так называемые тройные гибриды, которые отличались повышенной жизнеспособностью в эмбриональном периоде. Проведённые работы по гибридизации и получение жизнестойких гибридов позволяет сделать вывод, что кариотип белуги и стерляди очень близок. Это выдвигает на первый план вопрос об объединении белуги со стерлядью в один род.

Возможность воспроизводства гибридов позволяет практически использовать гибридизацию у осетровых при отдалённой комбинативной изменчивости.

Исследование гаметогенеза у гибридных самок показало, что трофобластический рост овоцитов начался в первый, второй и третий сезоны кормления. Завершение формирования овоцитов происходит на 2-м году после начала вителлогенеза. Созревание у гибридов самок наступает в те же сроки, что и у исходных форм.

При получении второго и последующих поколений гибридов, наблюдается большое морфологическое разнообразие молоди по окраске. Это указывает на расщепление признаков в потомстве. Вариации окраски бывают очень разнообразны, от интенсивной пигментации почти до альбинизма.

## Полиплоидия

Число и форма хромосом являются систематическим признаком для каждого вида животных или растений. Однако, наблюдаются случаи, когда количество хромосом в ходе онтогенеза в клетках соматических тканей меняется. Могут происходить мутации, приводящие к потере или приобретению одной или нескольких хромосом, возникают организмы анеуплоиды или гетероплоиды.

Но есть изменения, приводящие к кратному увеличению хромосом, на уровне всего генома. В таких случаях в противоположность нормальному диплоидному организму возникает организм, который может быть триплоидным, тетраплоидным, пентаплоидным и так далее. В клетках злокачественных опухолей, а в норме у простейших в макронуклеусе, плоидность может достигать тысячи и более.

Особенно большое значение плоидность имеет для растительного мира. Полиплоидные организмы в этом случае имеют большую вегетативную массу, более крупные цветы, семена и плоды, что может быть использовано в сельском хозяйстве для повышения продуктивности различных сортов растений.

У животных полиплоидия встречается реже, чем у растений. Объясняется это наличием двуполости у животных. При полиплоидии нарушается соотношение между половыми хромосомами и аутосомами, вспомним балансную теорию определения пола.

Нарушение определения пола приводит к развитию бесполой и маложизненной форм, которые не оставляют после себя потомства и тем самым не поддерживают существование полиплоидных организмов. Те же животные организмы, которые размножаются партеногенетически, часто содержат полиплоидные особи. Так существуют тетраплоидные расы рачка артемии, живущего в сильно соленых водоёмах.

У земноводных и пресмыкающихся также могут быть триплоидные и тетраплоидные личинки, соответственно у этих классов позвоночных найден гермафродитизм и партеногенез. Что касается млекопитающих, то у исследованных животных не найдено полиплоидии, показано также, что полиплоидные эмбрионы у мышей не доживают до рождения и погибают на ранних стадиях развития.

У рыб балансная теория определения пола не имеет столь высокого значения, как это мы видим у высших позвоночных. Способность рыб к переопределению пола вне зависимости от генетического детерминирования половыми хромосомами или генами приводит к тому, что у них возможна естественная полиплоидия без нарушения определения пола.

Цитологический анализ гиногенетических самок однополрой формы серебряного карася показал, что при амейотическом партеногенезе у неё возникает клон, генетически тождественный материнской форме с триплоидным набором хромосом. Такие же полиплоидные формы существуют у рыбки моллинезии, которая размножается путём гиногенеза.

Возникновение естественной полиплоидии способствует также широко распространённая у них отдалённая гибридизация в природных популяциях, при которой получается относительно высокая жизнеспособность гибридных форм.

Межвидовые гибриды у рыб часто оказываются плодовитыми. Помимо этого, высокой жизнеспособностью у рыб могут обладать и межродовые гибриды. Поэтому можно предположить, что в возникновении полиплоидии у рыб при гибридизации могут играть большое значение процессы с использованием в эволюции амфиплоидии.

Полиплоидия может возникать за счёт увеличения одного и того же гаплоидного набора хромосом, такие организмы называются автоплоидами. Примером автоплоидного увеличения хромосом может служить возникновение триплоидной формы серебряного

каря при гиногенезе, о которой говорилось ранее. Но полиплоидия может возникать и за счёт амфиплоидии, что мы и наблюдаем при гибридизации.

При амфиплоидии тетраплоидный генотип получается за счёт складывания диплоидных наборов, организмов между которыми происходит скрещивание.

Исследования отдалённой гибридизации у рыб могут объяснить многие интересные факты возникновения полиплоидии в процессе эволюции. Так есть предположение, что современные европейские лососевые возникли за счёт многократного удвоения хромосомного набора от предка, у которого генотип шел всего в диплоидном наборе 20 хромосом.

Так два близких вида семга (*Salmo salar L.*) и кумжа (*Salmo trutta.*) несмотря на морфологическое и экологическое сходство несут различное количество хромосом в клетках: у семги  $2n=60$ , а у кумжи  $2n=80$ . Однако, несмотря на равное количество хромосом в генотипе, эти виды при скрещивании дают жизнеспособных гибридов, которые к тому же часто бывают плодовиты. Следовательно, остаётся только считать, что у обоих видов имеются полиплоидные наборы хромосом и что оба вида произошли от одного предка за счёт полиплоидизации.

В семействе карповых цитогенетическими исследованиями установлено, что подавляющее большинство видов имеет 52, а иногда и 50 хромосом. У двух же родов этого семейства количество хромосом резко отличается от остальных представителей карповых. Так, у карпа (*Cyprinus carpio*), набор хромосом равен 104, а у карася набор хромосом равен 94.

Если сравнить набор хромосом карпа с остальными представителями семейства карповых, то мы увидим, что количество хромосом увеличено вдвое. Вероятнее всего, карп, несущий двойной набор хромосом по сравнению с другими видами семейства, представляет собой древнюю полиплоидную форму с примитивными чертами организации. Большое расхождение в количестве хромосом у карпа и других родов этого семейства приводит к тому, что карп обладает малой способностью к скрещиванию с рыбами других родов, за исключением карасей.

Явление полиплоидии установлено также и у осетровых рыб. Цитологические исследования показывают, что большинство осетровых содержит 60 хромосом. В то же время у русского осетра (*Acipenser guldenstadti*) количество хромосом увеличено вдвое. Довольно подробное изучение семейства осетровых показало, что в нём не имеется видов с промежуточным набором числа хромосом.

Всё выше изложенное заставляет считать, что в эволюционном процессе возможно закрепление полиплоидии, которая возникает естественным путём при отдалённой гибридизации, либо же за счёт автополиплоидии, когда возникают триплоидные гиногенетические самки.

### **Рекомендуемая литература по теме:**

1. Жимулев И.Ф. Общая и молекулярная генетика: Учебник для вузов. - Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. -480с. Изд. 4-е, стереотип.
2. Клаг У., Каммингс М. Основы генетики: Книга для студентов и преподавателей. / Сер.: Мир биологии и медицины. -М.: Техносфера, 2009. -896с.  
Гнатик Е.Н. Генетическая инженерия человека: Вызовы, проблемы, риски. -М.: Либроком, 2009. -240с.
3. Гнатик Е.Н. Генетика человека. Былое и грядущее: Книга для студентов и преподавателей. -М.: ЛКИ, 2007. -280с.

4. Савченко А.Ю., Рождественский А.С., Литвинович Е.Ф., Захарова Н.С., Шестерикова А.А. Основы медицинской и клинической генетики: Учебное пособие для вузов. / Сер.: Медицина. –М.: Феникс, 2008. - 416с.
5. Уиллет Э. Генетика без тайн. / Сер.: Без тайн. –М.: Эксмо, 2008. -224с.
6. Айала Ф., Крайгер Дж. Современная генетика. В 3-х т. -М: Мир, 1987.
7. Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. - Л.: Наука, 1987.
8. Корогодина В. И., Корогодина В. Л. Информация как основа жизни. -Дубна: Феникс, 2000.
9. Льюин Б. Гены. -М.: Мир, 1987.
10. Симаков Ю. Г. Генетика и селекция. Учебное пособие. - М.: МГТА, 2002.
11. Сингер М., Берг П. Гены и геномы. В 2-х т. - М.: Мир, 1998.
12. Фогель Ф., Мотульски А. Генетика человека. В 3-х т. -М: Мир, 1989.

**Вопросы для самоконтроля:**

1. *Что такое изменчивость?*
2. *Какие формы изменчивости Вам известны?*
3. *Что такое гибридизация?*
4. *Что такое комбинативная изменчивость?*
5. *Что такое полиплодия?*

## ТЕМА 6: Генетика развития

### **Клеточная дифференцировка и дифференциальная активность генов**

Развитие сложного многоклеточного организма из единственной клетки - оплодотворённого яйца является одной из сложнейших и одной из самых интересных областей биологии. Проблему биологии развития можно выразить в генетических терминах, и она будет звучать так: каким образом из одного клеточного генотипа возникает много сотен клеточных фенотипов? Возникновение различных типов клеток у одного организма — это клеточная дифференцировка.

Основы клеточной дифференцировки с точки зрения генетики развития будут представлять собой ничто иное, как дифференциальную активность генов в процессе развития организма. Дифференциальная активность генов присуща всем многоклеточным организмам. Но для рыб она имеет особо большое значение, так как управление дифференциальной активностью генов, к познанию тайн которой стремятся многие биологи, позволит управлять развитием рыб и решить многие теоретические и практические задачи.

Согласно современным генетическим представлениям, свойства любой дифференцированной клетки отражают, в конечном счете, различную работу в них генов или участков ДНК, о которых списывается и реализуется информация. Дифференцировка каждой клетки является результатом активности лишь небольшой, части генов.

Важным теоретическим разделом в проблеме генетики развития считается пространственная дифференцировка или морфогенез. В самом деле, совершенно невозможно объяснить каким образом интегрируются в процессе развития отдельные части органов и тканей в единое целое без привлечения либо химических агентов, либо объединяющего поля.

Поскольку химические вещества не могут в пространстве контролировать генетическую программу и макроструктуры организмов, особенно крупных многоклеточных животных и растений, биологи выдвинули теорию биологических морфогенетических полей.

Создателями теорий поля являются П. Вейс и учёные Н. К. Кольцов и А. Г. Гурвич. Генетик и цитолог Н. К. Кольцов считал, что «силовое поле», интегрирующее развитие, имеет физико-химическую природу. П. Вейс и А. Г. Гурвич выделяют биологическую природу поля.

По Вейсу развитие следует за изменением поля и сами клетки организма пассивны. Тогда невозможно объяснить, что управляет развитием поля. У А. Г. Гурвича теория доказывает наличие поля в каждой клетке. Клеточные поля суммируются и образуют целое поле. Под влиянием целого поля меняется положение клеток и форма зачатка, а это в свою очередь меняет и форму поля (Гурвич, 1944).

Во всех разработанных ранее теориях поля отсутствует важное звено — непосредственная связь поля с генетической информацией организма. Если же поле связано с генетической программой организма, то оно должно соответствовать ей и быть индивидуально, как и сама наследственная программа. По этой причине мне пришлось назвать такое индивидуальное биологическое поле — информационным и предположить, что оно преформировано заранее у развивающегося организма.

Таким образом, принимая концепцию преформированного информационного поля

можно считать, что развитие организма идёт преформированным эпигенезом, а само информационное поле — есть пространственная генетическая запись развивающегося организма (биоматрица). Развитие и рост заканчиваются, как только несоответствие между развивающимся организмом и его морфогенетическим полем выравнивается (Симаков, 2003).

## **Действие генов в раннем развитии**

Оогенез у рыб сопровождается резким возрастанием массы ооцита за счёт накопления желтка в икринке. Во время синтеза желтка хромосомы приобретают вид ламповых щеток, выросты на которых образованы петлями ДНК. В процессе вителлогенеза усиливается синтез и-РНК в белков, которые в больших количествах накапливаются в ооците. Часть и-РНК соединяется с белком и образует комплексы и-РНК или информосомы, значение и роль которых мы разберём ниже. В созревшей икре синтез белка почти не происходит. Синтез возобновляется только при завершении мейоза и при развитии после оплодотворения.

Для ранних стадий эмбриогенеза характерно быстрое дробление яйцеклетки с очень короткими интерфазами. При дроблении до стадии гастрюляции гены зародыша не активны и развитие идёт за счёт информации полученной в процессе оогенеза. Отцовские гены начинают функционировать только с началом дифференцировки органов и тканей. Если с началом функционирования отцовского генома выявляется сильное несоответствие с геномом и цитоплазмой оплодотворённой яйцеклетки, но наблюдается элиминация хромосом и различные аномалии митоза. Гибрид в этом случае оказывается нежизнеспособным.

Л. И. Корочкин, а также А. А. Нейфах и М. Я. Тимофеева показали, что геном эмбриона начинает работать на стадии гастрюлы. В это время можно обнаружить в клетках зародыша продукты отцовских аллелей, которых ранее не наблюдалось.

Применяя химическую энуклеацию у ранних зародышей рыб, для этой цели может использоваться антибиотик актиномицин, подавляющий синтез и-РНК, удалось сделать вывод, что у рыб ранние стадии развития, до начала дифференцировки, могут проходить в отсутствии функционирования генома. Инактивацию ядра у зародыша можно вызвать также рентгеновским облучением.

При исследовании развития зародышей вьюна *Misgurnus foillis* удалось установить, что выдача генетической информации, необходимой для производства гастрюляции, происходит через 6-8 часов после оплодотворения, тогда как сама гастрюляция начинается только через 9-18 часов, следовательно, выдача генетической информации в раннем развитии рыб всегда опережает сам процесс видимой дифференцировки на несколько часов.

Подобную закономерность удалось установить благодаря использованию облучения зародышей через определённые промежутки времени, когда было показано, что инактивация ядер до начала выдачи генетической информации приводит к нарушению процессов начала гастрюляции, а облучение через 6-8,5 часов после выдачи генетической информации не влияет на начальные стадий гастрюляции, и она происходит во время.

## **Ранняя активность генов**

Признаком выдачи генетической информации из ядра может служить синтез РНК,

ответственной за синтез тканеспецифичных белков. До наступления ранней бластулы синтез и-РНК не наблюдается. Затем на стадии бластулы синтез РНК начинается, и в течение ряда последовательных стадий развития ускоряется, особенно на стадии поздней гаструлы.

Ускорение синтеза происходит не для всех видов РНК, если информационная и транспортная РНК количественно возрастают уже со стадии бластулы, то рибосомная РНК не синтезируется. Синтез рибосомной РНК начинается только с началом дифференцировки. Отмечено характерное явление, свойственное рыбам в предгастрюляционном периоде количество рибосом всё время увеличивается, но синтеза РНК в них не происходит.

Этот удивительный парадокс объясняется тем, что в процессе развития, то есть во время дробления и бластуляции, рибосомы мигрируют из желтка в зародыш. При помощи электронного микроскопа удалось показать, что материнские рибосомы наиболее плотно располагаются в слое желтка, прилегающего к зародышу, откуда они и поступают в зародыш. Видимо это явление свойственно всем животным с меробластическим дроблением.

В отличие от рыб у зародышей млекопитающих синтез РНК начинается со стадии 2-х бластомеров, поэтому дробление в морфогенез на стадии бластулы у них находится под контролем генома с самых ранних стадий развития.

Рано синтезируемая информационная РНК не сразу начинает использоваться в качестве матрицы для биосинтеза белка, а сохраняется для последующего морфогенеза. Вновь синтезируемая м-РНК соединяется с рибосомами и образует полисомы, но вновь синтезированная РНК не работает и белок не образуется. Матрицами для синтеза белка в этом случае служат пока полисомы с материнской и-РНК.

Таким образом, получается, что в зародышевом развитии образуются частицы, содержащие вновь синтезируемую и-РНК, в которых сохраняется информация для последующих стадий эмбриогенеза. Такие частицы назвали информосомами. Они найдены в зародышах костистых рыб и морских ежей. Спирина удалось вычислить, что информосома на 25-43 % состоит из РНК, в то время как остальную часть их массы занимают белки. Балки в информосомах выполняют изоляционную роль и защищают содержащуюся в них информационную РНК от действия нуклеаз, ферментов, которые присутствуют в цитоплазме и могут разрушать нуклеиновые кислоты.

В последующем молекулы м-РНК информосом начинают работать вместе с молекулами с только что синтезируемой и-РНК и обеспечивают начальные этапы дифференцировки. До сих пор остаётся неясным несут ли информосома какую-либо информацию с особой программой предназначенной для регуляции синтеза белка.

Есть предположение, что информосома функционирует как устройства для отбора определенных генетических сигналов. Если это так, то тогда молекулы одной м-РНК задерживаются на определённое время в информосомах, тогда как другие сразу пускаются в дело и на них начинается синтез белка. Таким образом, информосома могут регулировать дифференцировку на уровне трансляции.

## **Активность генов и её регуляция**

Ранее уже рассматривалась регуляция генов у прокариотов по схеме Жакоба и Моно, а также общий план регуляции у эукариотов. Однако, процессы регуляции активности генов значительно сложнее, чем было приведено в общей схеме. В регуляции генной активности у высших организмов принимает участие цитоплазма яйцеклетки, эмбриональные индукторы и гормоны. Рассмотрим кратко каждый из этих

регулирующих факторов.

Непосредственным проявлением генной активности является синтез РНК. Все виды РНК являются своеобразными «маркёрами» активности генов при развитии организма. По мере дифференцировки тканей у зародыша в клетках начинают работать только определённые гены, ответственные за синтез белка именно в том органе, который составляют эти клетки. А можно ли гены заставить работать так, как они функционировали бы на начальных этапах развития? Можно ли гены репрограммировать, то есть из дифференцированного состояния перевести клетки и их геном к начальным стадиям эмбриогенеза? Оказывается можно.

Опыты по репрограммированию генетического материала были проведены Дж. Гёрденом на зародышах шпорцевых лягушек *Xenopus laevis*. Гёрден производил пересадку ядер из клеток более поздних стадий развития в цитоплазму недоразвивающегося яйца. Как только ядро, в котором работали гены ответственные за синтез т-РНК и р-РНК, взятое из клеток бластулы или нейрулы пересаживали в цитоплазму яйцеклетки, синтез РНК прекращался.

Вспомним, что у рыб и амфибий геном на самых ранних стадиях дробления не работает. Следовательно, налицо регуляция генной активности под влиянием цитоплазмы яйцеклетки. Мало того, Гёрден пересаживал в цитоплазму яйцеклетки лягушки ядро, взятое из кишечника взрослой особи, где дифференцировка, конечно, зашла очень далеко, и всё равно под влиянием цитоплазмы происходило репрограммирование генома и развитие шло как сначала.

Таким образом, ядро из эпителия кишечника как бы снова превратилось в ядро яйцеклетки и позволило развиваться нормальной особи. Уже получены лягушки, у которых в качестве доноров ядер использовались кусочки кожи, а также культивируемые в течение недели ядра из плавательной перепонки (Рис. 11).

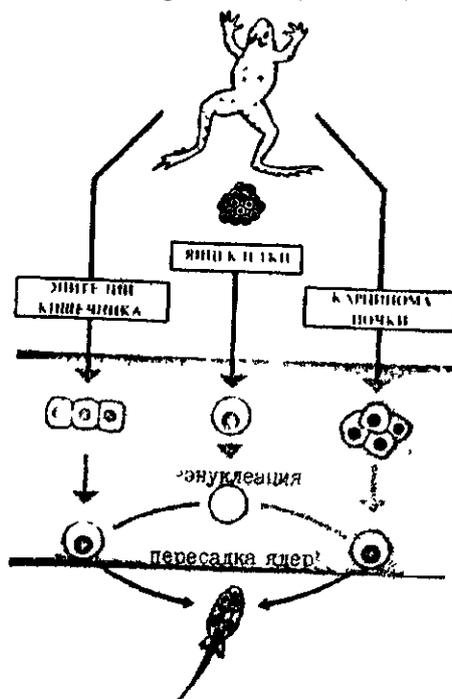


Рис. 11 Опыты по пересадке дифференцированных ядер клеток кишечника и клеток карциомы почки в яйцеклетку.

Эмбриональная индукция выступает так же как один из регуляторов генной активности в процессе развития. Заключается он в том, что один зачаток — индуктор влияет на другой индуцируемый зачаток и заставляет его развиваться в определённом направлении. То есть дифференцировка в индуцируемом зачатке, или работа

определённых генов, предопределяется индуктором (Симаков, Азизова, 1977).

Первичным эмбриональным индуктором у амфибий является подворачивающаяся под эктодерму хордомезодерма, под влиянием которой начинает из материала, лежащего над ней, развиваться нервная ткань. Вторичным индуктором уже выступает нервная трубка, под влиянием которой начинают закладываться обонятельные ямки, образуются роговицы и хрусталики глаз и слуховые пузырьки.

Природа индукторов изучена очень слабо. Показано, что каждый индуктор может действовать только в определённом поле. За пределами этого поля индуктор из эмбриональной кожи также будет индуцировать зачаток, но только тот, который соответствует его местоположению.

Например, у травяных лягушек образуется слуховой пузырёк на ранних стадиях развития, когда имеется ещё почка хвоста, и зародыш не выключился из оболочек. Если оперативным путём подсадить рядом с имеющимся слуховым пузырьком, слуховой пузырёк, взятый от другого зародыша, то у лягушки разовьётся с одной стороны два внутренних уха. Слуховой пузырёк выступает как индуктор и в месте образования индуцируемого, органа развитие второго уха. Однако, если слуховой пузырёк будет посажен в область плавников, то разовьётся не ухо, а дополнительная конечность.

Следовательно, индуктор может включить только подготовленную в данном месте для дифференцировки генетическую программу. Правда, участок и поле, на котором может происходить индукция того или иного органа не локализован у зародыша в строго определённой месте, а захватывает определённую область, на которой возможна индукция. Тщательные химические исследования позволяют считать, что по природе индукторы могут быть белками с молекулярным весом от 25000 до 80000.

Так же как и индукторы, гормоны могут направлять развитие по определённому пути, по которому оно без них не пошло бы. Гормоны способствуют метаморфозу, а также переходу от одних стадий развития к другим. У многих животных морфологические перестройки при переходе личиночных стадий к мальку осуществляется с помощью гормонов.

Ранее уже были приведены примеры, когда гормональным влиянием можно подавить работу генетической программы и заставить функционировать другие гены, определяющие дифференцировку. Так получается в том случае, когда под влиянием гормонального воздействия происходит инверсия пола у рыб, при которой пол не соответствует предопределённой при оплодотворении генетической программе.

У рыб существует целый ряд генов в аутосомах сцепленных с полом, которые при действии полового гормона, соответствующего им, начинают работать и из рецессивного состояния могут стать доминантными.

Детальные биохимические исследования механизма действия гормонов подтвердили тот факт, что некоторые из них могут изменять активность генов. Под влиянием мужских половых гормонов у рыб начинается усиленный синтез РНК в семенниках. Показано также, что эстрогены при действии на яичники неполовозрелых самок приводят к синтезу м-РНК в фолликулярных клетках окружающих овоциты.

Хотя гормональная регуляция происходит извне, все-таки следует заметить, что она не возможна без тех генетических компонентов, которые находятся внутри клетки и ждут именно этого сигнала. Потому, сложная регуляция генной активности, как гормонами, так и индукторами, осуществляется при взаимодействии ядер, цитоплазмы и окружения клетки.

## **Выяснение средствами генетики злокачественных опухолей на рыбах**

Нарушение клеточной дифференцировки может привести к развитию злокачественной или доброкачественной опухоли. Опухолеродные клетки следует рассматривать как необычные типы дифференцировки клеток. Для того чтобы охарактеризовать опухоль и степень её злокачественности, необходимо всегда рассматривать три признака: скорость деления, адгезивные свойства клеточной мембраны, от которых зависит опухоль, будет компактная, или она даст метастазы, и клеточный метаболизм. Однако, развитие опухолей не следует рассматривать, как включение в ней каких-то особых генов, скорее следует считать, что развитие опухоли происходит в результате нарушения регуляций генной активности.

У рыб, как и у других животных, могут встречаться разнообразные опухоли. Злокачественные опухоли и доброкачественные наиболее часто встречаются в семействах лососевых, тресковых, карповых и камбаловых. Очень распространенной опухолью у рыб является папиллома, которая образуется на слизистой оболочке рта и на коже головы. Размеры папиллом от маленьких узелков до огромных образований. На образование папиллом оказывают влияние канцерогенные факторы, приносимые в водоёмы с промышленными сточными водами, и онкогенные вирусы.

Если папилломы развиваются на эпителиальной ткани, то у леща, ушастого окуня, ельца, мерлана могут развиваться соединительнотканые опухоли в виде остеом и остеосарком, фибром и фибросарком. Фибросаркомы отмечены также и у некоторых лососевых.

У щук, лососей, гольца, кеты, а также у камбал найдены злокачественные опухоли лимфоидной системы. Предполагается, что большинство лимфосарком возникает под влиянием онкогенных вирусов, которые выделены пока только у камбал.

Ранее уже было показано, что африканские племена, которые употребляют в пищу заплеснившие семена (родовые обычаи), часто болеют первичной опухолью печени-гепатомой. Когда на продуктах питания развивается плесневый *Aspergillus flavus*, то он выделяет канцерогенное вещество - афлотокоин, которое и приводит к развитию злокачественной опухоли печени. Оказалось, что во многих рыбоводных хозяйствах злокачественная опухоль печени развивается у радужной форели.

Причиной возникновения гепатомы у форели оказываются афлотоксины, которые находятся в гранулированных кормах. При длительном хранении гранулированных кормов в них развивается аспергилл, который и выделяет афлотоксины. Таким образом, сравнительное действие афлотоксина на человека и рыб показывает, что механизм образования опухоли у них один, и в том и в другом случае возникает гематома.

При действии паразитов у рыб также могут возникать злокачественные опухоли. Так, например, метацеркарии трематод и микроспоридии могут вызывать опухоли мезенхимы у морского черта.

Самым же интересным для нас генетическим вопросом можно считать возникновение опухолей у рыб при скрещивании некоторых видов, когда получается необычное сочетание генов, ведущее к злокачественному росту. Например, если скрестить два вида меченосцев (*Xiphophorus maculatus* x *X. motezumae*), то у них почти всегда образуются меланомы (опухоли пигментных клеток).

Родоначальными пигментными клетками у меченосцев являются макромеланоциты и микромеланоциты. Меланомы у гибридов возникают из макромеланоцитов, в то время как микромеланоциты остаются нормальными. Во всей видимости, нарушение дифференцировки макромеланоцитов происходит при взаимодействии нескольких генов. Клетки других типов, хотя и несут тот же гибридный

геном, что и макро меланоциты, однако они остаются нормальными. Это ещё раз доказывает, что только в процессе дифференцировки, когда начинают работать гены в определенном сочетании, развиваться злокачественная опухоль.

Более сложное индуцирование опухолей при скрещивании рыб наблюдается у некоторых других видов.

