

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА  
И ПРОДОВОЛЬСТВИЯ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ

ГЛАВНОЕ УПРАВЛЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ,  
НАУКИ И КАДРОВОЙ ПОЛИТИКИ

Учреждение образования  
«БЕЛОРУССКАЯ ГОСУДАРСТВЕННАЯ  
ОРДЕНОВ ОКТЯБРЬСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ  
И ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ  
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ АКАДЕМИЯ»

Г. И. Витко

# ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ

## ПРАКТИКУМ

*Рекомендовано учебно-методическим объединением  
по образованию в области сельского хозяйства в качестве  
учебно-методического пособия для студентов учреждений,  
обеспечивающих получение высшего образования I ступени  
по специальности 1-74 02 02 Селекция и семеноводство*

Горки  
БГСХА  
2022

УДК 575.17(075.8)

ББК 28.04я73

В54

*Рекомендовано методической комиссией  
агрономического факультета 25.05.2021 (протокол № 9)  
и Научно-методическим советом БГСХА 26.05.2021 (протокол № 9)*

Автор:

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент *Г. И. Витко*

Рецензенты:

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент *Е. В. Стрелкова*;

кандидат сельскохозяйственных наук, доцент *И. И. Сергеева*;

директор ГСХУ «Горецкая сортоиспытательная станция»

*А. В. Двойнишников*

**Витко, Г. И.**

В54      Генетика популяций. Практикум : учебно-методическое пособие / Г. И. Витко. – Горки : БГСХА, 2022. – 134 с.  
ISBN 978-985-882-203-3.

Изложены основные положения генетики популяций, приведены задания к лабораторным работам, рассмотрены примеры генетических ситуаций, предложены вопросы для самоконтроля и задачи для самостоятельного решения.

Для студентов учреждений, обеспечивающих получение высшего образования I ступени по специальности 1-74 02 02 Селекция и семеноводство.

УДК 575.17(075.8)

ББК 28.04я73

**ISBN 978-985-882-203-3**

© УО «Белорусская государственная  
сельскохозяйственная академия», 2022

## ПРЕДИСЛОВИЕ

*Генетика популяций* – это раздел генетики, изучающий закономерности наследования признаков и генетическую структуру популяции, а именно частоту встречаемости всевозможных генотипов и соответствующих аллелей.

Учебно-методическое пособие включает лабораторные работы и задания по определению генетической структуры популяции на основе использования закона Харди – Вайнберга, а также изучению изменения генетической структуры популяции под влиянием отбора, мутаций, миграций и других факторов эволюции. В пособие также входит освоение метода белковых маркеров для оценки полиморфизма популяции.

Каждая тема содержит теоретические выкладки, дополняющие материал лекций. Для усвоения материала изучаемых тем большое значение придается рассмотрению примеров, выполнению заданий с занесением данных в сводные таблицы, построению схем и графиков. Для выполнения лабораторных работ приводится список необходимых материалов и приборов, методические рекомендации, формы записи экспериментальных данных, их анализ. В конце каждой темы предлагаются вопросы для самоконтроля знаний и задачи для самостоятельного решения.

При составлении заданий были заимствованы примеры из пособий следующих авторов: Ч. Ли, 1978; О. Солбриг, Д. Солбриг, 1982; Л. З. Кайданов, 1996; Н. Н. Петрова, В. А. Двойнишников, 2004; Ю. П. Алтухов, 2013, и др.

# 1. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ. ЗАКОН ХАРДИ – ВАЙНБЕРГА

## 1.1. Определение частот аллелей и генотипов в популяции

**Задание 1.** Познакомиться с особенностями определения частот аллелей и генотипов в популяции.

В генетике популяций обычно имеют дело с большими совокупностями особей, гетерогенными по своему генетическому составу. Однако в большинстве случаев рассматривают не весь генофонд популяции, а только интересующую пару аллелей (например, А и а при моногибридном скрещивании).

Пусть в популяции имеются два аллеля А и а.