Так, при первичном скрещивании (Рис. 12) пецилии с меченосцем (*Platyocilus maeulatus* X *Xiphophorus helleri*) в первом поколении получают гибриды, у которых больше чёрных пятен, содержащих меланин, на спинной плавнике. Помимо этого, увеличивается количество участков покрытых красноватыми точками по соседству с чёрными пятнами.

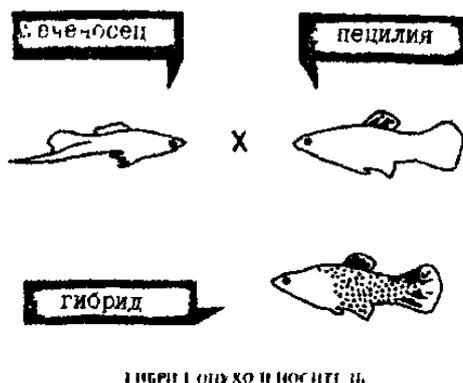


Рис. 12 Первое скрещивание меченосца и пецилии.

Возвратное скрещивание гибридов с меченосцем, который не имеет пятен, приводит к образованию нового гибрида с обширными пятнами меланина. Пятна меланина становятся хорошо видимыми вскоре после рождения. Помимо меланина почти всё тело гибрида становится красным. Пятна меланина за несколько недель развиваются в злокачественные опухоли - меланомы, от которых рыбы гибнут. Схема возвратного скрещивания гибрида первого поколения с меченосцем и примерный внешний вид гибрида изображены ниже (Рис. 13).

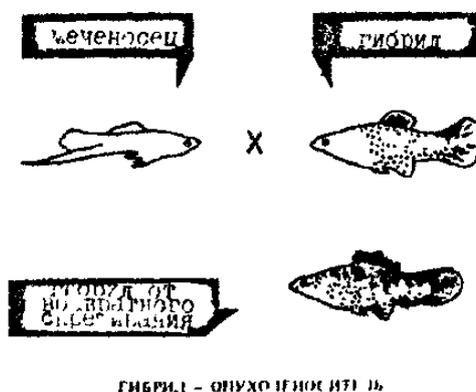


Рис. 13 Возвратное скрещивание меченосца с гибридом.

В приведенных экспериментах развивающиеся опухоли получают только за счёт генетических изменений, однако, они несут все признаки истинных злокачественных опухолей, так как трансплантируются, дают метастазы и в них наблюдается характерный для неоплазии аэробный гликолиз. Кстати, об аэробном гликолизе. Это способ дыхания злокачественных клеток, при котором глюкоза окисляется не до  $H_2O$  и  $CO_2$ , а только до молочной кислоты.

При канцерогенезе клетка как бы возвращается к примитивным формам роста, для которых характерен гликолиз, менее выгодный способ дыхания в энергетическом отношении по сравнению с полным дыханием и окислением глюкозы до углекислого газа и воды.

Тщательный генетический анализ показывает, что гибридизация в этом случае приводит к постепенному «растворению» регулирующих генов одного из родителей в нерегулирующих генах другой рыбы.

Генетический упрощенный анализ обоих партнеров, дающих гибриды — опухоленосители, показывает, что для вскрытия механизмов образования опухоли у рассматриваемых рыб можно обойтись всего тремя генами.

Первый из генов — пигментный ген (ПГ) вызывает образование меланофоров у пецилии, но он самостоятельно не может определять будут ли из меланофоров формироваться пигментные клетки или нет. Для регуляции работы пигментного гена существуют ещё два гена: репрессорный ген (РГ) и индукционный ген (ИГ). Репрессорный ген подавляет активность пигментного гена. У пецилии он не производит полного подавления, а лишь значительно ограничивает работу пигментного гена.

Следует отметить, что репрессивные гены находятся в другой хромосоме, а не в той, где присутствует пигментный ген. Индукционные гены в противоположность репрессивным способствуют развитию меланофоров и образованию в них пигмента. Основное их воздействие сводится к усилению синтеза аминокислот участвующих в синтезе меланина. Оперировав описанными генами можно создать схему генетической конституции пецилии и меченосца и их гибридов – опухоленосителей (Рис. 14).

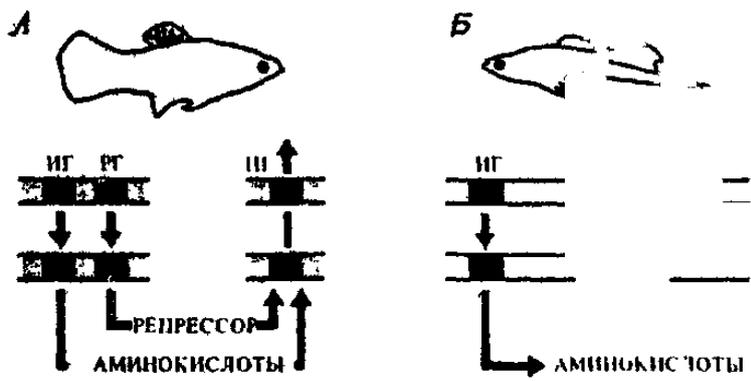


Рис. 14 Регуляция работы пигментных генов у рыб до скрещивания:

А - гены пецилии: ПГ - пигментные гены, РГ - репрессорный ген, ИГ - индуцирующий ген, Б - гены меченосца: ИГ - индуцирующий ген, ПГ и РГ - отсутствуют.

Из схемы видно как постепенно при гибридизации «растворяются» репрессорные гены (РГ), и в конце концов получается гибрид, у которого сохраняются только индукционные гены (ИГ). Гибрид, потерявший РГ, погибает от развивающейся меланомы. Следует отметить, что при нарушении регуляции генной активности при определённой гибридизации рассматриваемых рыб нарушается не только синтез меланина, но и рост и размножение самих клеток, продуцирующих меланин, то есть меланофоров.

Таким образом, нарушается регуляция клеточных делений меланофоров. По этой причине пигментные гены можно считать генами, которые выделяют определённые и-РНК, заведующие синтезом ростовых веществ, способствующих размножению и росту меланофоров.

В норме ростовые вещества выделяются в ограниченных количествах, так как

происходит аффективное подавление ростовых (ПГ) генов. Возвратное скрещивание приводит к тому, что теряются РГ и тормоз с ростовых генов снимается (Рис. 15).

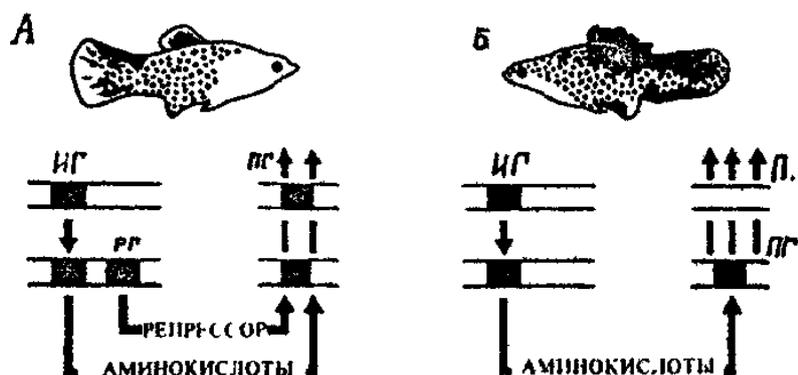


Рис. 15 Регуляция работы пигментных генов у гибридов:

А - гибрид после первого скрещивания: потеря части РГ приводит к усилению синтеза меланина. Б - гибрид после возвратного скрещивания: индуцирующие гены (ИГ) остались, репрессорные гены потеряны полностью, развиваются меланомы.

Явление возникновения опухолей у гибридов рыб не является уникальным в растительном и животном мире. Оказывается, у растений при гибридизации также могут возникать генные комбинации, ведущие за собой опухолеродные процессы. Такие случаи отмечены у гибридов капусты, дурмана, львиного зева, томатов, ячменя и других растений. Наиболее изученными являются опухоли у гибридов табака (*Nicotina glauca* x *N. longsdorffii*), когда уже в первом поколении на листьях и побегах развиваются опухоли.

У животных при скрещивании могут также получаться комбинации генов, приводящие к неоплазии. Такие гибриды могут получаться у уток, кур, мышей, серых лошадей и бабочек.

### Рекомендуемая литература по теме:

1. Жимулев И.Ф. Общая и молекулярная генетика: Учебник для вузов. - Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. -480с. Изд. 4-е, стереотип.
2. Клаг У., Каммингс М. Основы генетики: Книга для студентов и преподавателей. / Сер.: Мир биологии и медицины. -М.: Техносфера, 2009. -896с.  
Гнатик Е.Н. Генетическая инженерия человека: Вызовы, проблемы, риски. -М.: Либроком, 2009. -240с.
3. Гнатик Е.Н. Генетика человека. Былое и грядущее: Книга для студентов и преподавателей. -М.: ЛКИ, 2007. -280с.
4. Савченко А.Ю., Рождественский А.С., Литвинович Е.Ф., Захарова Н.С., Шестерикова А.А. Основы медицинской и клинической генетики: Учебное пособие для вузов. / Сер.: Медицина. -М.: Феникс, 2008. - 416с.
5. Уиллет Э. Генетика без тайн. / Сер.: Без тайн. -М.: Эксмо, 2008. -224с.
6. Айала Ф., Крайгер Дж. Современная генетика. В 3-х т. -М: Мир, 1987.
7. Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. - Л.: Наука, 1987.
8. Корогодина В. И., Корогодина В. Л. Информация как основа жизни. -Дубна: Феникс, 2000.
9. Льюин Б. Гены. -М.: Мир, 1987.
10. Симаков Ю. Г. Генетика и селекция. Учебное пособие. - М.: МГТА, 2002.

11. Сингер М., Берг П. Гены и геномы. В 2-х т. - М.: Мир, 1998.
12. Фогель Ф., Мотульски А. Генетика человека. В 3-х т. -М: Мир, 1989.

### **Вопросы для самоконтроля:**

1. *Что такое клеточная дифференцировка?*
2. *Что такое дифференциальная активность генов?*
3. *Каково действие генов в раннем развитии?*
4. *Что такое ранняя активность генов?*
5. *Как и зачем производится регуляция активности генов?*
6. *Как можно выявить наличие злокачественной опухоли на рыбах средствами генетики?*

## **ТЕМА 7: Элементы популяционной генетики**

### **Генетические методы изучения популяции**

Особи одного вида распределены в пространстве и занимают определённый ареал суши либо акватории. Тот вид, который очень широко распространён и включает несколько географических рас или подвидов называется политипическим. В противоположность им существуют эндемические (местные) виды, которые занимают очень узкий район, эти виды называются монотипическими, формированию местных популяций способствует пространственная изоляция групп особей друг от друга. В качестве эволюционирующей единицы вида в настоящее время принимается популяция.

Что же такое популяция? Популяция — это группа скрещивающихся организмов одного вида, характеризующаяся общностью места обитания и образующих относительно целостную генетическую систему, способную к поддержанию своего постоянства структуры и к дальнейшим эволюционным преобразованиям. Свободно скрещивающиеся популяции называются панмиктическими. В них наследование осуществляется и соответствует законам, открытым Менделем.

При изучении проблем генетической структуры популяция пользуются целым рядом важнейших методов: генетическим анализом, цитогенетическим, биохимическим, эколого-физиологическим и математическим.

Создание новых пород рыб и увеличение их плодовитости также происходит на основе генетико-популяционного метода. А то, что методы селекции являются контролируемыми процессами, ещё более расширяет экспериментальные возможности в генетике популяций.

У рыб показан широкий внутривидовой полиморфизм по группам крови, трансферазам, мышечным белкам и по белкам сыворотки крови. Частоты гомозигот и гетерозигот соответствуют у рыб уравнению Гарди-Вейн-берга. Для примера может быть рассмотрена генетическая структура популяции норвежской трески.

У норвежской трески генетический полиморфизм выявляется по аллельным генам, отвечающим за синтез гемоглобина — 1 и гемоглобина — 2. В Балтийском море и у побережья Норвегии численность гена, ответственного за гемоглобин — 2, снижается по

направлению с Востока на Запад. Численность гетерозигот, у которых выявляются электрофоретические обе формы гемоглобина, у норвежской трески сходится с подсчитанной частотой встречаемости гена по формуле Гарди-Вайнберга. Однако, в средней части Балтийского моря гетерозигот у трески оказывается больше расчётного.

Результаты изучения полиморфизма популяций у угрей по гемоглобинам показали, что американские популяции угрей имеют гетерозиготные организмы, в то время как европейские популяции характеризуются только одной формой гемоглобина. Эти исследования заставляют сделать вывод, что угри, мигрирующие из Саргассова моря, по двум разным направлениям — на Запад и на Восток, принадлежат к двум генеративно-изолированным подвидам.

Генетический анализ популяций рыб начинает бурно развиваться и в скором времени будет широко использоваться как в изучении природных популяций, так и популяциях, разводимых в рыбных хозяйствах. Сейчас уже практически доказана высокая внутривидовая дифференциация у рыб и показано, что виды состоят из достаточно изолированных подвидов и более мелких групп, которые генетически различаются между собой.

## **Факторы динамики генетической структуры популяций**

Формула Гарди-Вайнберга применима при исследовании закономерностей наследования в панмиктической популяции, при допущении, что генетическая структура популяции в течение какого-то времени остаётся постоянной. В этот период не учитывается действие отбора, которое заметно сдвигает генные частоты,

В природе не существует признаков, которые совершенно не сказывались бы на жизнеспособности и плодовитости особей. Вспомним плейотропное влияние генов у рыб. Гены, ответственные за расположение чешуи у карпа, влияет одновременно на их жизненную способность и на устойчивость к факторам внешней среды.

Окраска у рыб заметно отражается на жизнеспособности или плодовитости особей с одной стороны, с другой стороны она может увеличивать или уменьшать нападение врагов. Так же как и с внешними признаками, изменение биохимических признаков у рыб не проходит бесследно для их жизнедеятельности. Следовательно, по отношению к любым признакам в популяции сказывается наличие отбора, но интенсивность отбора зависит от конкретных условий и может быть различной.

Объектом отбора могут быть как отдельные особи (индивидуальный отбор), так и группы особей, целые популяции (групповой отбор). При индивидуальном отборе выигрывают наиболее приспособленные генотипы, а при групповом отборе вырываются вперед те генетические популяционные системы, в которых лучше всего налажена биологическая организация и биологическое управление на уровне кибернетики. Отбор во всех этих системах выступает в качестве решающего и направляющего фактора эволюции.

Помимо отбора на динамику генетической структуры популяции большое влияние оказывает нутационный процесс, который служит источником наследственных изменений и выступает как первичное сырьё при дальнейшей обработке его под действием отбора.

Генные частоты в популяции могут меняться не только под действием мутационного процесса и отбора. Существует ещё так называемый генетический дрейф, при котором некоторые генные частоты, которые не играли важного значения в больших популяциях, приобретают широкую амплитуду при резком сокращении численности

популяции.

При таком процессе в популяциях ограниченного размера увеличивается частота близкородственных: скрещиваний и возрастает количество гомозигот. Получается, что в результате генетического дрейфа фиксируются одни аллели и полностью утрачиваются другие.

Таким образом, только одно резкое сокращение популяции и инбридинг между оставшимися особями обеспечивает определённую дифференцировку популяции в генетическом отношении.

## **Популяционная структура вида у рыб**

У рыб долгое время популяционную структуру вида изучали при помощи количественных морфологических признаков, таких как: число позвонков, число лучей в плавниках, число жаберных тычинок и так далее. За последнее время широко применяются методы биохимической генетики, которые позволяют охватить исследованиями многие виды рыб, принадлежащие к различным систематическим группам.

Анализ генетических данных позволил Ю. П. Алтухову (1974) выдвинуть принципы иерархической подчиненности вида и показать, что локальные стада рыб образуют генетически стабильные популяционные системы. Суммарные частоты генов в таких стадах долгое время остаются почти неизменными. Однако, в каждом локальном стаде можно обнаружить субпопуляции, которые очень изменчивы по генетической структуре и отличаются по частотам аллелей. Подобная изменчивость объяснима тем, что каждая «элементарная» популяция имеет небольшую численность, и в ней действуют три основных фактора микроэволюции: случайный дрейф генов, отбор и миграции.

Процесс миграции у рыб занимает немаловажное значение наряду с отбором и дрейфом генов. Генетические особенности иммигрантов могут оказывать сильное влияние на популяцию, если внедрившиеся в неё особи при скрещивании с аборигенами дадут потомков, обладающих преимуществами в новых условиях. Если же пришельцы будут обладать низкой адаптационной ценностью, то, как обычно, они выбрасываются из популяции и не влияют на её генетическую структуру.

У рыб обнаружены различные типы внутривидовой структуры. Среди них можно отметить: тип бельдюги, тип сазана, тип анадромных лососей, тип сельди.

Для типа бельдюги характерна дробная дифференциация вида без выраженных географических барьеров, изоляция расстоянием. Изоляция приводит к тому, что возникают группы со своими частотами генов и характерными морфологическими адаптациями.

Тип сазана представлен изолированными популяциями, отличающимися по частотам аллелей некоторых генов. Разобщённость локальных популяций среди пресноводных видов этого типа не приводит к появлению больших генетических различий по белковым локусам. Это можно объяснить сходством экологических условий обитания рыб и тем, что одинаковые виды занимают близкие экологические ниши в разных водоёмах.

Генетические исследования типа анадромных лососей показывают наличие у них большой генетической дифференциации популяций. Изоляция в этом типе происходит в основном за счёт привязанности в своему нерестовому дому. Этот инстинкт обеспечивает репродуктивную изоляцию локальных группировок внутри каждого вида.

Тип сельди ещё не исследован достаточно полно, чтобы получить общие представления о внутривидовой структуре этого многочисленного вида морских рыб.

Однако можно отметить, что в этом типе имеются крупные географические и экологические группы. Внутри экологических групп можно найти субпопуляции, которые очень сильно смешаны. Изучение дифференциации популяций и выяснение роли факторов микроэволюции (мутационного процесса, дрейфе генов, миграции и отбора), может принести понимание закономерностей видообразования у рыб, что очень важно для практических задач рыборазведения.

### **Рекомендуемая литература по теме:**

1. Жимулев И.Ф. Общая и молекулярная генетика: Учебник для вузов. - Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. -480с. Изд. 4-е, стереотип.
2. Клаг У., Каммингс М. Основы генетики: Книга для студентов и преподавателей. / Сер.: Мир биологии и медицины. –М.: Техносфера, 2009. -896с.
3. Гнатик Е.Н. Генетическая инженерия человека: Вызовы, проблемы, риски. –М.: Либроком, 2009. -240с.
4. Гнатик Е.Н. Генетика человека. Былое и грядущее: Книга для студентов и преподавателей. –М.: ЛКИ, 2007. -280с.
5. Савченко А.Ю., Рождественский А.С., Литвинович Е.Ф., Захарова Н.С., Шестерикова А.А. Основы медицинской и клинической генетики: Учебное пособие для вузов. / Сер.: Медицина. –М.: Феникс, 2008. - 416с.
6. Уиллет Э. Генетика без тайн. / Сер.: Без тайн. –М.: Эксмо, 2008. -224с.
7. Айала Ф., Крайгер Дж. Современная генетика. В 3-х т. -М: Мир, 1987.
8. Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. - Л.: Наука, 1987.
9. Корогодин В. И., Корогодина В. Л. Информация как основа жизни. -Дубна: Феникс, 2000.
10. Льюин Б. Гены. -М.: Мир, 1987.
11. Симаков Ю. Г. Генетика и селекция. Учебное пособие. - М.: МГТА, 2002.
12. Сингер М., Берг П. Гены и геномы. В 2-х т. - М.: Мир, 1998.
13. Фогель Ф., Мотульски А. Генетика человека. В 3-х т. -М: Мир, 1989.

### **Вопросы для самоконтроля:**

1. *Что такое популяционная генетика?*
2. *Какие элементы популяционной генетики вы знаете?*
3. *Как можно изучить популяцию генетическими методами?*
4. *Какие факторы динамики генетической структуры популяции Вам известны?*
5. *Как формируется популяционная структура вида у рыб?*

## **ТЕМА 8: Генетика и селекция**

### ***Связь генетики и селекции***

Генетика является теоретической базой селекции. Современные методы селекции рыб основаны на достижениях количественной и популяционной генетики, а также на применении диплоидного гиногенеза, повышении мутационного процесса и отдалённой гибридизации рыб.

Методы, применяемые в селекции рыб, сходны с методами, используемыми в селекции других животных, однако биологические особенности рыб заставляют видоизменять приёмы селекции. Какие же особенности биологии рыб придают методам селекции своеобразный характер?

1. Среда обитания рыб резко отличается от среды обитания других животных культивируемых человеком и разводимых в воздушной среде. Водная среда служит некоторым препятствием для непосредственного контакта с живыми особями и в большом объёме не позволяет наблюдать визуально за распределёнными, а не особями, так как видимость в воде резко сокращена по сравнению с воздушной средой.

2. Большинство рыб обладает внешним оплодотворением, что не даёт возможности при групповом содержании определить сперматозоидами какого самца оплодотворена икра.

3. Высокая плодовитость большинства морских и пресноводных видов рыб увеличивает трудности отбора.

Постоянный сбор сведений по генетике позволяет использовать их в селекционной работе. Для примера можно привести данные как изучение плейотропного действия генов чешуи карпа позволило облегчить селекцию ропшинского карпа.

Многие разделы селекции ещё не отработаны до конца. Необходима разработка генетических основ для селекции новых пород рыб и усовершенствование методов промышленного скрещивания. Однако, основы селекции уже заложены и благодаря многочисленным исследованиям, проводимыми в нашей стране, развиваются дальше.

### ***Методы селекции***

Главными методами улучшения пород и создания новых высокопродуктивных пород являются отбор и скрещивание. Помимо этого, в настоящее время начинают использоваться специальные генетические методы с применением мутагенов. В ближайшем будущем, возможно, в арсенал селекционных методов будет принята генетическая инженерия направленный мутагенез и эмбриональное клонирование.

Начнем изучение методов селекции с наиболее применяемого в настоящее время отбора. В селекции выделяет три основных метода отбора: массовый отбор, отбор по потомству и семейный отбор.

#### ***Массовый отбор***

Массовый отбор в больших масштабах применяется в селекции. Отбор ведётся по весовым показателям. При этом основная доля изменчивости приходится на

паратипическую изменчивость или модификации, которые не передаются по наследству, а, следовательно, и не играют большой роли в создании новой породы или в улучшении генетических свойств породы.

Для определения эффективности массового отбора используется уравнение Фальконера:

$$R = SH^2,$$

где:

S — селекционный дифференциал, который показывает различие по какому-либо признаку между отобранными особями и популяции в целом до отбора;

$H^2$  — наследуемость различий.

Наследуемость — степень наследственного влияния, она выражает долю генетической изменчивости ( $\delta_g$ ) в общей фенотипической изменчивости ( $\delta$ ). Фенотипическая изменчивость складывается из генетической изменчивости и паратипической изменчивости не передающейся по наследству ( $\delta_p$ ):  $\delta = \delta_g + \delta_p$ , следовательно, наследуемость, выражаемая в процентах или долях единицы, будет равна:

$$H = \frac{\delta_g}{\delta} = \frac{\delta_g}{\delta_g + \delta_p}$$

Неселекционный дифференциал большое значение оказывает количество животных в стаде и жесткость выбраковки. Показатель строгости выбраковки выражается в процентах, его же часто называют коэффициентом напряженности отбора (V), он показывает отношение числа отобранных особей (n) к числу всех выращенных животных в стаде (N):

$$V = \frac{n \cdot 100}{N} \%$$

При тщательном отборе коэффициент напряженности отбора может достигать 1 % и даже 0,1 %, что означает, что одна особь отбирается из 1000 всех выращенных особей.

Наследуемость возрастает, когда увеличивается генетическая изменчивость, и снижается в селекционируемой группе рыб при увеличении паратипической изменчивости.

При массовом отборе возникает целый ряд трудностей, которые необходимо преодолеть селекционеру:

1. Изменчивость между особями может усиливаться из-за конкуренции в питании. Увеличение такой изменчивости идёт в основном за счёт паратипической изменчивости. Поэтому, отбираемая молодь должна быть в хороших условиях, и голодание до отбора не допускается.
2. Часто наблюдается недостаточно высокая корреляция между ростом в разные периоды жизни. Можно отобрать наиболее рослых животных на первом году жизни, а потом окажется, что на втором году темп их роста резко снижается. Бывает наоборот, молодняк усиленно начинает расти на втором году жизни. По этой причине лучше всего отбирать в том возрасте, когда их размеры соответствуют товарной продукции.
3. Очень мало ещё изучена связь между процессами роста и созреванием. В ряде случаев быстрорастущие особи, позднее созревают. Поэтому, пользуясь при отборе только одним показателем роста при интенсивном отборе можно значительно снизить плодовитость у оставленных на племя особей.

4. Генетическая изменчивость, получающаяся при комбинации генов в процессе скрещивания, также может привести к ошибке при массовом отборе. При получении гетерозиготных особей могут возрасти размеры и вес рыб. Однако, в последующих нежеланиях при расщеплении наследственного материала преимущества гетерозигот могут пропасть. Чтобы отбор по генетической изменчивости в этом случае был эффективным, необходимы новые отдалённые скрещивания.

Следует подчеркнуть, что массовый отбор в селекции, требует ещё дальнейших методов совершенствования и может успешно развиваться.

### *Отбор по потомству*

Отбор по потомству идёт медленнее, чем массовый отбор. Объясняется это тем, что для точной оценки производителей необходимо от двух до пяти лет. Правда, эффективность отбора по потомству выше, чем при массовом отборе. Помимо более продолжительного времени при отборе по потомству возникают технические трудности.

Отбор по потомству требует совместного выращивания большого числа животных в одинаковых условиях, а выращивание каждого потомства происходит в отдельных прудах, количество которых должно быть не менее 30. Поэтому для избежания ошибок необходимо предпринимать ряд требований.

1. Часто оказывается, что самцы созревают раньше самок. Для оценки самцов 8—12 особей скрещивают с двумя самками. Для оценки производителей можно применить также искусственное осеменение икры с последующим выращиванием личинок в аквариумах по 100 штук. Подросшие сеголетки из аквариумов переводятся в пруды, где проходит дальнейшее выращивание.

При оценке самцов учитывается «отцовское влияние». Оно заключается в том, что сперма крупных самцов более полноценна, а эмбрионы и личинки при оплодотворении такой спермой получают более жизнеспособными. Чтобы избежать при оценке производителей отцовского влияния отбор по потомству производят после окончания действия «отцовского влияния». Как обычно на личинках отцовское влияние исчезает рано. Например, у карпа «отцовское влияние» прекращается на личинках, которые достигли веса 200-300 мг. Поэтому, оценку производителей ведут уже по сеголеткам весом 20-50г. Выращивание потомства в течение двух вегетационных сезонов ещё лучше позволит оценить производителей.

2. Самок по потомству оценивают только в том случае, если они созревают не позже самцов. Здесь также проявляется эффект «материнского влияния», заключающийся в том, что более крупные икринки дают более жизнестойких зародышей. Следует помнить, что «материнское влияние» действует дольше отцовского и исчезает только тогда, когда мальки достигнут веса 1г и более. Однако, отбор сеголеток весом в 20-50 г, также исключает «материнское влияние» и оценка самок по потомству будет достаточно точной.

Методы оценки производителей по потомству разрабатывались рядом советских учёных: А. И. Куземой, В. С. Кирпичниковым и Д. П. Поликсеновым, и рядом зарубежных селекционеров.

### *Семейный отбор*

Семейный отбор включает оценку нескольких потомств, полученных от разных

производителей, и выбор среди них лучших. Эффективность семейного отбора зависит от сопоставления в сходных условиях достаточного числа потомств. При семейном отборе должны соблюдаться те же требования, что и при оценке производителей — лей по потомству.

Главным для семейного отбора является выращивание не менее 6 – 8 семейств либо совместно, но с применением мечения, либо отдельно в течение двух или трёх вегетационных периодов и сравнение этих семейств по производителям. Необходимо также выравнять посадочные веса рыб при совместном выращивании.

Сравнительная оценка эффективности массового и индивидуального отбора показывает, что различные показатели уравнения отличаются при том и другом отборе. Формулы массового и индивидуального отбора сходны:

$$R_m = \check{s}_m \cdot H_m^2 - \text{массовый отбор}$$

$$R_f = \check{s}_f \cdot H_f^2 - \text{индивидуальный отбор}$$

Однако, при массовом отборе можно получить более высокий селекционный дифференциал, в то же время, наследуемость при семейном отборе и испытании по потомству выше, чем при массовом отборе в 4-5 раз.

В настоящее время начинают применяться специальные генетические методы селекции. Они включают:

1. Применение диплоидного гиногенеза у низших позвоночных, при котором хромосомы сперматозоида не участвуют в реализации генетической программы, и развитие определяется диплоидным материнским набором хромосом. Гиногенез за короткий срок позволяет увеличить гомозиготность в линиях карпа и не требует длительных близкородственных скрещиваний.
2. Для повышения скорости мутационного процесса используются сильные мутагены. Начинаются работы по использованию новых мутагенов в селекции.

### **Рекомендуемая литература по теме:**

1. Клаг У., Каммингс М. Основы генетики: Книга для студентов и преподавателей. / Сер.: Мир биологии и медицины. –М.: Техносфера, 2009. -896с.
2. Гнатик Е.Н. Генетическая инженерия человека: Вызовы, проблемы, риски. –М.: Либроком, 2009. -240с.
3. Гнатик Е.Н. Генетика человека. Былое и грядущее: Книга для студентов и преподавателей. –М.: ЛКИ, 2007. -280с.
4. Савченко А.Ю., Рождественский А.С., Литвинович Е.Ф., Захарова Н.С., Шестерикова А.А. Основы медицинской и клинической генетики: Учебное пособие для вузов. / Сер.: Медицина. –М.: Феникс, 2008. - 416с.
5. Корогодина В. И., Корогодина В. Л. Информация как основа жизни. -Дубна: Феникс, 2000.
6. Льюин Б. Гены. -М.: Мир, 1987.

### **Вопросы для самоконтроля:**

1. Какова связь генетики и селекции?
2. Какие методы селекции рыб Вы знаете?
  - a. охарактеризуйте массовый отбор;
  - b. охарактеризуйте отбор по потомству;
  - c. охарактеризуйте семейный отбор.

## ТЕМА 9: Инбридинг и гетерозис

### *Теории, объясняющие гетерозис*

Близкородственные скрещивания приводят к возникновению гомозиготных особей несущих сходный генетический материал и появлению, так называемых, инбредных линий. Близкородственное скрещивание ведет к инбредной депрессии, которая значительно ухудшает физиологические и морфологические показатели особей и снижает их устойчивость к болезням и изменению физических факторов окружающей среды. Инбредные линии менее устойчивы к загрязнению окружающей среды. У карпа инбридинг и близкородственное скрещивание приводит также к ухудшению состава крови.

Уже давно было замечено, что скрещивание между отводками и их породами приводит к образованию гибридов, которые в первом поколении превосходят родительские формы по ряду признаков, и снимают признаки инбредной депрессии. Такое явление называется гетерозисом.

Оно характерно не только для рыб, но и для большинства видов растений и животных, и представляет собой общебиологическое явление. Гетерозис очень широко используется в селекции. Дальнейшее скрещивание гибридов между собой ведёт к снижению гетерозиса в последующих поколениях.

Для объяснения гетерозиса в настоящее время выдвинуто три основные гипотезы:

1. Первая гипотеза доминантности основана на том, что при гибридизации доминантные гены в гетерозиготе подавляют рецессивные гены. Доминантные гены являются благоприятными для развития организма, так как в процессе эволюции вредные доминантные гены исключаются в результате генетической смерти, в то время как рецессивные мутации накапливаются и не проявляются в гетерозиготном состоянии. При гетерозисе происходит подавление накопленных рецессивных мутантных генов доминантными генами.
2. Согласно второй гипотезе сверхдоминирования, гетерозис объясняется превосходством гетерозигот над гомозиготами. На ряде объектов было показано, что гетерозиготные организмы развиваются даже лучше гомозиготных организмов по доминантным признакам, поэтому уже сама гетерозиготность может рассматриваться как причина гетерозиса.
3. Накопление новых фактов привело к созданию третьей гипотезы, генетического баланса или гипотезы биохимического обогащения. Смысл этой гипотезы сводится к тому, что у гибридов складывается благоприятный баланс генов и генных продуктов, который ведёт к биохимическому обогащению и возникновению гетерозиса.

При дальнейшем скрещивании гибридов происходит снижение гетерозиса, что объясняется расщеплением гибридного потомства.

В развитии животных могут наблюдаться эффекты, напоминающие гетерозис, но возникающие под влиянием внешних воздействии и не связанных с гибридизацией. Это — физиологический гетерозис. Резкое изменение внешних условий может даже снять инбредную депрессию. Однако, природа физиологического гетерозиса пока полностью ещё не установлена и требует дальнейшего изучения.

Эффект гетерозиса выражается в повышении устойчивости к неблагоприятным

факторам водной среды, в усилении роста и повышении плодовитости. По этим признакам гетерозис можно делить на адаптивный, соматический и репродуктивный.

Эффект гетерозиса может быть выражен в большей или меньшей степени в зависимости от скрещиваемых пород. Но при отдалённой гибридизации комбинативная изменчивость может привести к возникновению уродств. Поэтому, необходимо проводить предварительную оценку партнёров на комбинативную способность.

### **Рекомендуемая литература по теме:**

1. Жимулев И.Ф. Общая и молекулярная генетика: Учебник для вузов. - Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. -480с. Изд. 4-е, стереотип.
2. Клаг У., Каммингс М. Основы генетики: Книга для студентов и преподавателей. / Сер.: Мир биологии и медицины. –М.: Техносфера, 2009. -896с.
3. Гнатик Е.Н. Генетическая инженерия человека: Вызовы, проблемы, риски. –М.: Либроком, 2009. -240с.
4. Гнатик Е.Н. Генетика человека. Былое и грядущее: Книга для студентов и преподавателей. –М.: ЛКИ, 2007. -280с.
5. Савченко А.Ю., Рождественский А.С., Литвинович Е.Ф., Захарова Н.С., Шестерикова А.А. Основы медицинской и клинической генетики: Учебное пособие для вузов. / Сер.: Медицина. –М.: Феникс, 2008. - 416с.
6. Корогодин В. И., Корогодина В. Л. Информация как основа жизни. -Дубна: Феникс, 2000.
7. Льюин Б. Гены. -М.: Мир, 1987.
8. Сингер М., Берг П. Гены и геномы. В 2-х т. - М.: Мир, 1998.

### **Вопросы для самоконтроля:**

1. *Что такое инбридинг?*
2. *Что такое гетерозис?*
3. *Какие Вы знаете теории, объясняющие гетерозис?*

## ТЕМА 10: Генетические маркёры

В прудовом рыбоводстве рекомендуется применять двухлинейную систему разведения для получения неродственного скрещивания. Гетерозисный эффект при двухлинейном разведении позволяет использовать полученных гибридов для промышленных целей.

В условиях промышленного хозяйства, однако, очень трудно содержать линии «в чистоте», но ничего не получится, если линии не будут нести чёткого, наследственно закреплённого признака, отличающего одну линию от другой. С целью естественного мечения линий и применяется генетические маркёры.

Одним из хорошо заметных и передающихся по наследству признаков может быть окраска рыбы, либо характерный рисунок.

В Московской области создаются генетически маркированные линии породы среднерусского карпа. В качестве генетического материала, содержащего гены маркёры используются японские декоративные карпы.

Японские декоративные карпы бывают сплошь окрашенные и мозаичные. В России завезённые цветные карпы проявили пониженную выживаемость поэтому сохранилось только их потомство. Однако, перед селекционерами стоит ещё ряд вопросов, связанных с выведением окрашенных генетических маркёров.

*Во-первых*, необходимо проанализировать наследование разных типов окраски, *во-вторых*, изучить плеiotропное действие генов окраски и, наконец надо выявить, насколько хорошо проявятся рыбоводные качества гибридных потомств.

Проведённые исследования показали, что у гибридов первого поколения окраска, свойственная карпам — хромистам, отсутствует, что говорит о рецессивности генов определяющих окраску. Однако, в первом поколении появляются светлые карпы и карпы несущие рисунок, блестящую светло-желтую полосу вдоль основания спинного плавника.

Генетический анализ показал, что как светлая окраска, так и рисунок определяются аутомсомными доминантными генами, которые не связаны между собой. При этом светлая окраска — полупегальна, а в гомозиготном состоянии ведёт к гибели молоди в первые дни после перехода на активное питание.

Потомство второго, поколения уже обнаруживало различные виды окраски, встречались карпы оранжевые, желтые, темно-серебристые, голубые и белые. Так как темно-серебристых карпов, при изучении отдельных потомств оказалось 25 %, то можно сделать вывод, что этот признак передаётся моногенным наследованием. Расщепление по остальным типам окраски носит, видимо, полигенный характер и требует специальных дальнейших исследований.

Необходимо также разобраться в вопросе влияния на выживаемость и темпа роста животных. Известно, что мутации связанные с изменением окраски, проявляют плеiotропное действие, поэтому может оказаться, что выведение генетических маркёров по окраске отразится, на рыбопродуктивности.

Изучение гибридов, несущих рисунок и без рисунка показало, что существенных отличий в темпе роста, как на первом, так и на втором году жизни у них не наблюдалось.

Светлые особи, хотя и обладали пониженной жизнеспособностью, но по размерам были крупнее темных особей примерно на 18 %.

Сравнение действия генов «светлости» и гена «рисунка» показало, что ген светлой окраски обладает большим плеiotропным действием, что менее желательно для создания маркировочных линий. Ген «рисунка» может сочетаться с генами чешуи, и при создании маркировочных линий используются карпы с разбросанной чешуёй и рисунком, а также

чешуйчатые карпы без рисунка.

Таким образом, можно создать две маркировочные генетические линии: первая линия разбросанных с рисунком, вторая линия чешуйчатые без рисунка. При скрещивании маркированных линий будут получаться промышленные помеси чешуйчатых карпов с рисунком.

Если гомозиготные особи по чешуе обозначить у разбросанных карпов через *SS*, а у чешуйчатых через *ss* особи с рисунком через *DD*, а особи без рисунка *dd*, то при скрещивании первой линии со второй получим:

<b>Первая линия</b>		<b>Вторая линия</b>		<b>Промышленные помеси</b>
<b>ssDD</b>	×	<b>SSdd</b>	=	<b>SsDd</b>
Разбросанные с рисунком		Чешуйчатые без рисунка		Чешуйчатые с рисуночком

Особенно важно исследовать при создании окрашенных генетических маркеров влияние генов окраски на рыбопродуктивность и жизнеспособность получаемых гибридов.

Применение для маркировки карпов-хромистов показало, что на стадии сеголетков гибриды обладали хорошей выживаемостью, однако, на втором и третьем году жизни у них проявляется пониженная жизнеспособность. Начиная с третьего года жизни, темп роста у гибридов оказывается более низким, чем у местных карпов.

С 1971 года ведутся работы по созданию маркировочных линий на основе селекционируемой породы среднерусского карпа. В качестве маркера используется ген «рисунка», введенный в отводку от японских карпов-хромистов. Селекция основана на применении поглотительного скрещивания, при котором намечено, как можно больше выявить признаков среднерусского карпа при сохранении «рисунка» как цветного маркера.

Таким образом, в настоящее время генетическая маркировка в линиях карпа осуществляется в основном с использованием генов, взятых от японских декоративных карпов по гену «рисунка» в сочетании с известными генами чешуи.

Для создания генетических маркеров по другим видам раскраски и другим рисункам, требуется дальнейшее изучение.

## **Мечение племенных рыб**

В ихтиологических исследованиях для изучения поведения, распространения, миграции и промыслового возраста рыб применяют специальное мечение. Не меньшее значение имеет мечение рыб в селекционно-племенной работе. При этом необходимо маркировать группы, различающиеся по происхождению, возрасту и полу.

Особенно большое значение мечение рыб приобретает при двухлинейном разведении, которое рекомендуется для промышленных рыбхозов. В некоторых случаях при изучении возрастной и сезонной динамики селекционных признаков, при оценке производителей по качеству потомства, применяется индивидуальное мечение.

Какие же способы мечения могут применяться в рыбководных хозяйствах?

1. *Наружные метки.* Наружные метки могут быть подвесные и прикреплённые. Они очень широко применяются для мечения промысловых рыб. Применять их можно для группового и индивидуального мечения. Но применять наружные метки для мечения племенных рыб не желательно. Наружные метки плохо сохраняются и вызывают травматизацию рыб. Если метка подвешивается перед спинным плавником на

капроновой нитке, то она вызывает сильное воспаление, которое может сопровождаться нагноением и кровотечением.

2. *Клеймение.* Клеймение рыб осуществляется: термальным клеймом, криоклеймом, азотнокислым серебром и другими химическими средствами. Клеймение можно применять для индивидуального и группового мечения. Выжигание меток у карпа приводит к сохранению метки в течение нескольких лет. Однако и этот процесс связан с травматизацией и приводит к воспалению. В рану, образовавшуюся после клеймения, может проникнуть сапролегния.

При мягком термальном клеймении, когда клеймо нагревается в кипящей воде, метки сохраняются в течение 10 месяцев. Этот способ может оказаться эффективным и найдёт широкое применение.

Криоклеймение для мечения рыб применяется сравнительно недавно. При этом способе клеймо охлаждается жидким азотом или сухим льдом и прижимается к коже рыбы. Метка сохраняется у лососей и у прудовых рыб более года и не вызывает повреждения кожных покровов и чешуи.

Ляписным карандашом (азотнокислое серебро) метки лучше всего наносить зеркальным карпам, у которых они сохраняются около года. У чешуйчатых карпов такая метка сохраняется только два месяца.

3. *Подрезание плавников.* У рыб для метки можно подрезать грудной, брюшной и хвостовой плавник. Плавники подрезают прямыми ножницами, на половину длины лучей в перпендикулярно к лучам. Способ можно применять для группового мечения, он безопасен для рыб. Плавники отрастают снова за первый сезон выращивания, но остающийся после подрезания равный рубец заметен в течение нескольких лет.

4. *Применение красок.* Водорастворимые краски могут использоваться также для мечения рыб. Краску рыбам можно наносить двумя способами: путем выдерживания всей рыбы в растворах красителя и путем инъекции под кожу растворов красителей.

При мечении молоди лососевых рыб на рыбозаводах применяют групповое выдерживание в растворах красителей. Такие метки сохраняются не более двух недель.

Для инъекции применяют растворы холоднорастворимых красок, которые вызывают локальное окрашивание тканей. В нашей стране применяются подкожные инъекции М-проционовых красителей. Нанесение подкожных меток красителями у форели позволяет различать метку в течение трех лет. Красители не оказывают существенного влияния на выживаемость и темп роста рыбы. Применение красителей различных цветов и определённое расположение их на брюшке рыбы позволяет производить индивидуальное мечение рыб.

Для мечения применяются 3 % свежеприготовленные водные растворы М-проционовых или активных красителей марки «Х». Растворы вводятся подкожно шприцем 1-2 мл тонкой иглой под несколько чешуй. Розовая метка должна составлять 0,02 — 0,05 мл.

В зарубежных странах для мечения рыб используются цветные латексы, которые вводятся подкожно в виде водной дисперсии мелких окрашенных частиц.

При нанесении меток должно соблюдаться общее правило: процесс нанесения меток не должен быть трудоёмким, а метки должны сохраняться долгое время и не влиять на нормальный метаболизм рыб.

### **Рекомендуемая литература по теме:**

1. Жимулев И.Ф. Общая и молекулярная генетика: Учебник для вузов. - Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2007. -480с. Изд. 4-е, стереотип.

2. Клаг У., Каммингс М. Основы генетики: Книга для студентов и преподавателей. / Сер.: Мир биологии и медицины. –М.: Техносфера, 2009. –896с.  
Гнатик Е.Н. Генетическая инженерия человека: Вызовы, проблемы, риски. –М.: Либроком, 2009. –240с.
3. Гнатик Е.Н. Генетика человека. Былое и грядущее: Книга для студентов и преподавателей. –М.: ЛКИ, 2007. –280с.
4. Савченко А.Ю., Рождественский А.С., Литвинович Е.Ф., Захарова Н.С., Шестерикова А.А. Основы медицинской и клинической генетики: Учебное пособие для вузов. / Сер.: Медицина. –М.: Феникс, 2008. - 416с.
5. Уиллет Э. Генетика без тайн. / Сер.: Без тайн. –М.: Эксмо, 2008. –224с.
6. Айала Ф., Крайгер Дж. Современная генетика. В 3-х т. -М: Мир, 1987.
7. Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. - Л.: Наука, 1987.
8. Корогодина В. И., Корогодина В. Л. Информация как основа жизни. -Дубна: Феникс, 2000.
9. Льюин Б. Гены. -М.: Мир, 1987.
10. Симаков Ю. Г. Генетика и селекция. Учебное пособие. - М.: МГТА, 2002.
11. Сингер М., Берг П. Гены и геномы. В 2-х т. - М.: Мир, 1998.
12. Фогель Ф., Мотульски А. Генетика человека. В 3-х т. -М: Мир, 1989.

### **Вопросы для самоконтроля:**

1. *Что такое генетические маркеры? Где они применяются?*
2. *Зачем производится мечение племенных рыб?*
3. *Какими способами производится мечение рыб?*

## **ЛАБОРАТОРНЫЕ (ПРАКТИЧЕСКИЕ) ЗАНЯТИЯ**

Выполняется самостоятельная теоретическая подготовка к выполнению следующих лабораторно-практических работ с преподавателем в аудиториях кафедры:

<b>п/п</b>	<b>Наименование лабораторных работ</b>
1.	Митоз. Изучение строения хромосом. Поведение хромосом. Хромосомные абберации.
2.	Мейоз. Созревание половых клеток у гибридов рыб. Гибридологический анализ при менделевском расщеплении.
3.	Построение генетических карт. Наблюдение колец Бара, гиногенез. Визуализация дифференциальной активности генов с политенными хромосомами.

Обучаемый должен знать основные понятия и определения изучаемой дисциплины.

# ТЕКУЩИЙ КОНТРОЛЬ ТЕОРЕТИЧЕСКИХ ЗНАНИЙ ПО МОДУЛЮ

Выберите в качестве ответа на поставленный вопрос один из предлагаемых вариантов.

1) Предмет генетика изучает:	
a) физиологию клетки	
b) строение тканей	
c) наследственность и изменчивость	
d) микроскопию органелл	
e) физико-химический состав организмов	
2) Что является единицей сцепления хромосом?	
a) квадрилион	
b) морганида	
c) секунда	
d) милливольтметр	
e) один герц (Гц)	
3) Как меняется ploидность при мейозе?	
a) $2n \rightarrow n$	
b) $n \rightarrow n$	
c) $3n \rightarrow 2n$	
d) $3n \rightarrow n$	
e) $n \rightarrow 2n$	
4) Что вырезается из м-РНК в процессе путем сплайсинга?	
a) гены	
b) хромосомы	
c) экзоны	
d) интроны	
e) гипероны	
5) Какое вещество мутаген?	
a) керосин	
b) сахар	
c) поваренная соль	
d) мука	
e) формалин	
6) Где изображены половые хромосомы рыб?	
a) Xv (xy)	
b) vv (yy)	
c) XX (xy)	
d) vX (yx)	
e) vvX (yux)	
7) В какой группе крови проявляется неполное доминирование генов?	
a) AO	
b) BO	
c) AA	
d) BB	

e) АВ	
8) В какой паре нерасхождение хромосом вызывает болезнь Дауна (цифры № пары хромосом)?	
a) $(20)n$	
b) $(9)n+1$	
c) $(14)n-1-1$	
d) $(16)n+1-1$	
e) $(21)n-1$	
9) В каком соотношении дано расщепление по генотипу 2-й закон Менделя?	
a) 1 : 3	
b) 1 : 2	
c) 1 : 3 : 2	
d) 1 : 2 : 1	
e) 2 : 1 : 3	
10) Какое соединение азотистых оснований в ДНК невозможно?	
a) А - Т	
b) Ц - Г	
c) Г - Ц	
d) А - Ц	
e) Т - А	
11) Какая формула указывает полигибридное скрещивание?	
a) $(5n+1)$	
b) $(3n+a)$	
c) $(c+a)^n$	
d) $(3+1)^n$	
e) $(4n+b)^2$	
12) Найдите фенотип (♂♀ – пол) (X и Y – половые хромосомы):	
a) XX♀	
b) XY♂	
c) YY♂	
d) XY♀	
e) XXX♀	
13) Какие лучи вызывают мутацию генов?	
a) красный свет	
b) яркий свет	
c) инфракрасные лучи	
d) зеленые лучи света	
e) ультрафиолетовые лучи	
14) Какой процесс относится к генной инженерии?	
a) стерилизация	
b) фрагментация	
c) клонирование ДНК	
d) рентгеноструктурный анализ ДНК	
e) гастрология	
15) Какая рыба будет стерильной (кроме серебряного карася)?	
a) XX♀	
b) $3n♂$	
c) $n+1♀$	

d) $n-1♂$	
e) $XY♀$	
16) Укажите гетерогаметный пол:	
a) XX	
b) YY	
c) WZ	
d) WW	
e) ZZ	
17) Укажите гоносомы у рыб, в потомстве которых будут одни самцы:	
a) XY	
b) XX	
c) WZ	
d) YY	
e) XXY	
18) При какой полиплоидии можно получить стерильное потомство после скрещивания?	
a) $2n$	
b) $n$	
c) $3n$	
d) $4n$	
e) $6n$	
19) Какая хромосома несет голландрические признаки у млекопитающих?	
a) X	
b) Y	
c) W	
d) Z	
e) аутосома	
20) Где находится антикодон?	
a) в белке	
b) в полисахаридах	
c) в м-РНК	
d) на одной из цепей ДНК	
e) на одном конце т-РНК	
21) Где происходит транскрипция генетической информации?	
a) в митохондриях	
b) на одной из цепей ДНК при синтезе м-РНК	
c) при подходе т-РНК к кодону м-РНК	
d) в информосомах	
e) в аппарате Гольджи	
22) Какое количество аминокислот могло бы быть закодировано триплетами?	
a) $2^2$	
b) $3^3$	
c) $4^3$	
d) $5^3$	
e) $2^3$	
23) Укажите анеуплоид – двойной трисомик:	
a) $2n+1+1$	
b) $2n-1+1$	
c) $2n-2$	

d) $2n-2+1$	
e) $2n-1-1$	
24) Найдите "исключительную" по полу особь:	
a) XX	
b) XY	
c) XY	
d) YY	
e) ZZ	
25) Какое потомство получится при скрещивании двух голых карпов?	
a) $2SSnn : 1SsWw$	
b) $3SSNN : 1ssnn$	
c) $2ss Nn : 1ssnn$	
d) $3ssNN : 2SsNn$	
e) $2SSnN : 2ssnn$	
26) Как можно получить полиплоид?	
a) нагреванием	
b) добавлением кислоты	
c) замораживанием икры	
d) гидравлический удар по оплодотворенной икре	
e) растиранием икры	
27) Чем производится введение к-ДНК в икру рыб?	
a) скальпелем	
b) генным ружьем	
c) шприцем	
d) шпателем	
e) иглой	
28) К чему может привести инбридинг?	
a) к депрессии	
b) к увеличению роста	
c) к разрастанию плавников	
d) к изменению окраски рыб	
e) выпадению глаз	
29) Где формула Фальконера?	
a) $C = \frac{MK}{RW}$	
b) $R=SH^2$	
c) $R=Q+RC$	
d) $C=Mr+Mc$	
e) $X=qS+1$	
30) Укажите формулу наследуемости:	
a) $\sigma^2 + \sigma_E = 1$	
b) $G_1 + \sigma_2 = 7$	
c) $H = \frac{c + l^2}{\sigma_o + r}$	
d) $H = C^2 + CH^3$	
e) $H^2 = \frac{\sigma_z}{\sigma_z + r_E}$	

31) Какой метод в селекции относится к современным генетическим:	
a) отбор	
b) гибридизация	
c) искусственный мутагенез	
d) массовый отбор	
e) изучение модификационных признаков	
32) У какой рыбы проявится плейотропное действие генов в процессе жизни (при наличии генов чешуи)?	
a) SSnn	
b) ssnn	
c) SsNn	
d) Ssnn	
e) ssNN	
33) Назовите формулу эффективности семейного отбора:	
a) $R=H^2S$	
b) $C=KM+R$	
c) $R=1/3 cd$	
d) $R=SK+3M$	
e) $R_f=H_f^2 \cdot S_f$	
34) Найдите формулу фенотипической изменчивости:	
a) $\sigma_{ph}^2 = \sigma_g^2 + \sigma_E^2$	
b) $\sigma_{ph} = H^2Sd$	
c) $\sigma^2 = C^2 + d^2 + 1$	
d) $\sigma_{ph}^2 = g_2^2 + g_1^2$	
e) $\sigma_{ph} = \frac{n}{N} \cdot 100$	
35) Какой генотип у голубых карпов?	
a) $b_1 b_2 b_3 b_4$	
b) $g_1 b_1 b_2$	
c) $bp_2 bd$	
d) $zg$	
e) $g_1 g_2 g_3$	
36) Чем регулируется дифференциальная активность генов:	
a) полисахаридами	
b) гормонами	
c) спиртами	
d) мутагенами	
e) канцерогенами	
37) Назовите общую формулу расщепления при полигибридном скрещивании:	
a) $(SS+10W)^2$	
b) $(27:9:1)^n$	
c) $(MK+C+1)^3$	
d) $(3+1)^n$	
e) $(3+c+d)^n$	
38) При каком сочетании половых хромосом организм человека будет нежизнеспособным?	
a) XX	
b) XY	

c) XO	
d) XXX	
e) YO	
39) У какого организма проявляется синдром "сверхженщины" при нерасхождении половых хромосом?	
a) XYY	
b) XO	
c) XXX	
d) XXY	
e) YO	
40) Набор хромосом приводящий к проявлению синдрома Шершевско-Тёрнера:	
a) XY	
b) XX	
c) XXX	
d) XO	
e) XY	
41) При каком наборе половых хромосом проявляется синдром Клайнфельтера:	
a) XX	
b) XXY	
c) XO	
d) XXY	
e) XXX	
42) В какой хромосоме находятся у рыб признаки сцепленные с полом передающие гены окраски у гуппи?	
a) Y	
b) X	
c) W	
d) Z	
e) A	
43) В какой хромосоме у млекопитающих находятся признаки сцепленные с полом?	
a) Y	
b) Z	
c) W	
d) X	
e) A	
44) Найдите набор гомозигот носительницы гемофилии (X <sup>-</sup> - хромосома с мутациями):	
a) YY	
b) X <sup>-</sup> Y	
c) XY	
d) XX <sup>-</sup>	
e) XX	
45) У какого организма проявится дальтонизм (цветная слепота) (X <sup>-</sup> - хромосома с мутацией)?	
a) XX <sup>-</sup>	
b) X <sup>-</sup> Y	
c) XX	
d) XY	
e) WZ	
46) Потомство какого организма будет только самцами?	