1. При условии неполного доминирования особи с генотипами АА, Аа и аа различаются по фенотипу (например, белая окраска цветков контролируется генотипом аа, красная – генотипом АА, розовая – генотипом Аа). В таком случае можно прямо сосчитать число особей с разными генотипами.

2. В случае полного доминирования особи с генотипами АА и Аа фенотипически неотличимы, так как имеют красную окраску цветков (рис. 1).

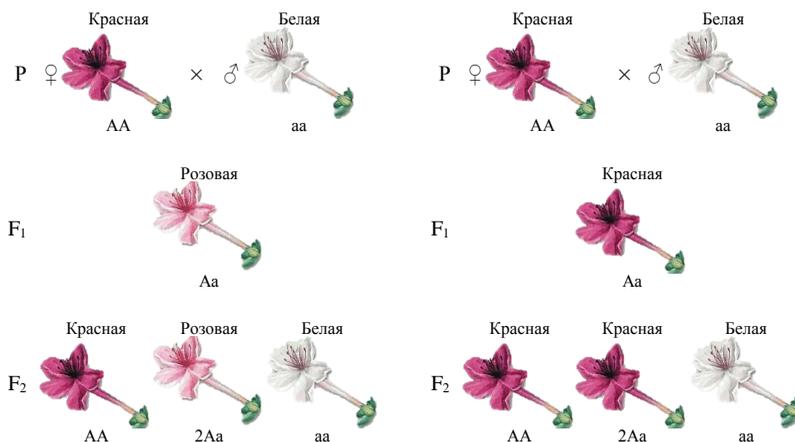


Рис. 1. Фенотипические различия у растений F<sub>2</sub> при различных типах аллельного взаимодействия генов

В обоих случаях во втором поколении образуются доминантные гомозиготы AA, гетерозиготы Aa и рецессивные гомозиготы aa. Обозначим растения с генотипом AA буквой P, растения с генотипом Aa – буквой G, растения с генотипом aa – буквой Q.

Пусть популяция состоит из N особей. Тогда число особей с генотипом AA составит  $n_P$ , с генотипом Aa –  $n_G$ , с генотипом aa –  $n_Q$ . При этом  $n_P + n_G + n_Q = N$ . Обычно вместо численностей рассматривают доли, или частоты, генотипов в популяции, принимая полную численность популяции за единицу:

$$P = \frac{n_P}{N}; \quad (1)$$

$$G = \frac{n_G}{N}; \quad (2)$$

$$Q = \frac{n_Q}{N}, \quad (3)$$

где P – доля доминантных гомозигот в популяции;

G – доля гетерозигот в популяции;

Q – доля рецессивных гомозигот в популяции.

Тогда имеем равенство

$$P + G + Q = 1. \quad (4)$$

### **Пример.**

В популяции озимой ржи 320 растений имеют генотип AA, 580 растений – Aa и 300 растений – aa.

Определите долю гомозигот и гетерозигот в популяции.

**Решение.**

Озимая рожь

$n_P = 320$  растений;

$n_G = 580$  растений;

$n_Q = 300$  растений.

1. Определяем общее количество растений в популяции:

$$N = n_P + n_G + n_Q = 320 + 580 + 300 = 1200 \text{ растений.}$$

2. Определяем долю доминантных гомозигот по формуле (1):

$$P = \frac{n_P}{N} = \frac{320}{1200} = 0,267 \text{ (или 26,7 \%)}.$$

3. Определяем долю гетерозигот по формуле (2):

$$G = \frac{n_G}{N} = \frac{580}{1200} = 0,483 \text{ (или 48,3 \%)}.$$

4. Определяем долю рецессивных гомозигот по формуле (3):

$$Q = \frac{n_Q}{N} = \frac{300}{1200} = 0,250 \text{ (или 25,0 \%)}.$$

5. Проверяем равенство (4):

$$P + G + Q = 0,267 + 0,483 + 0,250 = 1,000.$$

Перейдем к понятию частоты аллелей. Если численность особей в популяции равна  $N$ , то общее число аллелей данного гена будет равно  $2N$ , так как каждая особь содержит 2 аллеля.