a) XX	
b) XY	
c) ZZ	
d) WZ	
e) WW	
47) Какими генами определяется рост организма?	
a) полигенами	
b) доминантными генами	
c) рецессивными генами	
d) летальными генами	
e) матировавшими генами	
48) Какая рыба погибает от действия летальных генов?	
a) Ssnn	
b) SSnn	
c) SsNn	
d) SsNN	
e) ssNn	
49) Какой ген проявляет плейотропное действие?	
a) S	
b) N	
c) s	
d) n	
e) A	
50) В какой группе крови отмечено кодоменирование генов?	
a) OO	
b) AA	
c) BB	
d) AB	
e) AO	
51) Какой тип РНК несут кодоны?	
a) т-РНК	
b) м-РНК	
c) р-РНК	
d) с-РНК	
e) f-РНК	
52) Найдите мнсомика двойного трисумика:	
a) n+1	
b) n+1-1	
c) n-1-1	
d) n-1+1+1	
e) n+1+1	
53) Укажите набор половых хромосом у гетерогаметной самки:	
a) WZ	
b) WW	
c) XY	
d) ZZ	
e) WZY	
54) Определите тип гибридизации для получения бестера:	

a) возвратное скрещивание	
b) синтетическая гибридизация	
c) промышленная гибридизация	
d) аналитическое скрещивание	
e) гетерозис	
55) В какой хромосоме у млекопитающих находятся гены сцепленные с полом?	
a) X	
b) Y	
c) Z	
d) A <sub>1</sub>	
e) A <sub>2</sub>	
56) Какое действие оказывает полиэтиленгликоль на геном двух организмов?	
a) Деградацию	
b) Денатурацию	
c) Стимуляцию	
d) Гибридизацию	
e) Ферментацию	
57) С помощью какого приема подсаживается к-ДНК в икру рыб?	
a) инъекции	
b) электропорации	
c) пертурбации	
d) мутагенеза	
e) рекапитуляции	
58) Из каких клеточных ядер невозможно клонировать организмы?	
a) ядра кишечного эпителия	
b) ядра плавательной перепонки	
c) ядра клеток печени	
d) ядра хрусталиков волокон	
e) ядра эмбрионов со стадии бластулы	
59) Что может осуществить с генетическим материалом полиэтиленгликоль:	
a) гибридизация генома	
b) мутации	
c) синхронизация репликации	
d) инверсия генов	
e) сплейсинг	
60) К чему приводит триклоидия у рыб, полученная искусственным путем?	
a) к манипуляциям	
b) к репликации генома	
c) к получению стерильных особей	
d) к митотической активности	
e) к фрагментации хромосом	
61) Что такое селекционный дифференциал?	
a) фактория	
b) разница среднего селекционируемого признака у отобранных особей, с тем же признаком в стаде рыб	
c) сумма составляющих средних признаков	
d) регрессия признаков	
e) параболическая селекция	

62) Укажите особь с женской гетерогаметностью:	
a) XY♂	
b) XX♀	
c) WW♀	
d) YY♂	
e) WZ♀	
63) Сколько редукционных телец выделяется после эквационного деления в мейозе?	
a) 1	
b) 4	
c) 2	
d) 3	
e) 5	
64) Какое вещество обладает мутагенными свойствами?	
a) керосин	
b) соляная кислота	
c) хлорид натрия	
d) формалин	
e) сахароза	
65) Где расположены и "бессмысленные кодоны"?	
a) в аминокислотах	
b) на концах м-РНК	
c) в т-РНК	
d) в белковых локусах	
e) в триплете	
66) Сколько витков делает ДНК на одном гистоновом октолизере в нуклеосоме?	
a) два	
b) один	
c) три	
d) 10,5 витков	
e) $\sqrt{2}$ витков	
67) В каком периоде клеточного цикла происходит репликация ДНК?	
a) M	
b) S	
c) G <sub>1</sub>	
d) G <sub>2</sub>	
e) G <sub>0</sub>	
68) Сколько нитей ДНК содержится в политенных хромосомах?	
a) одна	
b) две	
c) четыре	
d) сто	
e) 20 тысяч	
69) Укажите организм с инверсией пола:	
a) XX♀	
b) WZ♀	
c) YY♂	
d) ZZ♂	
e) XY♂	

70) В каких органеллах находится ДНК отличное от хромосомной?	
a) в половых хромосомах	
b) в митохондриях	
c) в одре клетки	
d) в нитях хромосом	
e) в центриолях	
71) Какими воздействиями передается цвет глаз?	
a) плейотропией	
b) полигинией	
c) эпистаром	
d) неполным доминированием	
e) комплементарностью	
72) При каких геномных мутациях ребенок не будет жить?	
a) XO	
b) XXX	
c) XXУ	
d) YO	
e) XYУ	

*Симаков Ю.Г.*  
***Генетика***  
Учебно-практическое пособие  
***Модуль 1***

Подписано к печати:  
Тираж:  
Заказ №:

**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**  
**МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**  
**ТЕХНОЛОГИЙ И УПРАВЛЕНИЯ**  
(образован в 1953г)

---

**Кафедра биоэкологии и ихтиологии**

Ихтиол.-52.11.3117.зчн.плн.  
Ихтиол.-52.11.3117.очн.плн.  
Ихтиол.-52.11.3117.зчн.скр.  
Ихтиол.-52.11.3117.вчр.плн.

**Симаков Ю.Г.**

**ГЕНЕТИКА**

*Лабораторный практикум  
для студентов всех форм и видов обучения, по  
специальности 311700 - Водные биоресурсы и  
аквакультура*



[www.msta.ru](http://www.msta.ru)

**Москва, 2006**

УДК 639.3

© Симаков Ю.Г. Генетика. Лабораторный практикум. –М.: МГУТУ, 2006.

Обработка материала, компьютерная графика и верстка: Горбунов А.В.

Рассмотрено на заседании кафедры «Биоэкологии и ихтиологии» МГУТУ протокол №1 от 12.01.2005г и рекомендовано в качестве лабораторного практикума.

Лабораторный практикум для студентов всех форм и видов обучения, по специальности 311700 - Водные биоресурсы и аквакультура

Автор: д.б.н., проф., Симаков Ю.Г.

Рецензенты:

д.б.н., проф. Амбросимова Н.А. (АзНИИРХ)

д.б.н., зав. сектором Микодина Е.В. (ВНИРО)

Редактор: Коновалова Л.Ф.

© Московский государственный университет технологий и управления, 2006.

109004, Москва, Земляной вал, 73.

кафедра "Биоэкологии и Ихтиологии", 2006.

117149, Москва, ул. Болотниковская, 15. тел: (095) 317-2936, 317-2927

## ***СОДЕРЖАНИЕ***

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 1. МИТОЗ И СТРОЕНИЕ ХРОМОСОМ.....	4
ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА №2. ХРОМОСОМНЫЕ МУТАЦИИ.....	11
ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 3. МЕЙОЗ, СОЗРЕВАНИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК.....	15
ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 4. ГИБРИДОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ (ТРАНСМИССИОННАЯ ГЕНЕТИКА). .....	23
ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА №5. ГЕНЕТИКА ПОЛА.....	33
ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА №6. НАБЛЮДЕНИЕ ТЕЛЕЦ БАРА. ГИНОГЕНЕЗ.....	37
ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА №7. ПОЛИТЕННЫЕ ХРОМОСОМЫ И ВИЗУАЛИЗАЦИЯ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ ГЕНОВ .....	45
<b>РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА.....</b>	<b>50</b>

## **Лабораторная работа № 1. Митоз и строение хромосом**

**Цель:** ознакомить студентов с фазами митоза и поведением хромосом на каждой фазе митоза.

**Материал и оборудование:** готовые микропрепараты эпителия хрусталика, корешка лука, дробящиеся яйцеклетки лошадиных аскарид, схемы митоза и схемы строения хромосом, Микроскоп МБИ-1.

Митозом называется процесс деления ядра клетки, в результате которого из одной клетки образуются две дочерних, причем число хромосом в каждой из них совпадает с числом хромосом в родительской клетке. Хромосомы удваиваются в течение особого периода клеточного цикла, предшествующего митозу. Этот период называется S, по первой букве слова "synthesis", поскольку в течение этого периода происходит синтез ДНК хромосом. S-периоду предшествует период G<sub>1</sub> (от слова "gap"-перерыв), а за ним следует период Од. В течение периодов G<sub>1</sub> и Од рост клеток и метаболизм продолжают, однако репликации хромосом не происходит. Если мы обозначим митоз буквой М, то последовательность событий на протяжении *клеточного цикла* может быть представлена в виде G<sub>1</sub>>S>G<sub>2</sub>>М (рис. 1.9). Затем цикл повторяется снова и снова, пока продолжается процесс деления клеток (пролиферация).

Хромосомы представляют собой длинные нитевидные образования, которые во время деления клетки сжимаются, становясь короче и плотнее, так что в каждой можно различить *центромеру* и одно или два *плеча хромосомы*. В зависимости от расположения центромеры выделяются три типа хромосом (см. рис. 1.8);

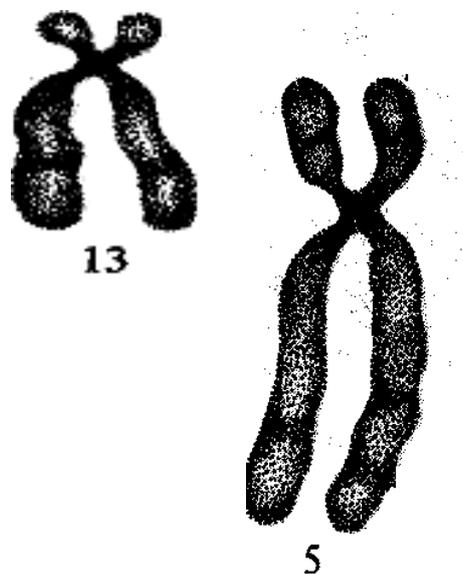
1. *Метацентрические*, у которых плечи имеют примерно одинаковую длину (т.е. центромера расположена посреди хромосомы).

2. *Акроцентрические*, у которых длины плеч сильно различаются (т. е. центромера сдвинута к одному из концов хромосомы).

3. *Телоцентрические*, у которых хорошо заметно лишь одно плечо (т.е. центромера находится на самом конце хромосомы или очень близко от него).

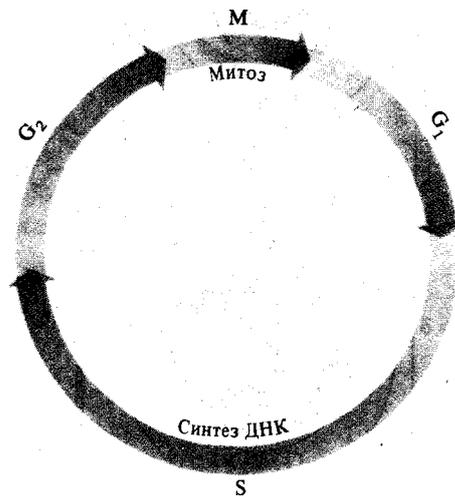
Негомологичные хромосомы можно отличить друг от друга по размеру и положению центромеры. Некоторые участки хромосом называются *гетерохроматиновыми* («окрашенными по-другому»), поскольку они сохраняют плотную компактную структуру в интерфазе и на ранних стадиях профазы клеточного деления. Другие участки хромосом или целые хромосомы называются *эухроматиновыми* («нормально окрашенными»). Расположение гетерохроматиновых участков учитывают при идентификации хромосом.

**Задание 1.** На Рис. 1 поставьте подписи, где находится у хромосомы: короткое плечо, центромера, длинное плечо, обведите красным цветом сестринскую хроматиду.



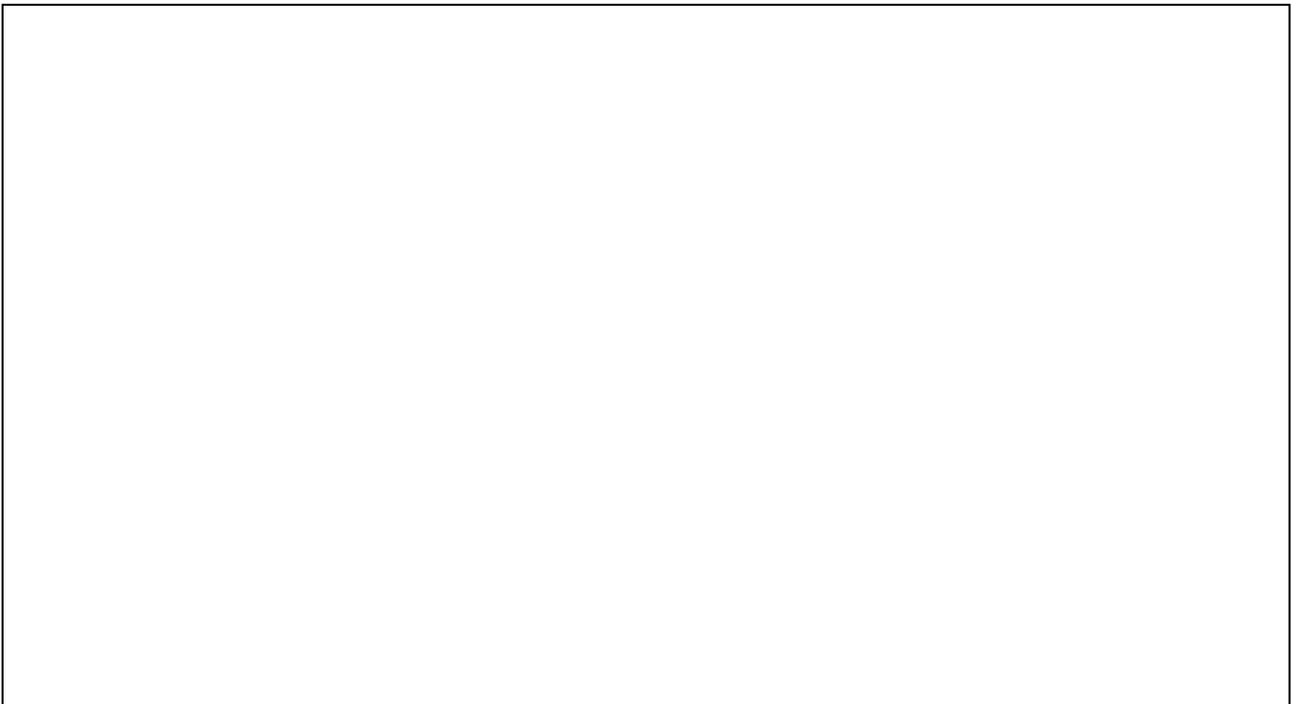
**Рис. 1.** Пятая и тринадцатая хромосомы человека представляют на этом рисунке соответственно submetacentric и metacentric типы хромосом.

Хотя митоз — это процесс, происходящий без резких переключений, однако определенные ключевые события позволяют выделить четыре стадии митоза: *профазу*, *метафазу*, *анафазу* и *телофазу* (Рис. 2).



**Рис. 2. Клеточный цикл. Период синтеза ДНК (S) отделен от предшествовавшего и последующего митозов (M) двумя «перерывами», G<sub>1</sub>- и G<sub>2</sub>-периодами соответственно. Относительная продолжительность S-, M- и G-периодов у различных организмов различна.**

**Задание 2.** Нарисуйте схему репликации ДНК в периоде S (Рис. 3).

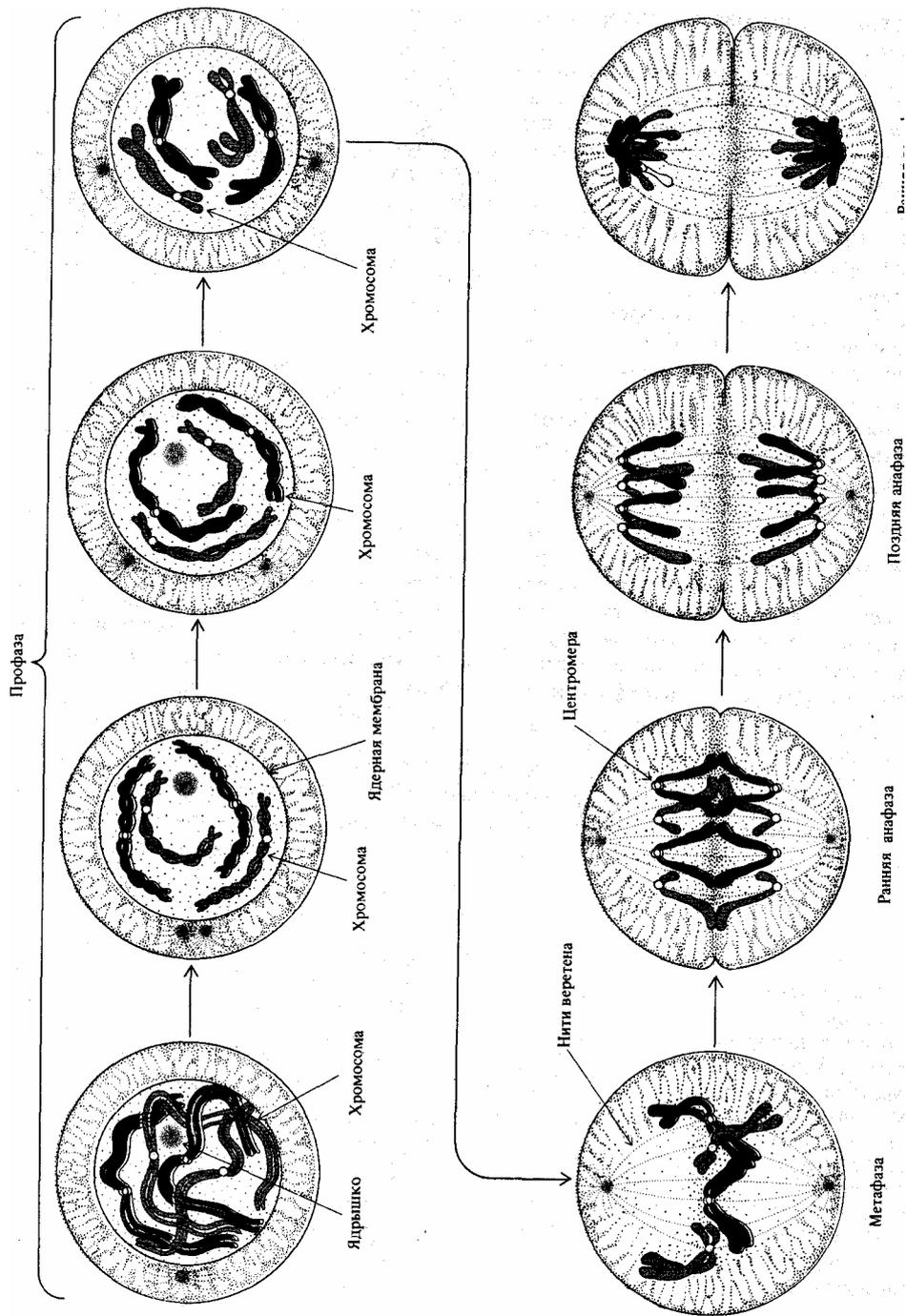


**Рис. 3. Схема репликации ДНК в периоде S**

### Задание 3.

Напишите обобщенную формулу ДНК	Изобразите схему нуклеосомы
---------------------------------	-----------------------------

Ознакомьтесь со схемой митоза (Рис. 4) перед началом работы с цитогенетическими препаратами.



**Рис. 4. Фазы митоза**

Для примера изучите, как выглядит на препарате деление клетки у пиона (Рис. 5).

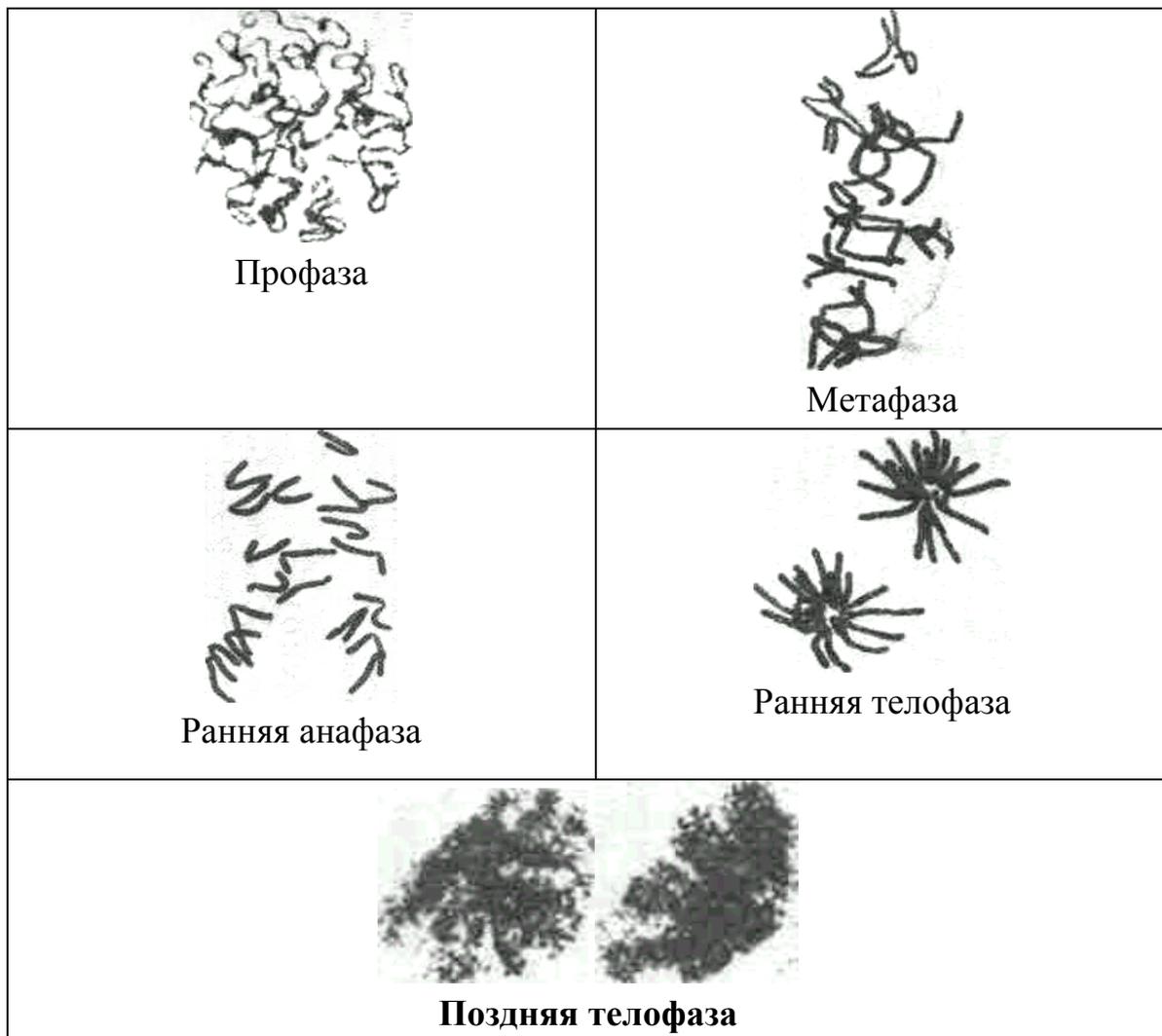


Рис. 5. Митоз у пиона, *Paeonia californica*,  $2N = 10$  (x 850).

**Задание 3.** Нарисуйте с препаратов митозы у следующих объектов:

**Таблица 1. Митозы у различных организмов.**

Организм	Профаза	Метафаза	Анафаза	Телофаза
Корешок лука				
Дробление оплодотворенной яйцеклетки лошадиной аскариды				
Эпителий хрусталика радужной форели				

**Выводы работы:**

## **Лабораторная работа №2. Хромосомные мутации**

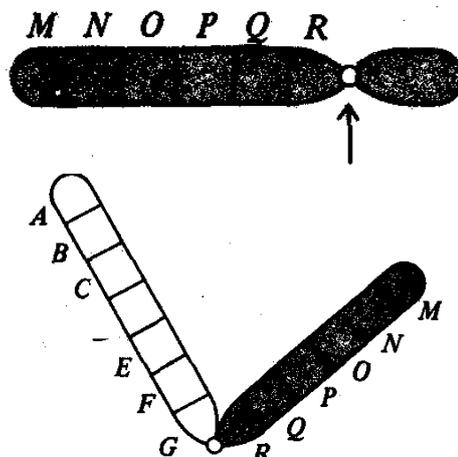
**Цель:** научиться распознавать хромосомные абберации на постоянных цитогенетических препаратах.

**Материал и оборудование:** цитогенетические препараты эпителия хрусталика рыб, микроскоп МБИ-1, осветители ОИ-19.

Различные клетки одного организма и различные особи одного, вида обладают, как правило, одинаковым числом хромосом, за исключением гамет, в которых вдвое меньше хромосом, нежели в соматических клетках. Кроме того, число гомологичных хромосом и порядок генов в них также, как правило, совпадают в различных клетках и у разных представителей одного вида. Однако число хромосом, их размер и организация у разных видов сильно варьируют. Гаплоидный геном большинства животных содержит около  $2 \cdot 10^9$  п.н. (пар нуклеотидов); у некоторых насекомых и примитивных хордовых это число составляет лишь около  $10^8$ , тогда как у некоторых амфибий, напротив, достигает  $10^{11}$  п.н. на одно ядро. Количество ДНК в клетках растений колеблется в еще более широких пределах. ДНК входит в состав хромосом, число которых может сильно варьировать: в клетках нематоды *Parascaris univalens* содержится лишь по одной паре хромосом, тогда как у бабочки *Lysandra atlantica* число хромосом составляет примерно 220, а у папоротника *Ophioglossum reticulatum* превышает 600. Так, число хромосом у различных видов млекопитающих может варьировать весьма значительно: у опоссума их 11, а у собак-39.

В процессе эволюции организма изменяться может не только число и величина хромосом, но и их организация: отдельные участки хромосом могут менять свое расположение внутри хромосомы и даже переходить от одних хромосом к другим. Изменения в числе, размере и организации хромосом

называют *хромосомными мутациями, перестройками* или *абберациями*.



**Рис. 6. Центрическое слияние происходит при соединении центромер двух негомологичных хромосом с образованием одной метацентрической хромосомы. Центрическое разделение-перестройка, обратная слиянию: одна метацентрическая хромосома расщепляется на две телоцентрические.**

### *Изменения в структуре одной хромосомы*

1. *Делеция.* Потеря участка хромосом с рядом генов.
2. *Дупликация.* Присоединение части хромосомы с генами к целой хромосоме, где уже имеются подобные гены.

3. *Инверсия.* В одном из участков хромосомы гены расположены в последовательности, обратной по сравнению с нормальной. Инвертированный участок хромосомы может включать или не включать центромеру; в первом случае инверсия называется *перичентрической* (т.е. охватывающей центромеру), а во втором – *парацентрической* (т. е. «околоцентромерной»).

4. *Транслокация.* Изменено положение какого-либо участка хромосомы в хромосомном наборе. К наиболее распространенному типу транслокаций относятся *реципрокные*, при которых происходит обмен участками между двумя негомологичными хромосомами. Участок хромосомы может также изменять свое положение и без реципрокного обмена, оставаясь в той же

хромосоме или включаясь в какую-то другую. Транслокации такого типа иногда называют *транспозициями*.

### *Изменения в числе хромосом.*

При изменениях такого рода в одних случаях общее количество наследственного материала остается неизменным, а в других (анеуплоидия, моноплоидия и полиплоидия) – изменяется.

1. *Центрическое слияние*. Две негомолгичные хромосомы сливаются в одну.

2. *Центрическое разделение*. Одна хромосома делится на две, при этом должна образоваться новая центромера, в противном случае хромосома без центромеры утрачивается при клеточном делении.

3. *Анеуплоидия*. В нормальном хромосомном наборе либо отсутствует одна или более хромосом, либо присутствует одна или более добавочных хромосом. Термины «нуллисомик» и «моносомик» относятся к организмам, содержащим соответственно на одну пару хромосом и на одну хромосому меньше нормы. Термины *трисомик*, *тетрасомик* и т. д. означают, что в хромосомном наборе присутствуют соответственно одна, две и т.д. лишние хромосомы.

4. *Моноплоидия и полиплоидия*. Число наборов негомолгичных хромосом отличается от двух. Большинство эукариотических организмов *диплоидны*, т.е. несут по два набора негомолгичных хромосом в каждой соматической клетке и по одному набору в гаметях. Наряду с этим есть организмы, которые в норме *моноплоидны*, т. е. содержат по одному набору хромосом. У некоторых общественных насекомых существуют как моноплоидные, так и диплоидные особи. Например, у пчел самцы моноплоидны и развиваются из неоплодотворенных яиц, а самки

**Задание**

Найдите на препарате эпителия хрусталика форели и нарисуйте следующие хромосомные aberrации (Таблица 2):

**Таблица 2. Хромосомные aberrации на препарате эпителия хрусталика**

Фрагментация хромосом	Отставание хромосом	Одинарный мост	Двойной мост

**Выводы работы:**

## **Лабораторная работа № 3. Мейоз, созревание половых клеток.**

**Цель:** изучить процесс созревания половых клеток и подробно рассмотреть деления созревания (редукционное и эквационное).

**Материал и оборудование:** цитогенетические препараты яичника и семенника рыб и млекопитающих препараты яичника аскариды, развивающиеся яйцеклетки аскариды, микроскоп МБИ-1, схемы гистологического строения семенника и яичника рыб и млекопитающих.

### *Мейоз при сперматогенезе и оогенезе у животных*

**Задание 1.** Ознакомьтесь со схемами прохождения сперматогенеза и оогенеза (Рис. 8). Выделите красным цветом фазы созревания половых клеток, на которых происходит процесс мейоза.

**Задание 2.** Схематически на двух хромосомах нарисуйте схему редукционного (первого деления созревания) и эквационного (второе деление созревания) деления (**Ошибка! Источник ссылки не найден.**). Схематически разделите черную и белую гомологичные хромосомы при мейозе. Отметить, что делится при редукционном делении, и что делится при эквационном делении.

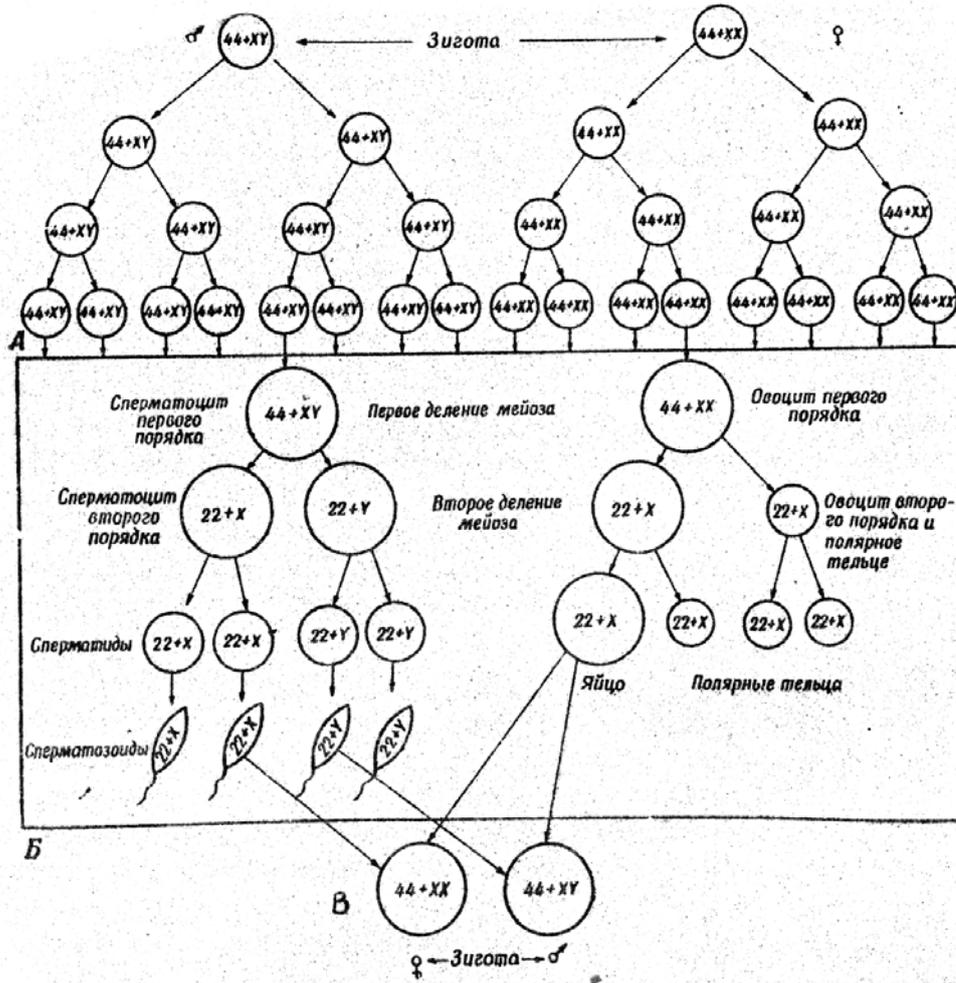


Рис. 7. Схема оогенеза и сперматогенеза

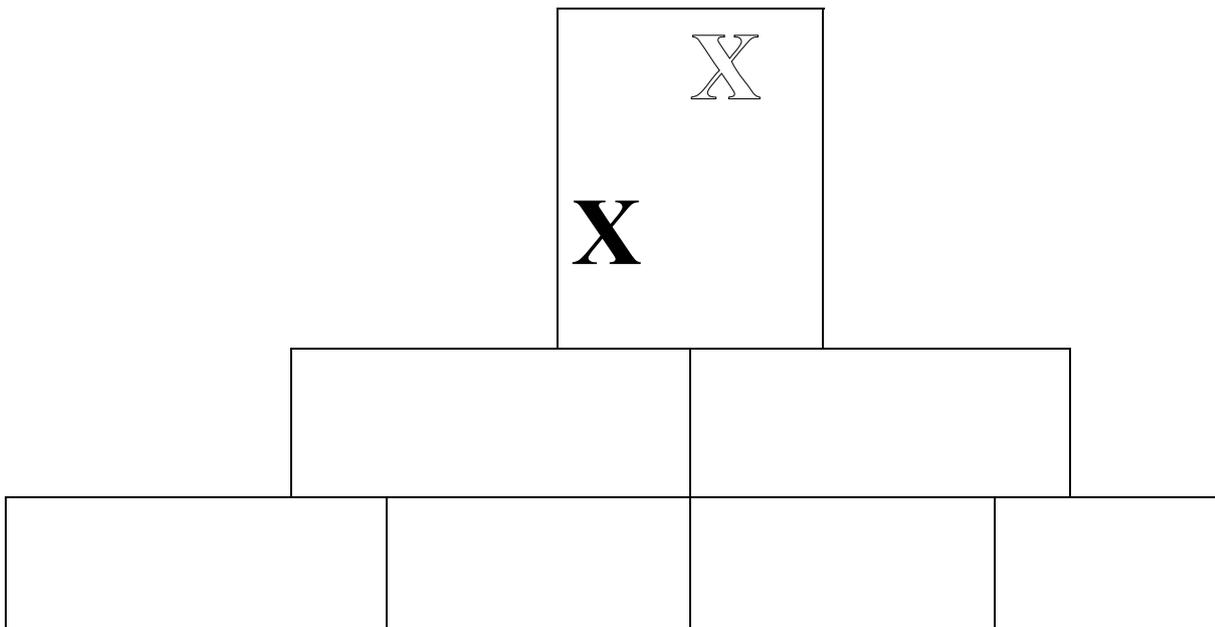


Рис. 8. Схема эквационного и редукционного деления.

Ознакомьтесь с процессом сперматогенеза (Рис. 9).

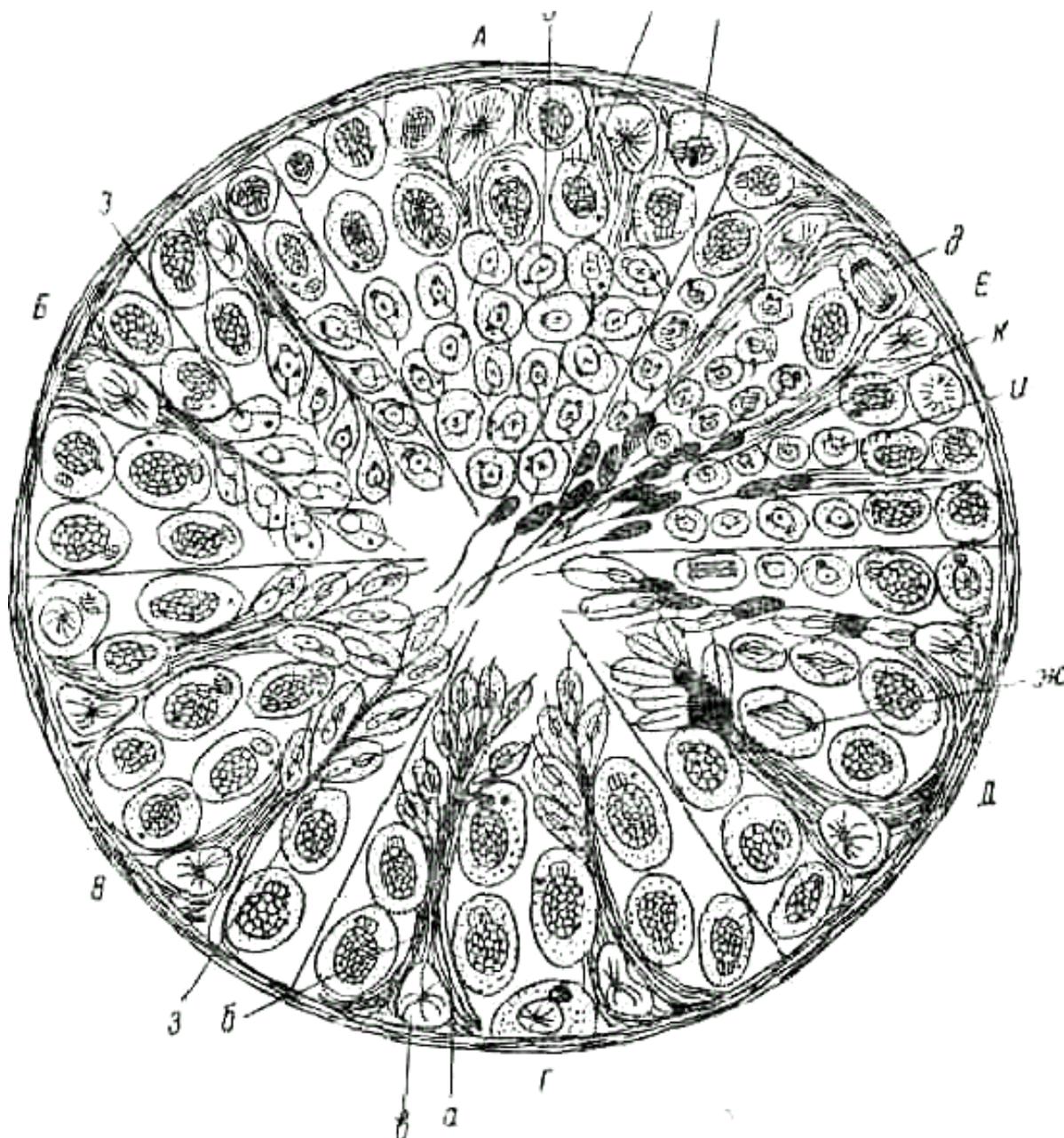
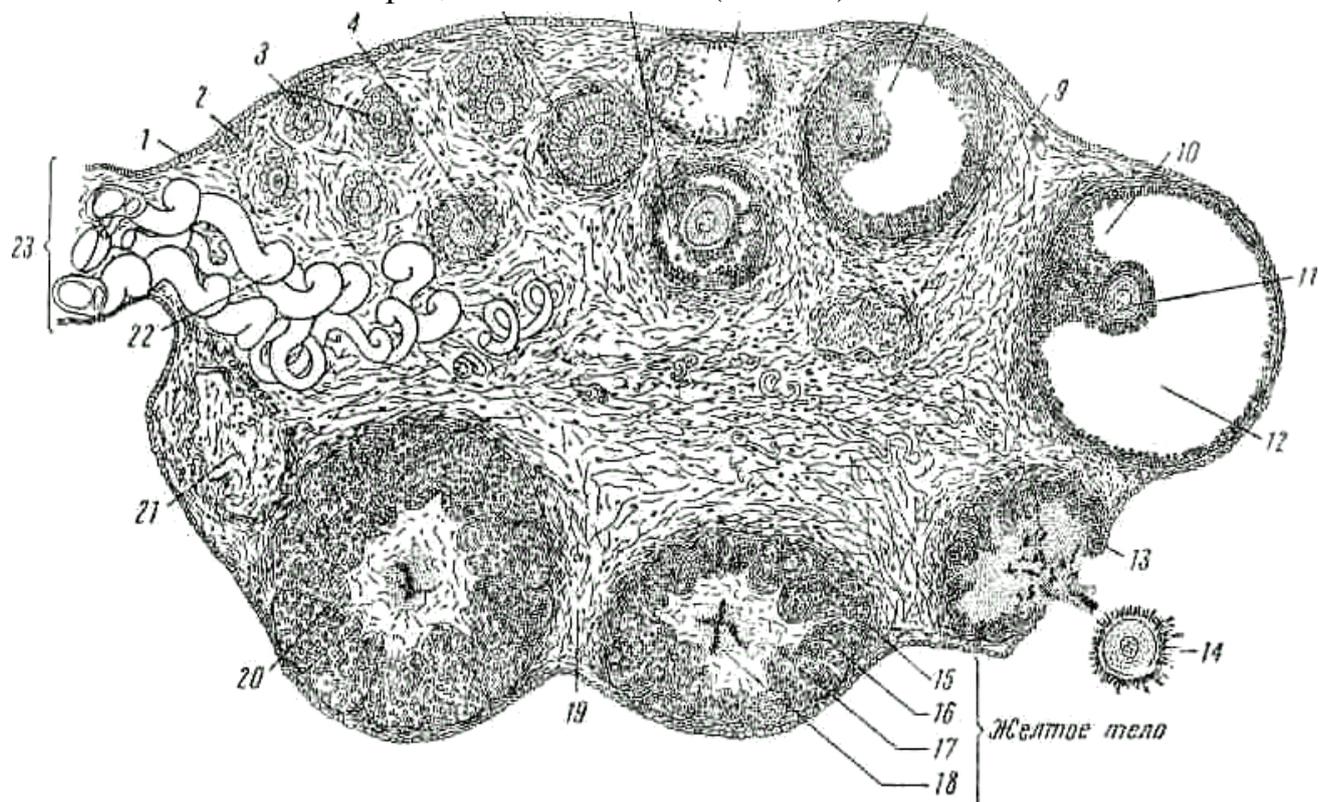


Рис. 9. Схема сперматогенеза:

*А — Е* — различные стадии сперматогенеза; *а* — фолликулярные клетки; *б* — выступы их цитоплазмы; *в* — их ядра; *г* — сперматогонии; *д* — их митозы; *е* — сперматоциты I порядка; *ж* — сперматоциты II порядка; *з* — сперматиды; *и* — сперматиды нового цикла сперматогенеза; *к* — сперматозоиды.

Ознакомьтесь с процессом овогенеза (Рис. 10).



**Рис. 10. Схематическое изображение яичника, показывающее по ходу часовой стрелки, начиная от мезовария, порядок различных этапов образования, роста и прорыва яичниковых (граафовых) фолликулов, а также формирование и регрессию желтого тела:**

**1** — зачатковый эпителий; **2** — яичниковые тяжи; **3** — яйценосные шары; **4** — первичный фолликул; **5** — двуслойный фолликул; **6** — начало образования antrum; **7** — атретический фолликул; **8** — почти полностью созревший фолликул; **9** — атретический фолликул; **10** — созревший фолликул; **11** — яйцеклетка; **12** — antrum, наполненный фолликулярной жидкостью; **13** — прорвавшийся фолликул; **14** — выделившаяся яйцеклетка; **15** — соединительная ткань; **16** — лютеиновые клетки; **17** — фибрин сгустка; **18** — свернувшаяся кровь; **19** — соединительная ткань яичника; **20** — полностью сформировавшееся желтое тело; **21** — corpus albicans; **22** — кровеносные сосуды.

### Задание 3.

Нарисуйте со срезов семенника рыбы и млекопитающего сперматогенез (Таблица 3). Выделите клетки, в которых происходит мейоз.

**Таблица 3. Срезы семенника бестера и крысы.**

Семенник бестера	Семенник крысы

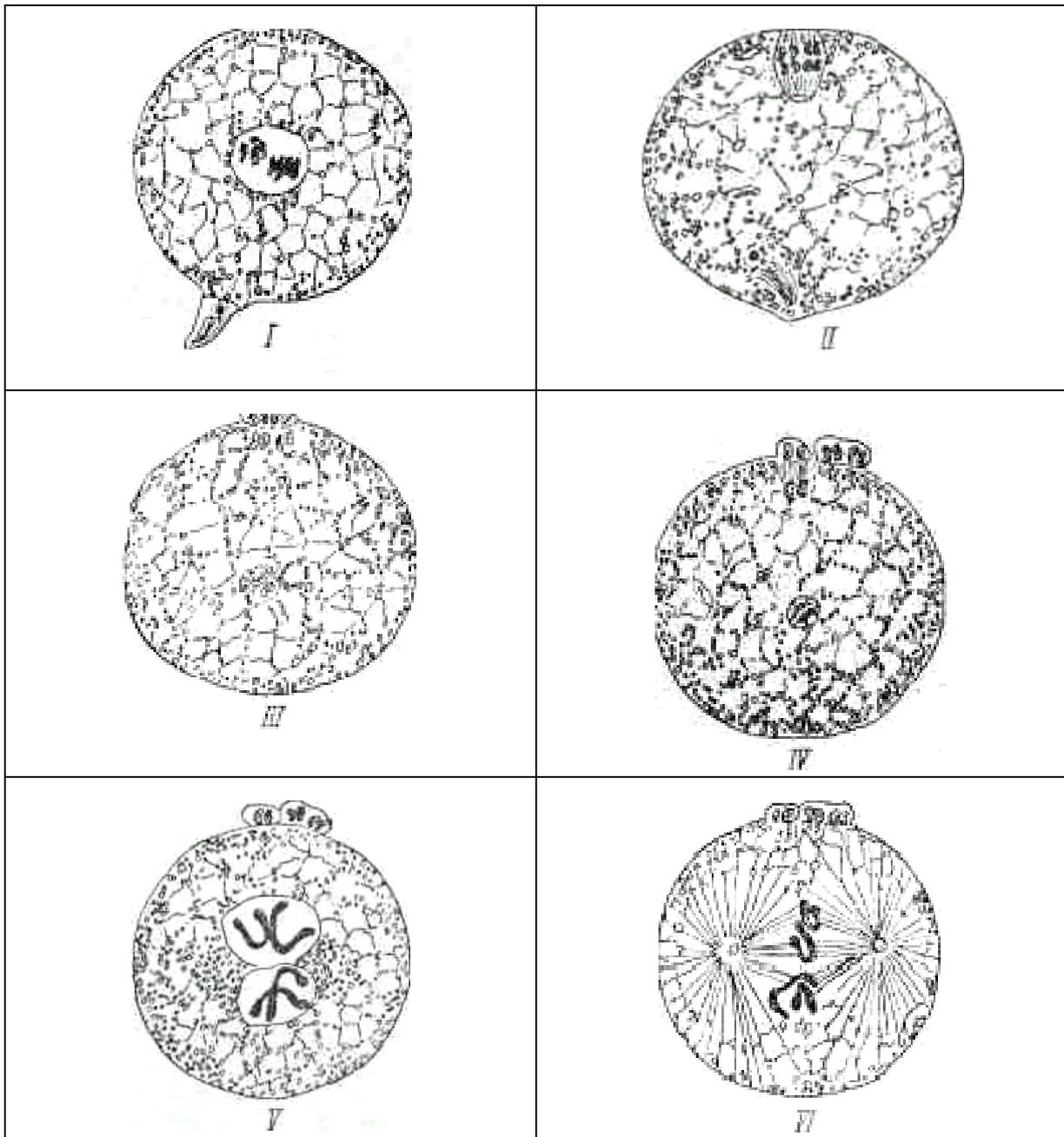
**Задание 4.**

Нарисуйте с препаратов яичника рыбы и млекопитающего процесс оогенеза (до зрелого ооцита 1го порядка).

**Таблица 4. Срезы яичников бестера и кошки**

Срез яичника бестера	Срез яичника кошки

Ознакомьтесь с оплодотворением и созреванием яйца лошадиной аскариды (Рис. 11).



**Рис. 11. Оплодотворение и созревание яйца аскариды:**

*I* — видно ядро ооцита первого порядка с дишюидным набором хромосом, расположенных двумя тетрадами, внизу виден внедряющийся спермий; *II* — начало первого деления созревания, дальнейшее продвижение спермия; *III* — ооцит II порядка и полярное тельце, формирование мужского пронуклеуса; *IV* — зрелая яйцеклетка с двумя полярными тельцами; *V* — сближение мужского и женского пронуклеусов; *VI* — первое дробление зиготы.

### **Задание 5.**

Изобразите процесс выделения редукционных телец (Таблица 5) из созревающего яйца лошадиной аскариды (процесс мейоза)

**Таблица 5. Выделение редукционных телец из созревающего яйца лошадиной аскариды.**

Выделение первого редукционного тельца	Выделение второго редукционного тельца

### **Выводы работы:**

## **Лабораторная работа № 4. Гибридологический анализ (Трансмиссионная генетика).**

**Цель:** научиться выделять генотипические и фенотипические признаки у организмов, научиться использовать три закона Менделя и расщепление признаков при моногибридном и полигибридном скрещивании.

**Материал и оборудование:** схемы расщепления признаков при гибридизации согласно трем законам Менделя.

### **Фенотип и генотип**

Реализовавшиеся во время развития признаки представляют собой фенотип организма. В отличие от этого все признаки заключенные в генах составляют генотип. По последним данным фенотип содержит значительно больше информации, чем генотип. Количество информации в фенотипе составляет примерно  $10^{25}$  бит, в то время как в генотипе содержится всего  $10^9$  бит. Однако и из этой информации для образования фенотипа используется только часть генов. В аллелях (гены в гомологичных хромосомах, полученные от родителей) может встретиться доминантный и рецессивный признак. В реализации фенотипа в этом случае будут работать доминантные гены, а рецессивные, хотя и входят в генотип, не проявят своей активности. Поэтому реализованная информация из генотипа в фенотипе будет использована только частично.

Следует подчеркнуть, что фенотип может быть изменен, но генотип при этом останется прежним. По наследству такие изменения фенотипа не передаются. Примером изменения фенотипа могут быть манипуляции с женщинами у некоторых племен, как они считают ради красоты и привлекательности, хотя для нас с вами это может вызывать даже отвращение.

Культурно-специфические манипуляции с телом, считающиеся красивыми только у представителей своего племени, чрезвычайно распространены и по миру и, возможно, также связаны с «защитой своих женщин» от притязаний мужчин соседей. Вот как описывает свои впечатления Д. Ливингстон, побывавший во время своих странствий в районе о. Ньяса в Африке. «Жителей озера никак нельзя назвать красивыми: женщины, выражаясь мягко, как подобает, когда речь идет о прекрасном поле, очень некрасивы. Те меры, которые они применяют для того, чтобы стать красивыми и привлекательными, делают их просто отвратительными. Пелеле, или украшение верхней губы, обычно носят все дамы. Наиболее ценные пелеле делаются из чистого олова, которому придается форма маленького блюдца. Некоторые женщины, не довольствуясь верхними пелеле, доходят до крайности и продевают еще одно пелеле в нижнюю губу через отверстие, находящееся почти против нижних десен. Некоторые пелеле делаются из глины кроваво-красного цвета. Эти губные кольца очень модны, но они так противны, что ни время, ни привычка не могли заставить нас смотреть на них без отвращения» " (Д. и Ч. Ливингстон, 1956).