Если аллель  $A$  встречается в популяции в  $n_A$  случаях, то его частота будет равна  $\frac{n_A}{2N}$ . Эту величину обозначают обычно выражением  $p_A$ .

Частота аллеля  $a$  будет равна  $\frac{n_a}{2N}$ . Ее обозначают выражением  $q_a$ . Сумма аллелей  $A$  и  $a$  у всех особей популяции равна общей численности аллелей данного гена, т. е.  $n_A + n_a = 2N$ . Если поделить обе части этого равенства на  $2N$ , то получится формула

$$\frac{n_A}{2N} + \frac{n_a}{2N} = \frac{2N}{2N},$$

$$p_A + q_a = 1. \quad (5)$$

### **Пример.**

В популяции тимофеевки луговой 2000 особей. Аллель  $A$  встречается в 2400 случаях, аллель  $a$  – 1600.

Определите частоты аллелей  $A$  и  $a$  в данной популяции.

**Решение.**

Тимофеевка луговая

$N = 2000$  растений;

$n_A = 2400$ ;

$n_a = 1600$ .

1. Определяем число аллелей в популяции:

$$n_A + n_a = 2400 + 1600 = 4000 \text{ аллелей.}$$

2. Определяем частоту доминантного аллеля  $A$ :

$$p_A = \frac{n_A}{2N} = \frac{2400}{4000} = 0,60 \text{ (или 60,0 \%)}.$$

3. Определяем частоту рецессивного аллеля *a*:

$$q_a = \frac{n_a}{2N} = \frac{1600}{4000} = 0,40 \text{ (или } 40,0 \text{ \%)}.$$

4. Проверяем равенство (5):

$$p_A + q_a = 0,60 + 0,40 = 1,00.$$

Основные величины, характеризующие популяцию, не являются независимыми. Если известны значения *P*, *G* и *Q*, то всегда можно найти значения *p<sub>A</sub>* и *q<sub>a</sub>*.

Каждая особь с генотипом *AA* несет два аллеля *A*, а каждая особь с генотипом *Aa* – один такой аллель. Следовательно, в популяции всего  $2n_P + n_G$  аллелей *A*. Общее количество аллелей данного гена в популяции равно  $2N$ . Отсюда частота аллеля *A* равна:

$$p_A = \frac{2n_P}{2N} + \frac{n_G}{2N},$$
$$p_A = P + \frac{G}{2}. \quad (6)$$

Эти же рассуждения справедливы для рецессивного аллеля *a*. Так, каждая особь с генотипом *aa* несет два аллеля *a*, а каждая особь с генотипом *Aa* – один такой аллель. Таким образом, в популяции всего  $2n_Q + n_G$  аллелей *a*. Общее количество аллелей данного гена в популяции равно  $2N$ . Следовательно, частота аллеля *a* равна:

$$q_a = \frac{2n_Q}{2N} + \frac{n_G}{2N},$$
$$q_a = Q + \frac{G}{2}. \quad (7)$$

### **Пример.**

В популяции гречихи растения с генотипом *AA* встречаются с частотой 30 %, с генотипом *Aa* – 50 %, с генотипом *aa* – 20 %.

Определите частоты аллелей *A* и *a*.

**Решение.**

Гречиха  
*P* = 30 %;  
*G* = 50 %;  
*Q* = 20 %.