Процедура, посредством которой женщины одевают пелеле, требует значительных усилий и упорства. Вот как описывает тот же исследователь данный процесс: «Еще у девочек протыкают верхнюю губу около носовой перегородки и вставляют небольшую булавку, чтобы прокол не зарос. Когда ранка заживет, булавку вынимают и заменяют ее другой — большего размера. Это повторяется из недели в неделю, из месяца в месяц, из года в год. Процесс увеличения отверстия на губе продолжается до тех пор, пока в него можно будет легко ввести бамбуковое кольцо диаметром в два дюйма. Все женщины горных районов носят пелеле; оно является обычным украшением также в районе верхней и нижней Шире... Верхняя губа, выступающая на два дюйма вперед по отношению к кончику носа, — ужасно безобразное зрелище. Когда женщина, долго носящая полое бамбуковое кольцо, улыбается, действием скуловых мускулов кольцо и верхняя губа подбрасываются вверх выше бровей.

Нос тогда виден в середине кольца, зубы обнажены; видишь, что они старательно обточены, чтобы иметь форму кошачьих или крокодилийх. Пелеле одной старой дамы, Чи-канда Кадзе, женщины-вождя, примерно в 20 милях от Мо-румбалы, висело ниже подбородка, окаймленное частью верхней губы... Как появилась эта ужасная мода — загадка... Почему носят женщины эти штуки? — спросили мы старого вождя Чинсунсе. Видимо удивленный таким глупым вопросом, он отвечал: Для красоты, конечно! У мужчин есть борода и усы, а у женщин нет. На что же была бы похожа женщина без усов и без пелеле? У нее был бы рот, как у мужчины, но без бороды. Вот смех!».

Обычай носить пелеле в верхней или нижней губе продолжает сохраняться в наши дни в некоторых районах Африки. Деревянные или костяные диски диаметром до 5 см в верхней губе маконде, обитающие на границе Мозамбика и Танзании, носили еще в 70-е годы 20 века (Рис. 12).



**Рис. 12. Женщина с пелеле из глины кроваво красного цвета (красота). При улыбке пелеле поднимается и обнажает зубы.**

Носят пелеле только замужние женщины. Однако, по воспоминаниям стариков, раньше такие диски в верхней губе носили и мужчины. Пелеле — своеобразный знак принадлежности к конкретному племени, позволяющий

отличать своих от чужих. В соседних районах пелеле могут делать другим способом. Когда девушка достигает 15-16 летнего возраста, мать или другая женщина деревни делает разрез в нижней губе. В отверстие вставляется небольшая деревянная затычка, когда ранка заживает, девушка меняет затычку на большую по размеру. В течение нескольких месяцев деревянные вставки увеличиваются в размере до тех пор, пока хозяйка не сочтет достигнутый диаметр пелеле достаточным.

Еще один пример своеобразных вкусов на женскую красоту можно встретить в приграничных районах между Таиландом и Бирмой у племени каренов-падонгов, или «длинношеих». Девочкам этого племени с раннего детства ежегодно надевают по одному латунному или бронзовому кольцу (Рис. 13). В результате к моменту достижения брачного возраста шеи у красавиц вытягиваются на полметра. Общий вес шейных колец может достигать 5 кг.



**Рис. 13. У девушек падонгов шею удлиняют с помощью колец. Каждый год им надевают по новому кольцу.**

В литературе широко распространен миф, что такие кольца делают хозяйку послушной в руках мужа. Якобы, в наказание за неповиновение и другие проступки, мужья снимают кольца с шеи супруги, при этом шея

ломается, и та умирает в мучениях. В реальной жизни лебединые шеи женщин не ломаются, когда с них снимают украшения. Откуда же берет начало столь странный обычай? Ведь ничего похожего не зафиксировано ни у соседних народов, ни где-либо в другой части света? По мнению некоторых антропологов, у данного обычая также имелась вполне практическая подоплека. В регионе обитания каренов-падонгов постоянно вспыхивали войны, а женщины считались одним из самых желанных военных-трофеев. Неправдоподобно длинные шеи делали женщин падонгов малопривлекательными для захватчиков. Как и мужчины с других континентов, мужчины падонги, видимо, обезопасили себя от потерь женской половины хитрым способом: ввели локальную моду на длинную женскую шею.



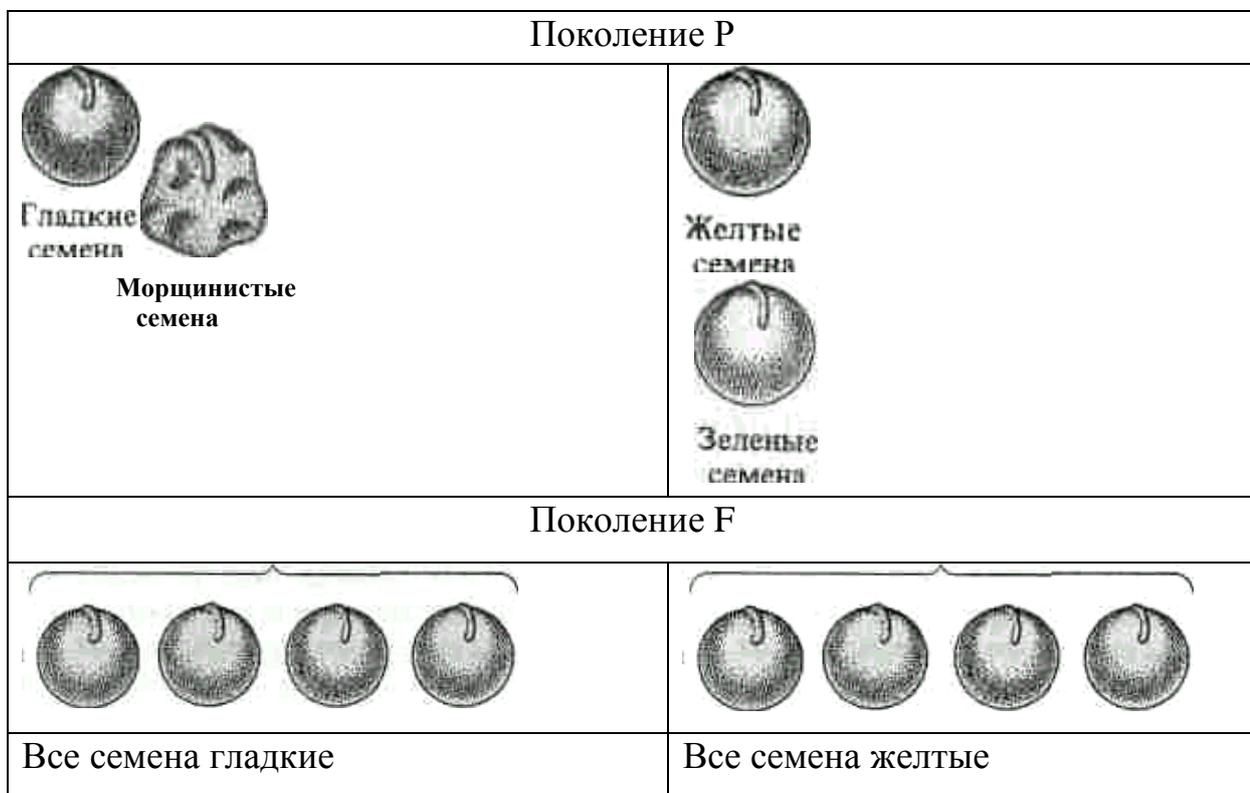
**Рис. 14. Ножки-лотосы у китайянок не превышали 10 см.**

Традиции женской красоты могли носить не только племенной, но и статусный, кастовый характер. Так, в древнем Китае непременным атрибутом женской красоты считалась крохотная ножка, напоминавшая цветок лотоса (идеалом считались ножки до 7 см длиной, а женская нога более 10 см считалась неэстетичной). Чтобы добиться такого эффекта, девочкам из состоятельных семей в раннем возрасте надевали на ноги деревянные колодки, деформировавшие растущие кости стоп (Рис. 14). Плата за подобную красоту была непомерно велика — женщины с

изувеченными ногами практически не могли самостоятельно передвигаться. Женщина с такими ногами могла вступать в брак только с обеспеченным мужчиной, ибо была неспособна к работе и активным передвижениям. Зато она доставляла мужу-китайцу много эротической радости, когда шла, и покачиваясь, хваталась за окружающие предметы, а он считал ее тростинкой или надломанной лилией.

### *Первый закон Менделя.*

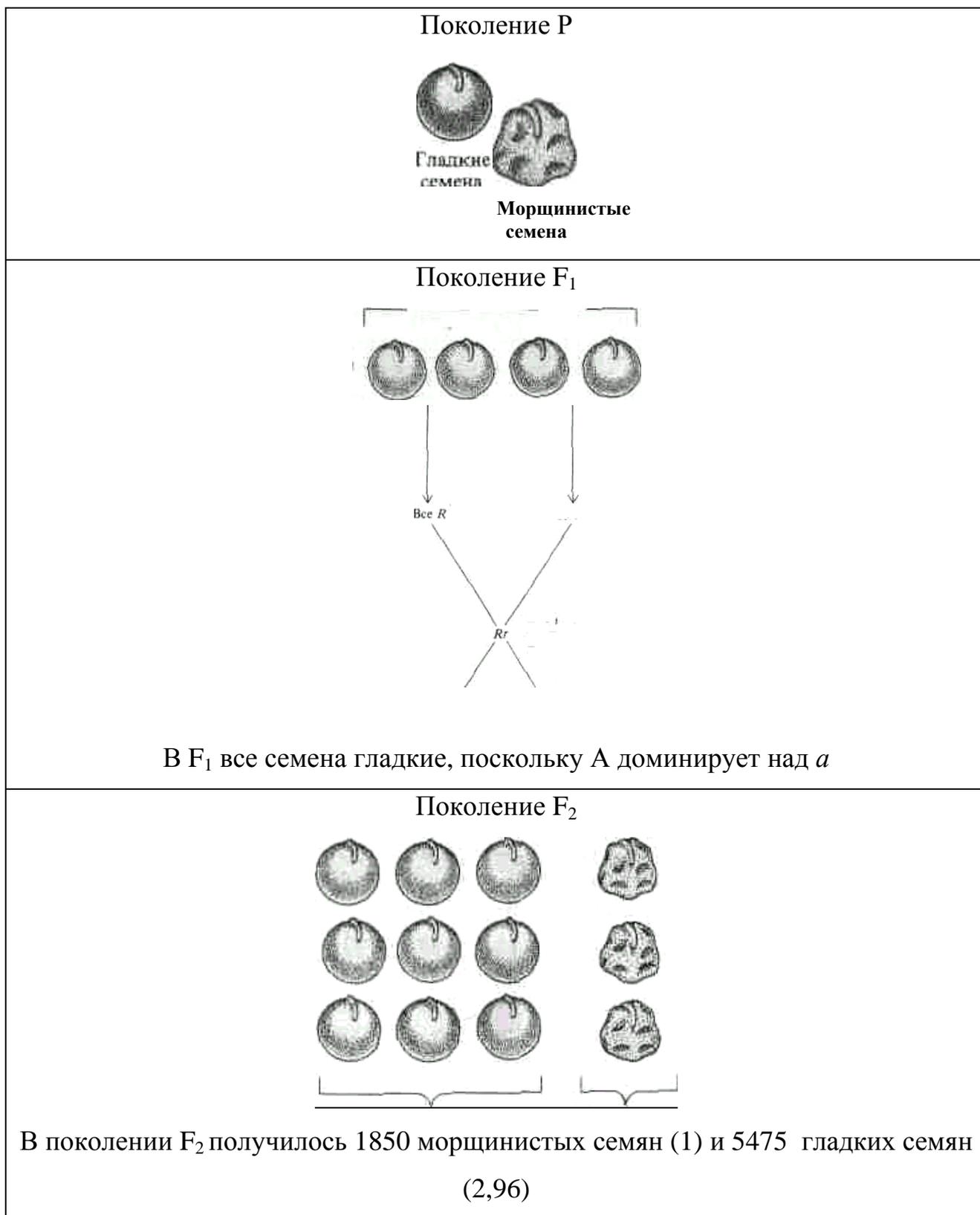
Единообразии первого поколения (AA x aa) = Aa (Рис. 15).



**Рис. 15. Поколение F в двух скрещиваниях Менделя. У гибридов первого поколения проявляется признак одного из родителей (доминантный), а альтернативный (рецессивный) признак второго родителя как бы маскируется. Результаты скрещивания не зависят от того, какое растение, отцовское или материнское, является носителем доминантного признака.**

### *Второй закон Менделя Расщепление*

Мендель выращивал растения из семян гибридов первого поколения и допускал самоопыление этих растений. В полученном таким образом втором поколении от скрещивания между растениями с гладкими



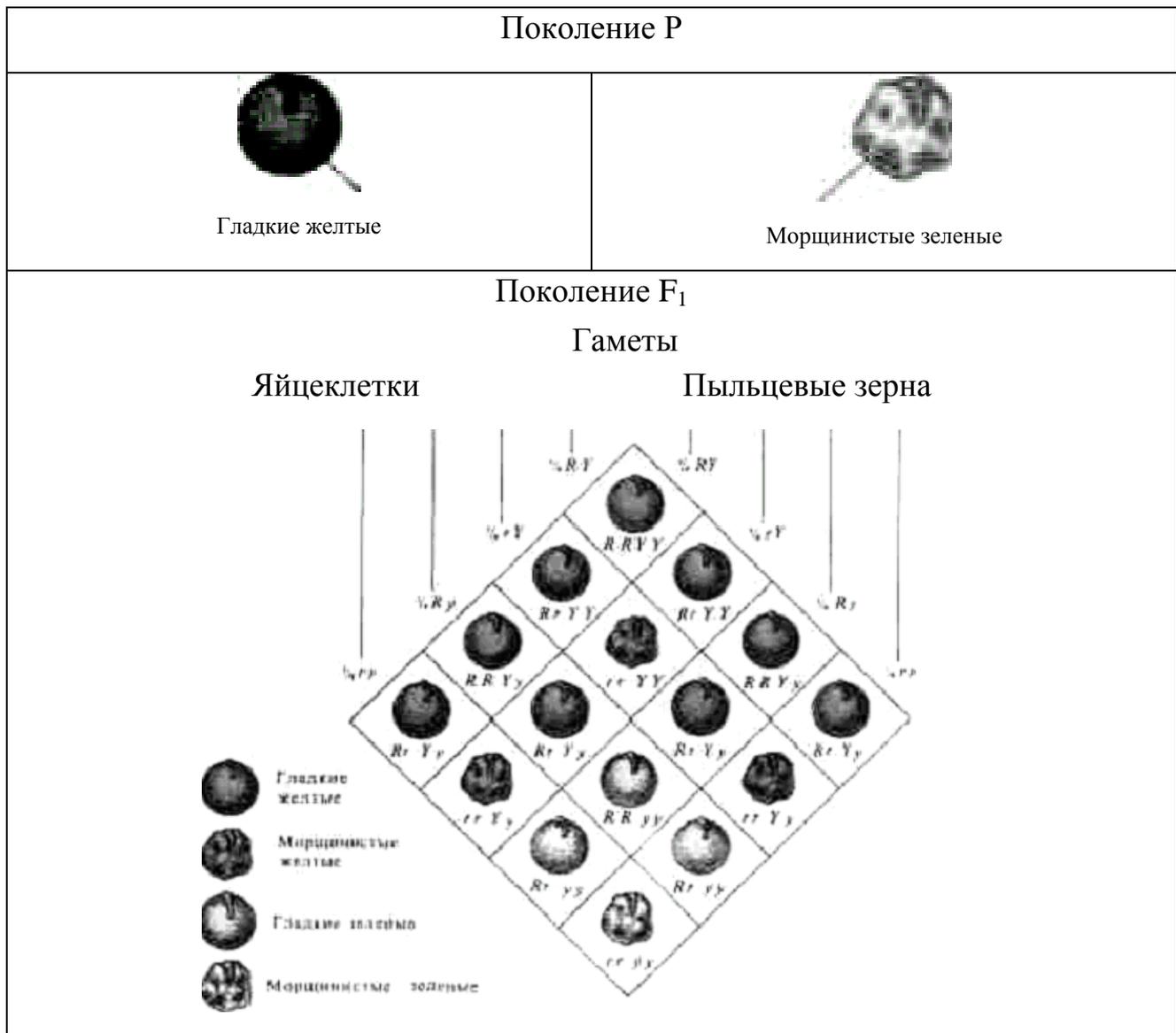
**Рис. 16.** Гибриды второго поколения (F<sub>2</sub>) от скрещивания гороха с гладкими и морщинистыми семенами. А. При самоопылении растений F с гладкими семенами или при перекрестном опылении между такими растениями в поколении F; примерно три четверти растений имеют гладкие семена, а одна четверть - морщинистые.



3/4 гладких и 1/4 морщинистых семян соответственно. Вероятность появления любого типа растений можно узнать, перемножив вероятности для типов гамет, слияние которых приводит к формированию данного типа растений. Так, например, вероятность появления в F<sub>2</sub>— растения типа *RR* равна одной четверти, поскольку с вероятностью 1/2 аллель *R* содержится в отцовской гамете и с такой же вероятностью в материнской; откуда  $(1/2) \cdot (1/2) = 1/4$ .

### *Третий закон Менделя.*

Третий закон Менделя — закон независимого комбинирования различных признаков или полигибридное скрещивание.



**Рис. 17. Независимое комбинирование.** Растения с гладкими желтыми семенами (*AABB*) скрещивали с растениями, семена которых были морщинистыми и зелеными (*aabb*). В поколении F<sub>1</sub> растения имели гладкие желтые семена (*AaBb*). У них возникают гаметы четырех типов, частота каждого составляет 1/4. Случайное сочетание четырех типов мужских и женских гамет дает в F<sub>2</sub> девять различных генетических классов.

Схема образования различных типов зигот морщинистых и желтых семян представлена на рисунке. С точки зрения внешнего проявления признаков из 16 клеточек девять соответствуют гладким желтым горошинам, три - гладким зеленым, три - морщинистым желтым и одна - морщинистым зеленым. Таким образом, эти четыре типа должны быть представлены в отношении 9:3:3:1. У Менделя число растений соответствующих типов составляло 315, 108, 101 и 32, что хорошо соответствует предсказаниям гипотезы.

**Задание.** Изучите по данным схемам три закона Менделя и напишите формулы трех законов буквами с учетом (Таблица 6): А – доминантный ген первого признака; а – рецессивный ген первого признака; В – доминантный ген второго признака; в – рецессивный ген второго признака.

**Таблица 6. Расщепление признаков при моногибридном и полигибридном скрещивании**

Законы Менделя	Формулы расщепления признаков при гибридизация
Первый закон	
Второй закон	
Третий закон	

## Лабораторная работа №5. Генетика пола.

Ознакомьтесь с генетическим (Ошибка! Источник ссылки не найден.) определением пола (четыре типа).

82

Организация и передача генетического материала

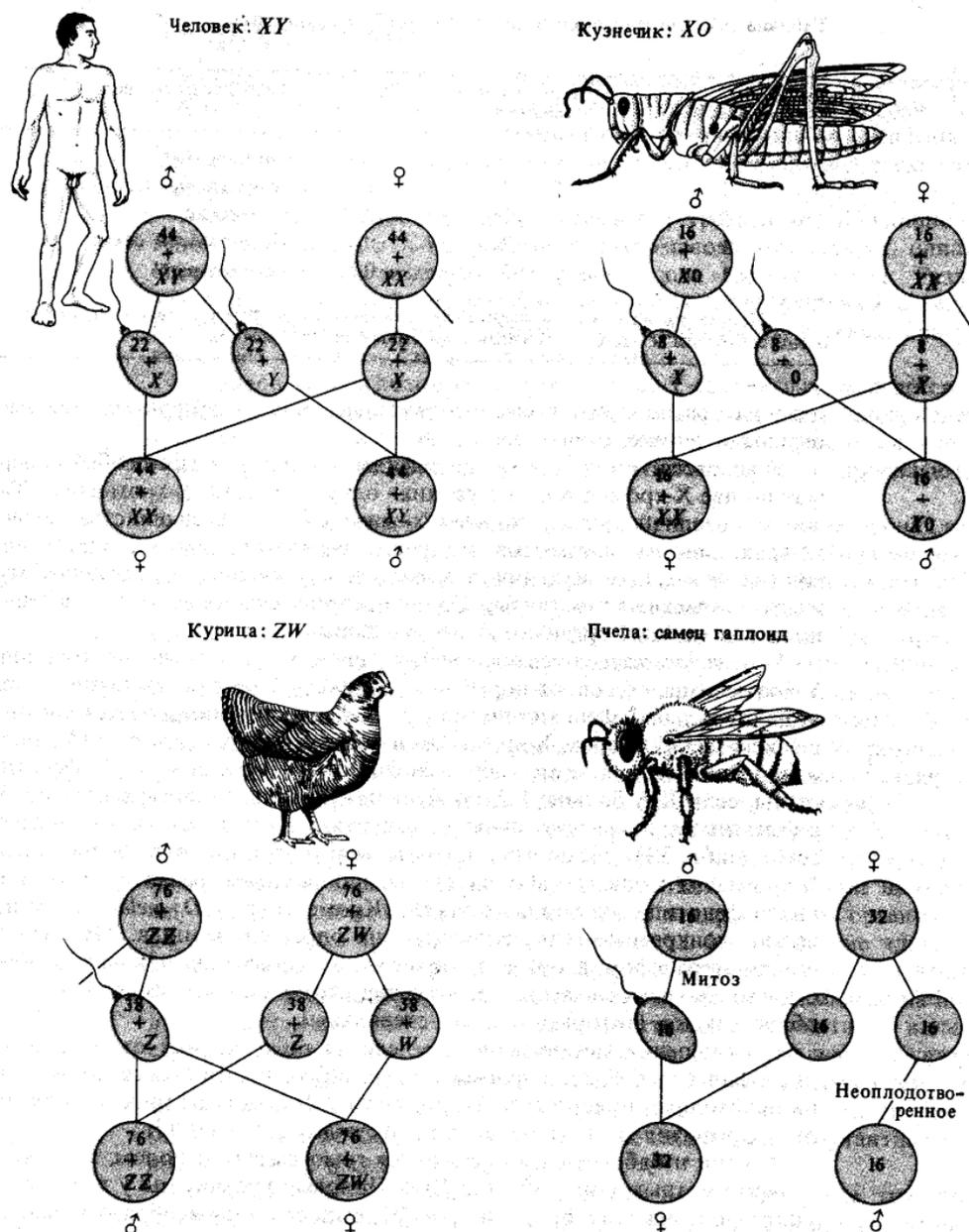


Рис. 18. Четыре типа определения пола

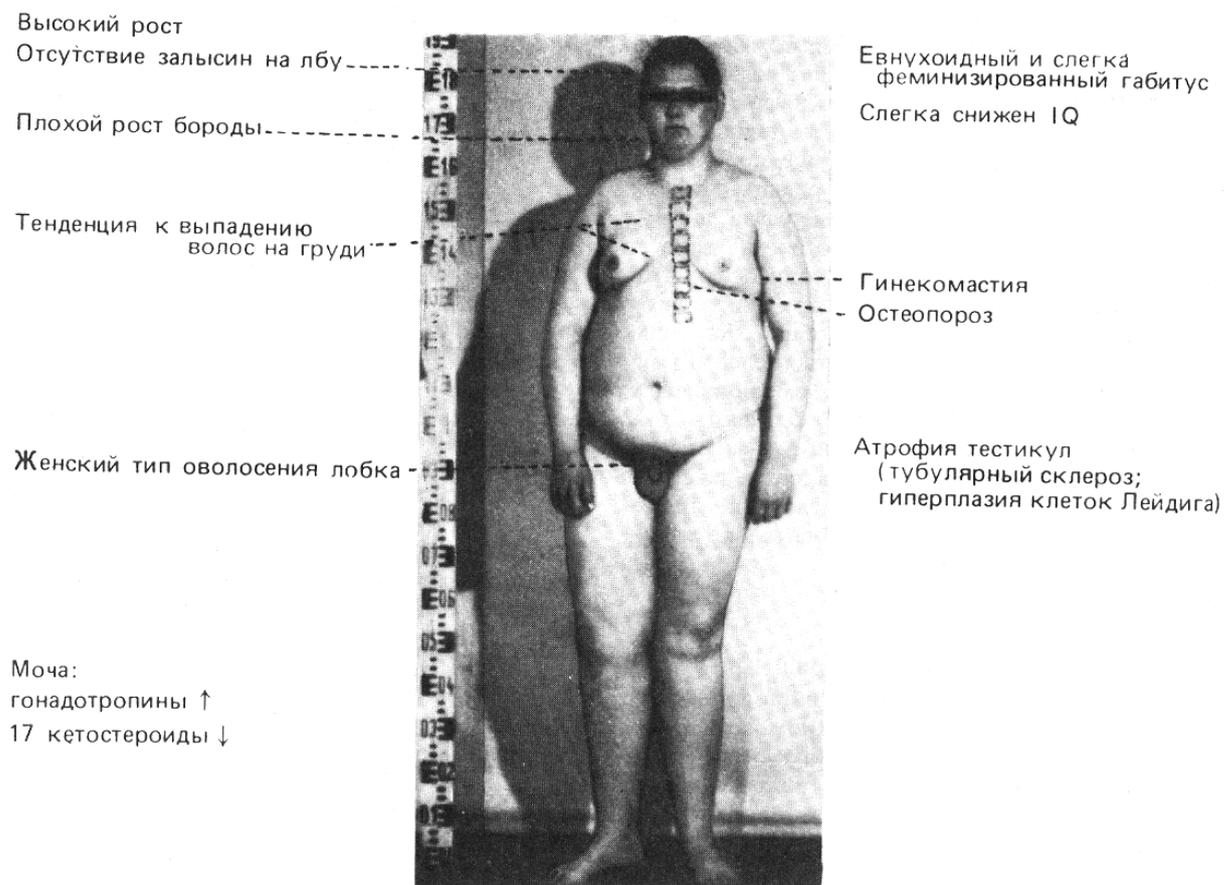
Все хромосомы в кариотипе делятся на аутосомы, отвечающие за соматические признаки, и на половые хромосомы, отвечающие за генетическое определение пола.

**Таблица 7. Нерасхождение половых хромосом**

Кариотип	Фенотип	Приблизительная чистота
XXY	Синдром Клайнфельтера	1/700 мужчин
XXXУ	Вариант синдрома Клайнфельтера	≈1/2500 мужчин
XXXXУ	Глубокая умственная отсталость; сильное недоразвитие половых органов; радикулярный синостоз	Очень редкий
XXX	Иногда легкая олигофрения; непостоянные нарушения функции гонад	1/1000 женщин
XXX XXXXX	Физически нормальные; тяжелая умственная отсталость	Редкий
Мозаики XXY/XY и XXY/XY	Сходен с синдромом Клайнфельтера, иногда с более сглаженными симптомами	≈ 5 – 15% от больных синдромом Клайнфельтера
Мозаики XXX/XX	Сходен с XXX	Редкий
XO	Синдром Тернера	≈ 1/2500 при рождении
Мозаики XO/XX XO/XXX	(Тернер); очень разные степени проявления	Не редкий
Различные структурные аномалии X-хромосомы		Не редки
XYY	Высокий рост; иногда аномалия поведения	1/800 мужчин
XXYY	Высокий рост; в остальном сходен с синдромом Клайнфельтера	Редкий

Набор аутосом нормальный, но по половым хромосомам это трисомик XXX. У такой женщины легкая олигофрения и нарушение функции гонад.

При наборе половых хромосом XXY, получившимся при нерасхождении хромосом во время мейоза, наблюдается синдром *Клайнфельтера*. Это анеуплоид, трисомик по половым хромосомам, фенотип которого представлен (Рис. 19).



**Рис. 19. Фенотип человека с синдромом Клайнфельтера.**

При отсутствии в одной из половых клеток половой хромосомы после оплодотворения могут возникнуть наборы YO или XO. Так как Y хромосома генетически обеднена, индивид с набором YO0 не выживает еще в эмбриональном периоде. Особь с набором половых хромосом XO жизнеспособна. Из нее вырастает недоразвитая женщина с синдромом *Тернера*.

Фенотип женщины с синдромом Тернера представлен на Рис. 20.

Одновременно с этим на рисунке приводятся характерные клинические симптомы, которые отмечаются у моносомика XO.

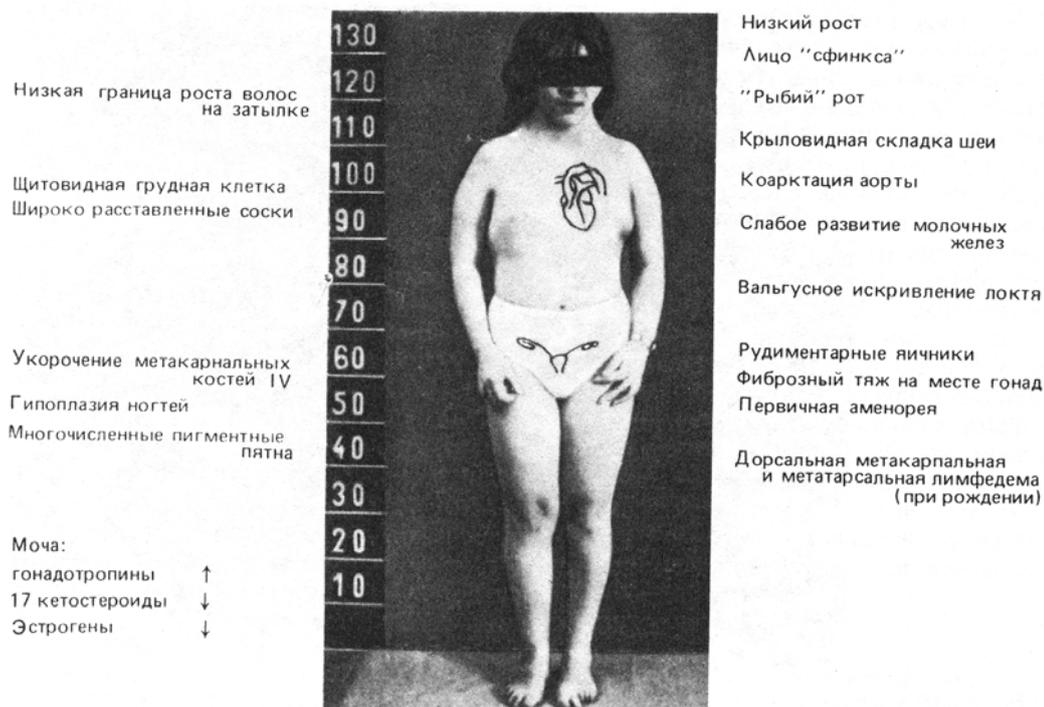


Рис. 20. Фенотип женщины с синдромом Тернера

**Задание .**

Напишите формулы скрещивания (Таблица 8), при которых получаются следующие анеуплоиды по половым хромосомам:

**Таблица 8. Формула скрещивания.**

Синдром	Формула скрещивания	Результат
Клайнфельтера	Вариант 1:	XXY
	Вариант 2:	
Тернера	Вариант 1:	XO
	Вариант 2:	
Сверхженщина	Вариант 1:	XXX
	Вариант 2	
Сверхженщина		XXXX
Нерасхождение Y хромосом		XYY

Показано, что мужчины с набором половых хромосом ХУУ и ХХУУ, склонны к рецидивной преступности. Хотя некоторые исследователи считают, что они чаще попадают при совершении преступлений, чем преступники с нормальным набором хромосом, которые более ловко замечают следы правонарушений, чем медленно соображающие трисомики.

## ***Лабораторная работа №6. Наблюдение телец Бара. Гиногенез***

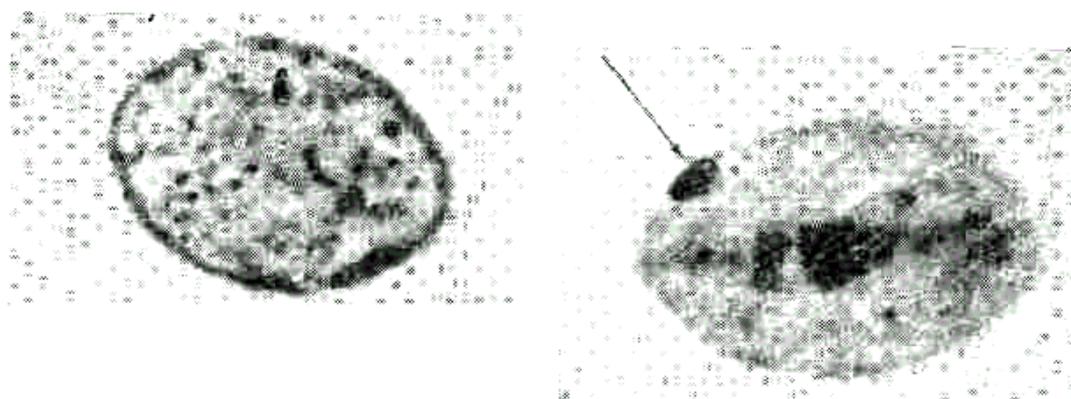
**Цель:** ознакомить студентов с цитогенетическими механизмами определения пола и с возникновением гиногенеза.

**Материал и оборудование:** цитогенетические препараты соматических клеток самцов и самок, схемы возникновения гинандроморфов и гиногенеза, микроскоп МБИ-1.

### ***Тельце Бара***

В соматических клетках женского организма содержится две Х-хромосомы. Х-хромосомы помимо генов, отвечающих за пол, содержат еще гены отвечающие за проявление соматических признаков. Эти признаки называются связанными с полом. В соматических клетках мужского организма содержатся ХУ хромосомы. У-хромосома обеднена в генетическом отношении, почти все гены в ней отвечают за пол. Все это накладывает отпечаток на цитогенетику соматических клеток. Оказывается, в соматических клетках женского организма работает только одна хромосома, а вторая инактивирована и образует половой хроматин, который можно рассмотреть в микроскоп на препарате, например приготовленном из эпителия слизистой оболочки рта.

Клетки женского организма в ядрах содержат, расположенные близко к ядерной оболочке образования с уплотненным хроматином. Это и есть тельце Бара или половой хроматин. В клетках мужского организма только одна X-хромосома, следовательно, она не может быть инактивирована, и тельца Бара в ядрах соматических клеток нет. Если же появляется тельце Бара в мужском организме, то это нарушение, это клетки трисомии по половым хромосомам с синдромом Кланфельтера (XXY). А у сверхженщины в ядрах можно рассмотреть два тельца Бара. На Рис. 21 показаны ядра мужских и женских клеток.



**Рис. 21.** Ядра клеток мужчины (слева) и женщины (справа).

**Тельце Барра, или половой хроматин (указано стрелкой), обнаруживается лишь в клетках, имеющих больше одной X-хромосомы. Установлено, что такое тельце представляет собой неактивную X-хромосому.**

**Практическая работа.** Подготовить чистые предметные стекла. Слегка провести краем покровного стекла по слизистой рта, с внутренней стороны щеки. Вторым покровным стеклом слюну и отшелушившиеся клетки слизистой размазать по стеклу, наподобие того, как готовится мазок крови. Далее мазок сушится на воздухе, фиксируется каплей 96° спирта 1-2 мин (спирт отбирается фильтровальной бумагой) и препарат окрашивается азурэозином, сходно с тем, как красятся клетки крови.

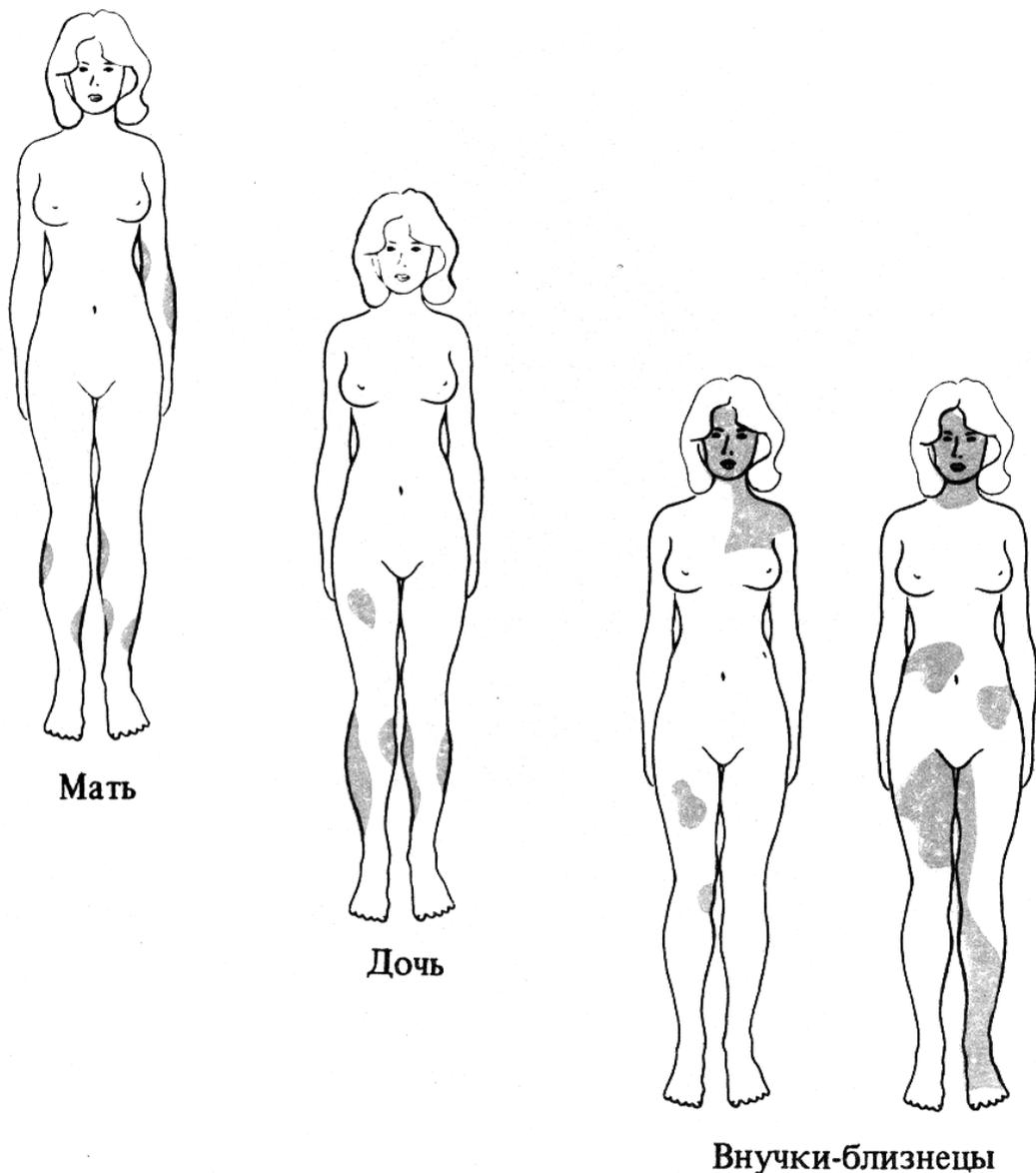
**Задание 1.** Рассмотреть ядра клеток в микроскоп, найти тельце Бара в женских клетках и зарисовать (Рис. 22). Изучить ядра мужских клеток и зарисовать (Рис. 23).

**Рис. 22. Тельце Бара в клетках слизистой оболочки рта.**

**Рис. 23. Клетки слизистой оболочки рта у мужского организма.**

Каждая женщина в соматических клетках несет две X хромосомы, одна из которых получена от матери, другая от отца. Как было уже отмечено, одна из хромосом не работает, инактивируется и образует в ядре клетки тельце Бара. Встает вопрос, какая из хромосом, отцовская или материнская, становится неактивной и образует половой хроматин. Исследования показывают, что этот процесс идет спонтанно. В раннем эмбрионе, при имплантации в матку любая из пары хромосом может превратиться в тельце Бара. При последующих

делениях клеток будут образовываться участки тела несущие наследственность, связанную с полом полученную либо от отца, либо от матери. У женских особей появляется так называемый мозаицизм. Если X хромосома несет мутировавшие гены, например отсутствие потовых желез, то это проявится в тех участках кожи, где X хромосомы с мутацией не превратились в тельце Барра и выдают свою генетическую информацию (**Ошибка! Источник ссылки не найден.**).



**Рис. 24. Три поколения женщин из одной семьи, гетерозиготных по мутации, вызывающей дисплазию (отсутствие потовых желез). У этих женщин отдельные участки кожи (на рисунке выделены темными), где работает хромосома, несущая мутацию, лишены потовых желез; остальная кожа, где хромосома с мутацией превращена в тельце Барра и инактивирована, является нормальной.**

Описанное явление, инактивации X хромосомы, наиболее четко выражено у млекопитающих. У амфибий и рыб это явление не прослежено.

**Задание 2.** Коты окрашены в желтый и черный цвет, ген окраски сцеплен с полом, на

**Рис. 25** изобразите окраску кошек этой породы.



**Рис. 25.** Окраска кошек

При каком отклонении в половых хромосомах коты будут иметь сходную окраску, напишите формулу половых хромосом (Таблица 9).

**Таблица 9.** Формулы сочетания половых хромосом

Пол организма	Формулы сочетаний половых хромосом
Мужской пол	
Женский пол	

При наличии мутантных генов (гемофилии, дальтонизма и ряда других) эта хромосома в женском организме инактивируется и превращается в тельце Бара. По этой причине женщины только носительницы этих генов, но у них

самых болезнь не проявляется. В клетках мужского организма содержится только одна X хромосома, поэтому из нее не может образоваться тельца Бара. Следовательно, если есть мутантные гены, сцепленные с полом, то в тканях мужского организма они не будут инактивированы, и наследственная болезнь проявится.

**Задание 3.** Напишите формулу половых хромосом (гоносом) родителей и их ребенка, при сочетании которых в женском организме проявится дальтонизм (Таблица 10).

**Таблица 10. Проявление признаков связанных с полом у женщин.**

Половые хромосомы матери	Гоносомы отца	Гоносомы дочери

**Примечание.** X хромосому, в которой содержится мутировавший ген связанный с полом, обозначать как X”.

### *Инверсия пола(Исключительные особи).*

Исключительные особи это такте организмы, у которых генетическое определение пола не соответствует их генотипу. Пол как бы инвертирован, то есть при наборе половых хромосом, характерных для самки, фенотипически получается самец, и наоборот.

Исключительные особи - более частое явление у рыб и амфибий, то есть у низших позвоночных. Однако подобные случаи отмечены и у человека (Рис. 26).

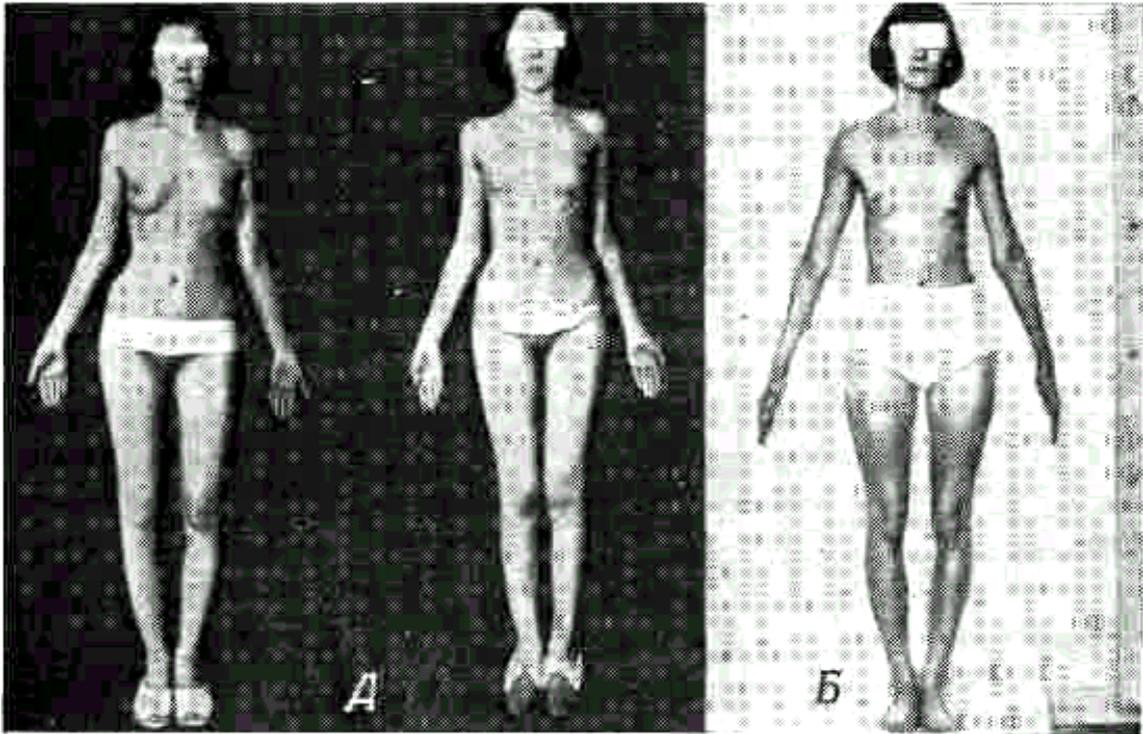


Рис. 26. Три женщины с комплексом XY.

**А.** Дизиготные сестры-близнецы с типичной тестикулярной феминизацией; обратите внимание на женский габитус, на степень развития молочных желез; - у этих женщин почти нет волос на теле. матка отсутствует, влагалище заканчивается слепо; обнаружены яички. **Б.** Девушка с мужским габитусом, с недоразвитыми молочными железами, и ранним облысением по мужскому типу; влагалище, матка и фаллопиевы трубы нормальные.

У рыб исключительные особи по фенотипу не отличаются от настоящих самок или самцов и способны воспроизводить потомство.

**Задание 4.** Впишите в формулу скрещивания у рыб символы половых хромосом, чтобы все потомство было представлено самками.

$$\text{♀} \times \text{♂} = \text{♀}$$

## *Гиногенез (естественный и искусственный).*

Естественный гиногенез (развитие с использованием генетической программы только самки) отмечен у низших позвоночных: рыбы, амфибии и у высших позвоночных – ящерицы. У рыб, например, такое явление отмечено у серебряного карася Европейской части России. При гиногенезе популяция представлена одними самками, поэтому у серебряного карася икра не оплодотворяется, а только осеменяется другими видами рыб. Сперматозоиды линя, карпа и золотого карася выступают как инициаторы развития. Они побуждают икру к делению, но никогда их ядро не сливается с ядром икринки серебряного карася. В свою очередь клетки серебряного карася триплоидны ( $3n$ ), поэтому у него нарушен процесс оогенеза и выпадает редукционное деление. Получаются триплоидные икринки, которые начинают развиваться под влиянием веществ, выделяемых сперматозоидами других видов рыб в воду.

Диплоидный или искусственный геногенез может быть получен у рыб при осеменении икры генетически инактивированными сперматозоидами. Рыбоводы делают все приемы, характерные для искусственного осеменения икры, но добавляют молоки облученные рентгеновскими лучами, дозой 10 кР или 10 000 рентген. Облученные спермии проникают в яйцеклетки, как при обычном оплодотворении, но они генетически инактивированы и не могут сливаться с ядром икринки. После такого осеменения икра может начать развиваться, но особи из нее получатся нежизнеспособные, так как они гаплоидны. Для диплоидизации икры после осеменения применяют температурный шок (помещают икринки в воду с температурой  $42^{\circ}\text{C}$  на 3- 4 мин.). После этого из икры развивается диплоидное гиногенетическое потомство.

**Задание 5.** Расставьте по порядку приемы получения гиногенетического потомства у карпа (Таблица 11).

**Приемы.** Температурный шок, облучение молок, добавление воды к смеси икры и молок, смешивание икры и сперматозоидов рыб, период покоя на

5 минут, инкубация дробящихся икринок.

**Таблица 11. Технология получения диплоидных гиногенетических особей.**

№	Приемы получения гиногенетического потомства у карпа
1	
2	
3	
4	
5	
6	

## ***Лабораторная работа №7. Политенные хромосомы и визуализация дифференциальной активности генов***

**Цель:** осуществить визуализацию дифференциальной активности генов на политенных хромосомах по возникновению пуфов.

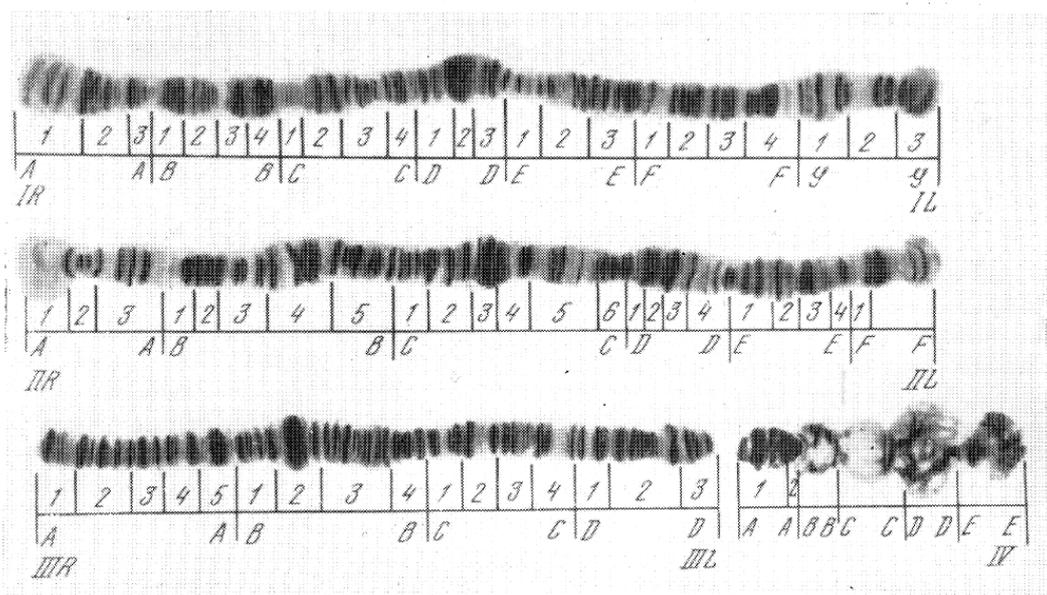
**Материал и оборудование:** личинки хирономид, предметные и покровные стекла, препоравальные иглы, микроскальпели, краситель ацетоорсеин, фильтровальная бумага, лак для окантовывания покровных стекл, микроскоп МБИ-1, капельница для дистиллированной воды.

Политенные или гигантские хромосомы, представляют собой многонитчатые образования, в которых ploидность колеблется от 8 до нескольких тысяч. В норме они встречаются в слюнных железах личинок

двукрылых насекомых, а при патологических процессах в опухолях у позвоночных животных и человека.

Политенные хромосомы находятся в интерфазном состоянии и содержат диски и междиски, а также имеют вздутия или пуфы. Пуфы это те участки хромосом, где происходит экспрессия или работа генов, в то время как с остальных участков генетическая информация не снимается.

Кариотип политенных хромосом из слюнных желез личинок комара *Chironomus thummi* представлен ниже (Рис. 27).



**Рис. 27. Кариотип политенных хромосом из слюнных желез личинок комара *Chironomus thummi*.**

Как видно из рисунка в кариотипе данного вида хирономиды содержится 4 хромосомы. Наименьшая из них половая – четвертая. Каждая из этих хромосом слита из двух гомологов, полученных от самки и самца. Там где гены очень различны (гетерозиготны) происходит расщепление хромосомы, образуется так называемый асинапс.

На половой хромосоме пуфы наиболее выражены и называются кольцами Бальбиани. Пуфы на других хромосомах обозначаются буквами и цифрами, в

зависимости от участка, на котором они возникают.

**Задание.** Изготовьте цитогенетические препараты политенных хромосом из слюнных желез личинки комара *Chironomus plumosus*.

Для этого необходимо:

1. Подготовить чистое предметное и покровное стекло.
2. Взять личинку комара, осушить ее промокательной бумагой.
3. Поместить личинку на предметное стекло и под контролем лупы или бинокля препараторской иглой частично отделить голову, придерживая пальцем остальное тело личинки.
4. Иглой потянуть голову вперед и вытянуть из личинки кишечник и две слюнные железы на протоках по бокам от кишечника.
5. Иглой перерезать протоки слюнных желез и оставить их на стекле, удалив все остальное.
6. Сдвинуть вместе иглой слюнные железы
7. Окрасить слюнные железы ацет-орсеином в течение 5 – 10 минут (для этого капнуть две-три капли красителя на выделенные слюнные железы).
8. Отсосать излишки красителя полоской фильтровальной бумаги.
9. Приготовить давленный препарат. Положить на окрашенные слюнные железы покровное стекло. Сверху на покровное стекло положить кусочек фильтровальной бумаги, чтобы не оставалось отпечатка от пальца и отбиралось излишки красителя при надавливании.
10. Большим пальцем умеренно надавить на покровное стекло с фильтровальной бумагой. Не допускать сдвигов покровного стекла в стороны. Снять с покровного стекла фильтровальную бумагу и заделать края покровного стекла расплавленным парафином или лаком для ногтей, чтобы препарат быстро не высыхал.

Препарат готов, рассмотреть его при малом увеличении микроскопа, затем при большом. Найти окрашенные политенные хромосомы. Зарисовать их.

При этом зарисовать весь кариотип (Рис. 28). И на одной хромосоме диски и междиски, а также пуфы, участки, с которых происходит трансляция генетической информации (Рис. 29). Показать, что генетическая информация снимается не со всей хромосомы, а дифференцированно, только с тех участков, где раскрыты нити ДНК и на политенной хромосоме образуется пуф.