1. Частоты генотипов переводим в доли:

$$P = 30 \% = 0,30;$$

$$G = 50 \% = 0,50;$$

$$Q = 20 \% = 0,20.$$

2. Находим частоту доминантного аллеля по формуле (6):

$$pA = P + \frac{G}{2} = 0,30 + \frac{0,50}{2} = 0,30 + 0,25 = 0,55.$$

3. Находим частоту рецессивного аллеля по формуле (7):

$$q_a = Q + \frac{G}{2} = 0,20 + \frac{0,50}{2} = 0,20 + 0,25 = 0,45.$$

4. Проверяем равенство (5):

$$pA + q_a = 0,55 + 0,45 = 1,00.$$

В табл. 1 представлены распределения генотипических частот в двух группах популяций. Пользуясь формулами (6) и (7), можно определить, что каждая популяция группы I имеет значения  $pA$  и  $q_a$ , равные 0,5, тогда как в каждой популяции группы II  $pA$  составляет 0,7, а  $q_a$  – 0,3.

Таблица 1. Распределение генотипических частот в двух группах популяций

Популяции					
I			II		
P	G	Q	P	G	Q
0,00	1,00	0,00	0,40	0,60	0,00
0,10	0,80	0,10	0,49	0,42	0,09
0,25	0,50	0,25	0,60	0,20	0,20
0,36	0,28	0,36	0,68	0,04	0,28
0,50	0,00	0,50	0,70	0,00	0,30
$pA = q_a = 0,5$			$pA = 0,7; q_a = 0,3$		

Следовательно, одним и тем же значениям частот аллелей может соответствовать бесконечное множество распределений частот генотипов.

Однако существует условие, которое упорядочивает зависимость между генотипическими и аллельными частотами. Это условие заключается в случайном характере скрещиваний между особями в популяции. Популяции, в которых осуществляются свободные скрещивания, называются **панмиктическими**.

Закономерность, которой должно подчиняться в панмиктической популяции распределение частот трех генотипических классов, была установлена в 1908 г. независимо друг от друга английским математиком Г. Харди и немецким медиком В. Вайнбергом.

Пусть в исходном поколении частоты доминантного и рецессивного аллелей и у тычиночных растений ( $\sigma$ ), и у пестичных растений ( $\rho$ ) равны  $pA$  и  $qa$ . Это значит, что гаметы с аллелями  $A$  встречаются с частотой  $p$ , а гаметы с аллелями  $a$  – с частотой  $q$ . Большинство видов растений размножаются половым путем при свободном скрещивании, обеспечивающем равновероятную встречаемость любых гамет.

Вероятность встретить гамету  $A$  равна  $p$ . Вероятность того, что случайно встретятся две такие гаметы и образуют зиготу, равна  $p^2$ . Точно так же вероятность возникновения зиготы  $aa$  равна  $q^2$ . Вероятность возникновения гетерозиготы  $Aa$  равна  $2pq$  (табл. 2).

Таблица 2. Равновероятная встречаемость гамет при свободном опылении растений в моногенной популяции

$\sigma$	$\rho$	
	$pA$	$qa$
$pA$	$p^2AA$	$pqAa$
$qa$	$pqAa$	$q^2aa$

Таким образом, в панмиктической популяции после первого скрещивания установится такое соотношение генотипов:

$$p^2AA + 2pqAa + q^2aa = 1,$$

или

$$P + G + Q = 1. \tag{8}$$

Это соотношение называют **законом Харди – Вайнберга**. Данный закон имеет следующую формулировку: в элементарной популяции для аутосомных генов при любом соотношении частот генотипов в исходном поколении после первого скрещивания устанавливается следующее соотношение частот генотипов:  $p^2AA + 2pqAa + q^2aa = 1$ , которое затем сохраняется в последующих поколениях.

Следует учесть, что равновесие достигается за одно поколение. Какими бы ни были значения частот аллелей ( $pA$  и  $qa$ ), достаточно одного поколения случайных скрещиваний, чтобы генетические частоты потомков стали  $p^2AA$ ,  $2pqAa$  и  $q^2aa$ .

Действие закона Харди – Вайнберга предполагает выполнение ряда обязательных условий:

- 1) популяция имеет неограниченно большую численность;
- 2) все особи могут совершенно свободно скрещиваться;
- 3) все генотипы одинаково плодовиты, жизнеспособны и не подвергаются отбору;
- 4) мутации, миграции и др. отсутствуют.