**Рис. 28. Кариотип из клетки слюнной железы личинок хирономид.**

**Рис. 29. Диски, междиски и пуфы на одной политенной хромосоме личинок хирономид (отметить асинапсы).**

## **Выводы работы:**

## Рекомендуемая литература

### Основная:

1. Генетика животных. Хатт Ф. -М.: Колос, 1989.
2. Общая генетика. Алиханян С.И. -М.: Высшая школа, 1986.
3. Генетика с основами селекции. Учебник. Инге-Вечтомов С.Г. -М.: Высшая школа, 1989.
4. Современная генетика. Айола Ф, Кайгер Дж. -М.: Мир, 1987.
5. Общая генетика. Учебник. Алиханян С.И., Акифьев А.П., Чернин Л.С. - М.: Высшая школа, 1985.

### Дополнительная:

6. Селекция рыб. Ананьев В.И. -М.: Агропромиздат, 1989.
7. Генетика и селекция рыб. Кирпичников В.С. -Л.: Наука, 1987.
8. Общая генетика. Дубинин Н.П. -М.: Наука, 1986.
9. Генетика рыб. Симаков Ю.Г. -М.: ВЗИПП, 2000.
10. Популяционная генетика рыб. Алтухов Ю.П. -М.: Пищевая промышленность, 1974.
11. Медицинская генетика. Бочков Н.П., Захаров А.Ф.Ю, Иванов В.И. -М.: Медицина, 1984.
12. Основы генетической инженерии. Учебное пособие. Рыбчин В.Н. -Минск: Высшая школа, 1986.
13. Цитогенетика. Учебное пособие. Смирнов В.Г. -М.: Высшая школа, 1991.
14. Генетика популяций. Учебник. Кайданов Л.З. -М.: Высшая школа, 1996.
15. Сборник задач по общей генетике. Орлова Н.Н. -М.: МГУ, 1982.

*Симаков Ю.Г.*  
***Генетика***  
Лабораторный практикум

Подписано к печати:  
Тираж:  
Заказ №:

## **МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ПО ВЫПОЛНЕНИЮ КОНТРОЛЬНОЙ РАБОТЫ**

В контрольных работах ответы должны сопровождаться схемами и рисунками. Переводить рисунки и схемы из учебников через копировальную бумагу недопустимо.

В тетради в клетку следует писать через строку. Страницы работы должны быть с полями и пронумерованы, вопросы четко выделены, подчеркнуты. Необходимо указать номер варианта, номера контрольных вопросов, а в скобках их порядковые номера. В конце работы приводится использованная литература, ставится дата и подпись.

Контрольная работа состоит из 5 вопросов:

- *Первые три вопроса* - набираются по первым буквам соответствующим первым буквам Фамилии Имени и Отчества (ФИО).
- *Последние два вопроса* - соответствуют последним двум цифрам зачетной книжки. Если Ф.И.О. начинаются с одной и той же буквы, то выполняется вариант а) или б).

### **Вопросы к контрольной работе:**

**А.** Строение хромосом (на морфологическом и молекулярном уровне). Особенности строения хромосом рыб, человека и других животных.

**Б.** Клеточный цикл. Репликация ДНК.

**В.** Митоз. Основные фазы. Биологический смысл митоза.

**Г.** Мейоз. Биологический смысл. Оогенез и сперматогенез.

**Д.** Генетический код. Биосинтез белка. Роль ДНК, РНК, рибосом в биосинтезе белка, созревание (процессинг м-РНК).

**Е.** Дифференциальная активность генов. Регуляция дифференциальной активности генов. Индукторы и гормоны, их влияние на наследственный аппарат.

**Ё.** Первый и второй законы Менделя.

**Ж.** Типы взаимодействия генов, кодоминирование. Плейотропия, полигиния. Третий закон Менделя.

**З.** Летальные гены. Расщепление при действии летального гена.

**И.** Сцепление генов. Кроссенговер, Морганида, генетические карты и их построение. Цитологические карты хромосом.

**К.** Половые хромосомы. Особенности строения половых хромосом.

Особенности наследования признаков, связанных с полом.

**Л.** Регуляция пола. Получение однополых потомств. Гиногенез. Андрогенез. «Исключительные» по полу особи.

**М.** Фенотипическая изменчивость и ее составляющие. Генотипическая модификационная изменчивость. Источники изменчивости.

**Н.** Мутации. Классификация мутаций. Факторы, вызывающие мутации. Искусственный мутагенез (его значение для селекции).

**О.** Полиплоидия. Естественная полиплоидия. Получение полиплоидов.

**П.** Хромосомные мутации. Их классификация. Болезни, вызываемые хромосомными мутациями.

- Р.** Геномные мутации. Не расхождение половых хромосом. Болезни, вызываемые геномными мутациями.
- С.** Генные мутации. Типы мутаций. Болезни, вызываемые генными мутациями.
- Т.** Селекция. Цели и задачи. Методы селекции.
- У.** Массовый отбор. Какие условия надо соблюдать при проведении массового отбора?
- Ф.** Индивидуальный отбор. В чем его преимущества и недостатки?
- Х.** Гетерозис. Промышленное скрещивание. Принципы двух линейного разведения животных.
- Ц.** Индуцированный мутагенез.
- Ч.** Диплоидный гиногенез и андрогенез.
- Ш.** Методы регуляции пола.
- Щ.** Клонирование. Перспективы использования генной инженерии.
- Э.** Цитогенетические исследования.
- Ю.** Генетическое маркирование. Гены окраски.
- Я.** Отдаленная гибридизация.

*Цифровые варианты (ответить на последние две цифры шифра).*

1. Дифференциальная активность генов.
2. Тип чешуйчатого покрова у карпов зависит от двух пар аутосомных генов Ss и Nn. В гомозиготном состоянии ген N легален при скрещивании SsNn x SsNn. Определите соотношение рыб в потомстве? Карп SSnn -чешуйчатый.
3. У собак жесткая шерсть доминантна (ген R), а мягкая рецессивна (r). Два жесткошерстных родителя дают жесткошерстного щенка. С кем его нужно скрестить, чтобы выяснить есть ли в генотипе щенка (r)?
4. Могут ли появиться мыши альбиносы при скрещивании Aa x aa? A -нормальная окраска, a - ген, определяющий альбинизм.
5. Генетик Эрикссон (Швеция) страдал отсутствием радужной оболочки в глазу (аниридия). Он заметил, что при скрещивании кобыл с жеребцами тяжелой породы около половины жеребят страдают аниридией. Как объяснить это явление у животных и у генетика, у Эрикссона мать и отец были с нормальными глазами.
6. У карпа ген L (светлая окраска тела) доминирует над геном (темная окраска тела - дикий тип). В гомозиготном состоянии генотипа LL карпы погибают. При скрещивании светлоокрашенных карпов получали 25% гибели, 1/3 «темных» и 2/3 «светлых» карпов. Каковы генотипы родителей?
7. У платипецилии мужской пол гомогаметный. Гены Sp и sp аллельные и находятся в Y хромосоме. Ген Sp — доминантный, дает пятнистую окраску, ген sp - рецессивный, дает сплошную окраску. Скрещиваем пятнистую самку с одноцветным самцом. Какое будет потомство?
8. От скрещивания комолого айширского быка с рогатыми коровами, в родословной которых не было комолых животных, получено 17 комолых и 22 рогатых потомка. Определите, какой признак рецессивен, каков генотип быка и коров?
9. Иммуность к головне у овса доминирует над восприимчивостью к болезни. Сначала скрестили иммунные растения с больными, а что получится при возвратном скрещивании?

10. Какое соотношение самцов и самок получится в потомстве при скрещивании нормального самца XY с «исключительной» самкой?

- а) Инбридинг. Определение понятия инбредная депрессия. Гетерозис.
- б) Кодоминирование. Наследование групп крови.

### *Рекомендуемая литература.*

1. Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. –М.: Наука, 1976. -391с.
2. Белоусов Л.В. Введение в общую эмбриологию. Учебник. –М.: МГУ, 1980. -208с.
3. Мануйлова Н.А. Гистология с основами эмбриологии. Учебник для вузов. –М.: Просвещение, 1964. -425с.
4. Шерман І.М., Гринжевский М.В., Грициняк І.І. Разведения і селекція риб. Учебник для вузов. –Кіев: Vilna Dumka, 1999. -238с.
5. Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. –М.: АНСССР, 1949. -231с.
6. Гуртовой Н.Н., Матвеев Б.С., Держинский Ф.Я. Практическая зоотомия позвоночных: Низшие хордовые, бесчелюстные рыбы. Учебник для вузов. –М.: Высшая школа, 1976. -351с.
7. Вопросы рыболовства. // Сб. научн. Трудов. Приложение 1. –М.: МИК, 2001. с.19-20; с.215-218.
8. Наумов С.П. Зоология позвоночных. –М.: Просвещение, 1982. -460с.

## Обобщающий (итоговый) контроль

Примерные вопросы ИТОГОВОГО (обобщающего) контроля, по факту освоения дисциплины:

1. Борьба с плейотропными генами в селекции рыб.
2. В чем преимущества и недостатки проведения индивидуального отбора в рыбоводстве.
3. Воспроизведение ДНК при митотическом делении клетки.
4. Генетика пола у рыб. Определение пола.
5. Генетические карты.
6. Генетические маркеры: линии цветных карпов.
7. Генетический код. Значение в эволюции.
8. Генные мутации. Болезни, вызываемые генными мутациями.
9. Гены мутации. Способы их выявления. Тест Эймса.
10. Гетерозис, его значение.
11. Голандрические признаки.
12. Деление созревания в гаметогенезе.
13. Дифференциальная активность генов.
14. Законы Менделя. Расщепление по фенотипу и генотипу.
15. Значение "бесмысленных" кодонов в биоценозе белка.
16. Значение инбридинга и аутридинга в рыбоводстве.
17. Значение индивидуального отбора.
18. Значение кариологии и генетики рыб для селекции.
19. Значение скрещивания в селекции.
20. Информация РНК. Её роль в синтезе белка.
21. Использование гетерозиса в рыбоводстве.
22. Как проявляются инбредная депрессия у рыб и как её избежать?
23. Какие условия необходимо соблюдать при проведении массового отбора в рыбоводстве.
24. Какие факторы позволяют ускорить мутационный процесс и какое значение это имеет для селекции?
25. Каким образом две особи, различающиеся по генотипу, могут иметь один фенотип? Что такое генотип и фенотип?
26. Каким образом ДНК регулирует синтез белков?
27. Каково цитологическое объяснение Менделевского расщепления?
28. Каковы важнейшие методы индивидуального отбора и как они могут быть использованы в рыбоводстве?
29. Классификация мутаций. Значение мутаций в эволюции.
30. Механизм определения пола. Гомогаметный и гетерогаметный пол.

31. Наследственная и ненаследственная изменчивость. Причины их проявления.
32. Наследственность и изменчивость.
33. Непрямое деление клетки, его фазы.
34. Образование женских половых клеток (овогенез).
35. Организация селекционно-племенной работы в рыбоводстве.
36. Основные функции мейоза.
37. Перспективы использования генной инженерии в рыбоводстве.
38. Получение "исключительных" по полу особей рыб.
39. Получение межлинейных гибридов. Их значение.
40. Порода. Поддержание структуры породы.
41. Почему в результате митоза возникают дочерние клетки с идентичным набором хромосом?
42. Предмет генетика, её цели и задачи.
43. Преимущества и недостатки индивидуального отбора.
44. Преимущества применения не родственного скрещивания в рыбоводстве.
45. Разные морфологические типы хромосом и половые хромосомы у рыб.
46. Расскажите об основных принципах организации племенного дела в рыбоводстве.
47. Регуляция пола у рыб и перспективы её использования.
48. Регуляция работы генов гормонами.
49. Регуляция синтеза белка в раннем развитии рыб.
50. Регуляция синтеза белка на уровне транскрипции и трансляции.
51. Результат скрещивания двух голых карпов между собою. Летальные гены.
52. Синтез белков в клетке.
53. Синтетическая гибридизация рыб.
54. Сперматогенез и овогенез у животных.
55. Сплайтинг в процессинге роль экзон и интронов.
56. Способы введения К-ДНК в икру рыб.
57. Стерильные особи, их получение генетическим путем.
58. Строение хромосом на микроскопическом и на молекулярном уровне.
59. Сущность и значение независимого распределения хромосом мейозе.
60. Сущность мейоза.
61. Сущность селекции.
62. Схема "Жакоба и Моно" регуляция биосинтеза ферментов.
63. Тепловодные и холодноводные и селекционные хозяйства.
64. Хромосомная теория наследственности. Её значение.
65. Хромосомные aberrации: факторы приводящие к хромосомным aberrациям.
66. Хромосомы рыб, их квалификация.
67. Хромосомы X и Y. Механизм определения пола у животных. Гомогаметный и гетерогаметный пол.
68. Что такое мутации? Какие типы мутаций Вы знаете?
69. Экспериментальное получение мутаций.

## 70. Эпигенетическое наследование.

## Тестовые вопросы по курсу «Генетика»

1) Предмет генетика изучает:	
a) физиологию клетки	
b) строение тканей	
c) наследственность и изменчивость	
d) микроскопию органелл	
e) физико-химический состав организмов	
2) Что является единицей сцепления хромосом?	
a) квадрилион	
b) морганида	
c) секунда	
d) милливольтметр	
e) один герц (Гц)	
3) Как меняется ploидность при мейозе?	
a) $2n \rightarrow n$	
b) $n \rightarrow n$	
c) $3n \rightarrow 2n$	
d) $3n \rightarrow n$	
e) $n \rightarrow 2n$	
4) Что вырезается из м-РНК в процессе путем сплайсинга?	
a) гены	
b) хромосомы	
c) экзоны	
d) интроны	
e) гипероны	
5) Какое вещество мутаген?	
a) керосин	
b) сахар	
c) поваренная соль	
d) мука	
e) формалин	
6) Где изображены половые хромосомы рыб?	
a) Xv (xy)	
b) vv (yy)	
c) XX (xy)	
d) vX (yx)	
e) vvX (yux)	
7) В какой группе крови проявляется неполное доминирование генов?	
a) AO	
b) BO	
c) AA	
d) BB	
e) AB	
8) В какой паре нерасхождение хромосом вызывает болезнь Дауна (цифры № пары хромосом)?	
a) (20)n	
b) (9)n+1	

c) $(14)n-1-1$	
d) $(16)n+1-1$	
e) $(21)n-1$	
9) В каком соотношении дано расщепление по генотипу 2-й закон Менделя?	
a) 1 : 3	
b) 1 : 2	
c) 1 : 3 : 2	
d) 1 : 2 : 1	
e) 2 : 1 : 3	
10) Какое соединение азотистых оснований в ДНК невозможно?	
a) А - Т	
b) Ц - Г	
c) Г - Ц	
d) А - Ц	
e) Т - А	
11) Какая формула указывает полигибридное скрещивание?	
a) $(5n+1)$	
b) $(3n+a)$	
c) $(c+a)^n$	
d) $(3+1)^n$	
e) $(4n+b)^2$	
12) Найдите фенотип (♂♀ – пол) (X и Y – половые хромосомы):	
a) XX♀	
b) XY♂	
c) YY♂	
d) XY♀	
e) XXX♀	
13) Какие лучи вызывают мутацию генов?	
a) красный свет	
b) яркий свет	
c) инфракрасные лучи	
d) зеленые лучи света	
e) ультрафиолетовые лучи	
14) Какой процесс относится к генной инженерии?	
a) стерилизация	
b) фрагментация	
c) клонирование ДНК	
d) рентгеноструктурный анализ ДНК	
e) гаструляция	
15) Какая рыба будет стерильной (кроме серебряного карася)?	
a) XX♀	
b) $3n♂$	
c) $n+1♀$	
d) $n-1♂$	
e) XY♀	
16) Укажите гетерогаметный пол:	
a) XX	
b) YY	
c) WZ	
d) WW	

e) ZZ	
17) Укажите гоносомы у рыб, в потомстве которых будут одни самцы:	
a) XY	
b) XX	
c) WZ	
d) YY	
e) XXY	
18) При какой полиплоидии можно получить стерильное потомство после скрещивания?	
a) 2n	
b) n	
c) 3n	
d) 4n	
e) 6n	
19) Какая хромосома несет голландрические признаки у млекопитающих?	
a) X	
b) Y	
c) W	
d) Z	
e) аутосома	
20) Где находится антикодон?	
a) в белке	
b) в полисахаридах	
c) в м-РНК	
d) на одной из цепей ДНК	
e) на одном конце т-РНК	
21) Где происходит транскрипция генетической информации?	
a) в митохондриях	
b) на одной из цепей ДНК при синтезе м-РНК	
c) при подходе т-РНК к кодону м-РНК	
d) в информосомах	
e) в аппарате Гольджи	
22) Какое количество аминокислот могло бы быть закодировано триплетами?	
a) 2 <sup>2</sup>	
b) 3 <sup>3</sup>	
c) 4 <sup>3</sup>	
d) 5 <sup>3</sup>	
e) 2 <sup>3</sup>	
23) Укажите анеуплоид – двойной трисомик:	
a) 2n+1+1	
b) 2n-1+1	
c) 2n-2	
d) 2n-2+1	
e) 2n-1-1	
24) Найдите "исключительную" по полу особь:	
a) XX	
b) XY	
c) X <sup>Y</sup>	
d) YY	
e) ZZ	
25) Какое потомство получится при скрещивании двух голых карпов?	

a) 2SSnn : 1SsWw	
b) 3SSNN : 1ssnn	
c) 2ss Nn : 1ssnn	
d) 3ssNN : 2SsNn	
e) 2SSnN : 2ssnn	
26) Как можно получить полиплоид?	
a) нагреванием	
b) добавлением кислоты	
c) замораживанием икры	
d) гидравлический удар по оплодотворенной икре	
e) растиранием икры	
27) Чем производится введение к-ДНК в икру рыб?	
a) скальпелем	
b) генным ружьем	
c) шприцем	
d) шпателем	
e) иглой	
28) К чему может привести инбридинг?	
a) к депрессии	
b) к увеличению роста	
c) к разрастанию плавников	
d) к изменению окраски рыб	
e) выпадению глаз	
29) Где формула Фальконера?	
a) $C = \frac{MK}{RW}$	
b) $R=SH^2$	
c) $R=Q+RC$	
d) $C=Mr+Mc$	
e) $X=qS+1$	
30) Укажите формулу наследуемости:	
a) $\sigma^2 + \sigma_E = 1$	
b) $G_{1+} \sigma_2 = 7$	
c) $H = \frac{c + d^2}{\sigma_g + \sigma_E}$	
d) $H = C^2 + CH^3$	
e) $H^2 = \frac{\sigma_g^2}{\sigma_g^2 + \sigma_E^2}$	
31) Какой метод в селекции относится к современным генетическим:	
a) отбор	
b) гибридизация	
c) искусственный мутагенез	
d) массовый отбор	
e) изучение модификационных признаков	
32) У какой рыбы проявится плеiotропное действие генов в процессе жизни (при наличии генов чешуи)?	
a) SSnn	
b) ssnn	
c) SsNn	

d) $S_{snn}$	
e) $ssNN$	
33) Назовите формулу эффективности семейного отбора:	
a) $R=H^2S$	
b) $C=KM+R$	
c) $R=1/3 cd$	
d) $R=SK+3M$	
e) $R_f=H_f^2 \cdot S_f$	
34) Найдите формулу фенотипической изменчивости:	
a) $\sigma_{ph}^2 = \sigma_g^2 + \sigma_E^2$	
b) $\sigma_{ph} = H^2 S d$	
c) $\sigma^2 = C^2 + d^2 + 1$	
d) $\sigma_{ph}^2 = g_2^2 + g_1^2$	
e) $\sigma_{sp}^2 = \frac{n}{N} \cdot 100$	
35) Какой генотип у голубых карпов?	
a) $b_1 b_2 b_3 b_4$	
b) $g_1 b_1 b_2$	
c) $bp, bd$	
d) $zg$	
e) $g_1 g_2 g_3$	
36) Чем регулируется дифференциальная активность генов:	
a) полисахаридами	
b) гормонами	
c) спиртами	
d) мутагенами	
e) канцерогенами	
37) Назовите общую формулу расщепления при полигибридном скрещивании:	
a) $(SS+10W)^2$	
b) $(27:9:1)^n$	
c) $(MK+C+1)^3$	
d) $(3+1)^n$	
e) $(3+c+d)^n$	
38) При каком сочетании половых хромосом организм человека будет нежизнеспособным?	
a) XX	
b) XY	
c) XO	
d) XXX	
e) YO	
39) У какого организма проявляется синдром "сверхженщины" при нерасхождении половых хромосом?	
a) XYX	
b) XO	
c) XXX	
d) XXY	
e) YO	
40) Набор хромосом приводящий к проявлению синдрома Шершевско-Тёрнера:	
a) XY	
b) XX	
c) XXX	

d) XO	
e) XY	
41) При каком наборе половых хромосом проявляется синдром Клайнфельтера:	
a) XX	
b) XXY	
c) XO	
d) XXY	
e) XXX	
42) В какой хромосоме находятся у рыб признаки сцепленные с полом передающие гены окраски у гуппи?	
a) Y	
b) X	
c) W	
d) Z	
e) A	
43) В какой хромосоме у млекопитающих находятся признаки сцепленные с полом?	
a) Y	
b) Z	
c) W	
d) X	
e) A	
44) Найдите набор генов носительницы гемофилии ( $X^h$ - хромосома с мутациями):	
a) YY	
b) $X^hY$	
c) XY	
d) $XX^h$	
e) XX	
45) У какого организма проявится дальтонизм (цветная слепота) ( $X^h$ - хромосома с мутацией)?	
a) $XX^h$	
b) $X^hY$	
c) XX	
d) XY	
e) WZ	
46) Потомство какого организма будет только самцами?	
a) XX	
b) XY	
c) ZZ	
d) WZ	
e) WW	
47) Какими генами определяется рост организма?	
a) полигенами	
b) доминантными генами	
c) рецессивными генами	
d) летальными генами	
e) матированными генами	
48) Какая рыба погибает от действия летальных генов?	
a) Ssnn	
b) SSnn	
c) SsNn	

d) SsNN	
e) ssNn	
49) Какой ген проявляет плейотропное действие?	
a) S	
b) N	
c) s	
d) n	
e) A	
50) В какой группе крови отмечено кодоменирование генов?	
a) OO	
b) AA	
c) BB	
d) AB	
e) AO	
51) Какой тип РНК несут кодоны?	
a) т-РНК	
b) м-РНК	
c) р-РНК	
d) с-РНК	
e) f-РНК	
52) Найдите мнوسомика двойного трисомика:	
a) n+1	
b) n+1-1	
c) n-1-1	
d) n-1+1+1	
e) n+1+1	
53) Укажите набор половых хромосом у гетерогаметной самки:	
a) WZ	
b) WW	
c) XY	
d) ZZ	
e) WZY	
54) Определите тип гибридизации для получения бестера:	
a) возвратное скрещивание	
b) синтетическая гибридизация	
c) промышленная гибридизация	
d) аналитическое скрещивание	
e) гетерозис	
55) В какой хромосоме у млекопитающих находятся гены сцепленные с полом?	
a) X	
b) Y	
c) Z	
d) A <sub>1</sub>	
e) A <sub>2</sub>	
56) Какое действие оказывает полиэтиленгликоль на геном двух организмов?	
a) Деградацию	
b) Денатурацию	
c) Стимуляцию	
d) Гибридизацию	
e) Ферментацию	

57) С помощью какого приема подсаживается к-ДНК в икру рыб?	
a) инъекции	
b) электропорации	
c) пертурбации	
d) мутагенеза	
e) рекапитуляции	
58) Из каких клеточных ядер невозможно клонировать организмы?	
a) ядра кишечного эпителия	
b) ядра плавательной перепонки	
c) ядра клеток печени	
d) ядра хрусталиков волокон	
e) ядра эмбрионов со стадии бластулы	
59) Что может осуществить с генетическим материалом полиэтиленгликоль:	
a) гибридизация генома	
b) мутации	
c) синхронизация репликации	
d) инверсия генов	
e) сплейсинг	
60) К чему приводит триклоидия у рыб, полученная искусственным путем?	
a) к манипуляциям	
b) к репликации генома	
c) к получению стерильных особей	
d) к митотической активности	
e) к фрагментации хромосом	
61) Что такое селекционный дифференциал?	
a) фактория	
b) разница среднего селекционируемого признака у отобранных особей, с тем же признаком в стаде рыб	
c) сумма составляющих средних признаков	
d) регрессия признаков	
e) параболическая селекция	
62) Укажите особь с женской гетерогаметностью:	
a) XY♂	
b) XX♀	
c) WW♀	
d) YY♂	
e) WZ♀	
63) Сколько редукционных телец выделяется после эквационного деления в мейозе?	
a) 1	
b) 4	
c) 2	
d) 3	
e) 5	
64) Какое вещество обладает мутагенными свойствами?	
a) керосин	
b) соляная кислота	
c) хлорид натрия	
d) формалин	
e) сахараза	
65) Где расположены и "бессмысленные кодоны"?	

a) в аминокислотах	
b) на концах м-РНК	
c) в т-РНК	
d) в белковых локусах	
e) в триплете	
66) Сколько витков делает ДНК на одном гистоновом октолизе в нуклеосоме?	
a) два	
b) один	
c) три	
d) 10,5 витков	
e) $\sqrt{2}$ витков	
67) В каком периоде клеточного цикла происходит репликация ДНК?	
a) М	
b) S	
c) G <sub>1</sub>	
d) G <sub>2</sub>	
e) G <sub>0</sub>	
68) Сколько нитей ДНК содержится в политенных хромосомах?	
a) одна	
b) две	
c) четыре	
d) сто	
e) 20 тысяч	
69) Укажите организм с инверсией пола:	
a) XX♀	
b) WZ♀	
c) YY♂	
d) ZZ♂	
e) XY♂	
70) В каких органеллах находится ДНК отличное от хромосомной?	
a) в половых хромосомах	
b) в митохондриях	
c) в одре клетки	
d) в нитях хромосом	
e) в центриолях	
71) Какими воздействиями передается цвет глаз?	
a) плейотропией	
b) полигинией	
c) эпистаром	
d) неполным доминированием	
e) комплементарностью	
72) При каких геномных мутациях ребенок не будет жить?	
a) XO	
b) XXX	
c) XXY	
d) YO	
e) XYY	

## ПАСПОРТ НА УЧЕБНО-МАТЕРИАЛЬНУЮ БАЗУ

<b>№</b>	<b>Наименование</b>	<b>Тип, марка</b>	<b>Кол-во</b>	<b>Наименование лаб. работы</b>
1	Схемы		10	на всех лабораторных занятиях
2	Наглядные плакаты		10	на всех лабораторных занятиях
3	Раздаточный материал		15	на всех лабораторных занятиях
4	Таблицы		50	на всех лабораторных занятиях
5	Видеофильмы		5	на всех лабораторных занятиях