**Задание 2.** Определить частоты различных генотипов в популяции в последующих поколениях при панмиксии с учетом диаллельной схемы.

По закону Харди – Вайнберга в свободно скрещивающейся популяции исходное соотношение в потомстве гомозигот и гетерозигот остается постоянным.

Например, в популяции, в которой распределяется одна пара аллельных генов А и а, особи будут иметь один из следующих трех генотипов: АА, Аа или аа. Другие сочетания невозможны.

Предположим, что эти генотипы находятся в популяции в соотношении  $\frac{1}{4} AA + \frac{1}{2} Aa + \frac{1}{4} aa$ . При панмиксии возможности для случайного скрещивания между собой носителей всех трех генотипов одинаковы (табл. 3).

Таблица 3. Случайное скрещивание трех генотипов в панмиктической популяции (диаллельная схема)

♂	♀		
	AA	Aa	aa
AA	1	2	3
Aa	4	5	6
aa	7	8	9

Примечание. Цифрами указаны порядковые номера возможных скрещиваний трех генотипов.

В связи с этим исходное соотношение гомозигот и гетерозигот должно сохраниться в потомстве. Докажем это, установив все возможные скрещивания и их частоту (табл. 4).

Сокращая, получим  $\frac{1}{4} AA + \frac{1}{2} Aa + \frac{1}{4} aa$ . Следовательно, любая популяция, в которой распределение аллельных генов А и а соответствует отношению  $p^2AA + 2pqAa + q^2aa = 1$ , находится в состоянии генетического равновесия.

Если в такой популяции не действует отбор и не возникают мутации, исходная частота аллелей сохранится во всех последующих поколениях.

Таблица 4. Типы скрещиваний и частоты потомков в панмиктической популяции

№ скрещивания	Тип скрещивания	Частоты скрещивания	Потомство		
			AA	Aa	aa
1	AA × AA	$\frac{1}{4} \times \frac{1}{4}$	$\frac{1}{16}$		
2	AA × Aa	$\frac{1}{4} \times \frac{1}{2}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{16}$	
3	AA × aa	$\frac{1}{4} \times \frac{1}{4}$		$\frac{1}{16}$	
4	Aa × AA	$\frac{1}{2} \times \frac{1}{4}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{16}$	
5	Aa × Aa	$\frac{1}{2} \times \frac{1}{2}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{1}{16}$
6	Aa × aa	$\frac{1}{2} \times \frac{1}{4}$		$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{16}$
7	aa × AA	$\frac{1}{4} \times \frac{1}{4}$		$\frac{1}{16}$	
8	aa × Aa	$\frac{1}{4} \times \frac{1}{2}$		$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{16}$
9	aa × aa	$\frac{1}{4} \times \frac{1}{4}$			$\frac{1}{16}$
Сумма			$\frac{4}{16}$	$\frac{8}{16}$	$\frac{4}{16}$

**Искусственные популяции** – это сбалансированные, равновесные популяции, в которых частоты аллелей подобраны таким образом, что частота встречаемости генотипа, контролирующего важный хозяйственно полезный признак, будет наибольшей.

### Лабораторная работа 1. Составление искусственных популяций сортов сахарной свеклы и других культур

**Цель:** составить популяцию сахарной свеклы с необходимыми частотами генотипов.

**Материалы и оборудование:**

- 1) данные о частоте встречаемости аллеля, имеющего важное народнохозяйственное значение;
- 2) калькулятор.

**Ход работы:**

- 1) определите частоты аллелей и необходимого генотипа в исходной популяции;

2) постройте график зависимости частоты необходимого генотипа от частоты рецессивного аллеля;

3) определите, при какой частоте рецессивного аллеля частота необходимого генотипа будет наибольшей;

4) постройте графики зависимости других генотипов от частоты рецессивного аллеля;

5) сформулируйте вывод о генетической структуре искусственной популяции.

**Пример.**

Сорта сахарной свеклы различаются по частоте встречаемости аллелей изоферментных локусов Idh-1 и Idh-2. Установлено, что гомозиготы по аллелю Idh-1 (обозначим их aa) встречаются достаточно редко: одно растение на 20000 растений.

Увеличение доли гетерозигот в популяции позволяет получить повышенное содержание сахара в урожае корнеплодов. В связи с этим требуется установить наиболее приемлемые частоты аллелей и составить искусственную популяцию.

**Решение.**

Сахарная свекла

$N = 20000$  растений;

$n_Q = 1$  растение.

1. Определяем частоты аллелей и генотипов в популяции:

а) записываем формулу Харди – Вайнберга:

$$p^2 AA + 2pq Aa + q^2 aa = 1;$$

$$P + G + Q = 1;$$

б) рассчитываем долю рецессивных гомозигот в популяции:

$$Q = \frac{n_Q}{N} = \frac{1}{20000} = 0,00005;$$

в) значение  $Q$  соответствует значению  $q^2 aa$ . Отсюда находим частоту рецессивного аллеля  $qa$ :

$$q^2 aa = Q = 0,00005.$$

$$qa = \sqrt{q^2 aa} = \sqrt{0,00005} = 0,0071;$$

г) определяем частоту доминантного аллеля  $pA$ :

$$pA = 1 - qa = 1 - 0,0071 = 0,9929;$$

д) определяем долю гетерозигот в данной популяции:

$$G = 2pqAa = 2 \cdot pA \cdot qa = 2 \cdot 0,9929 \cdot 0,0071 = 0,0141 \approx \frac{1}{71}.$$

Следовательно, в среднем одно растение из 71 является гетерозиготным.

2. Строим график зависимости доли гетерозигот от частоты встречаемости аллеля *Idh-1* (*qa*).

Доля гетерозигот в элементарной популяции определяется по формуле  $G = 2pqAa = 2 \cdot pA \cdot qa$ . Если значение *qa* известно, то значение *pA* можно рассчитать по формуле  $pA = 1 - qa$ . Таким образом, получаем формулу  $G = 2 \cdot (1 - qa) \cdot qa = 2 \cdot (qa - q^2aa)$ .

Подставляя все возможные значения *qa* от 0,1 до 1,0 в данную формулу, получаем график зависимости *G* от *qa* (рис. 2).

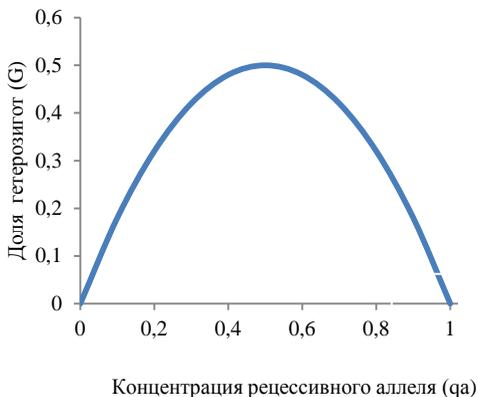


Рис. 2. Распределение доли гетерозигот в зависимости от частоты рецессивного аллеля

3. Определяем, при какой частоте рецессивного аллеля доля гетерозигот будет наибольшей.

При частоте рецессивного аллеля равной 0,5 наблюдается максимальная доля гетерозигот в популяции (50 %).

4. Строим графики зависимости других генотипов от частоты рецессивного аллеля.

Такие же графики зависимости доли гомозигот от концентрации гена можно построить для доминантных и рецессивных гомозигот (рис. 3).

Доля рецессивных гомозигот в популяции определяется по формуле  $Q = q^2aa = (qa)^2$ . Значения *qa* изначально известны.

Доля доминантных гомозигот в популяции определяется по формуле  $P = p^2AA = (pA)^2$ . Значение  $pA$  можно вычислить по формуле  $pA = 1 - qa$ . Таким образом, получаем формулу  $P = p^2AA = (1 - qa)^2$ .

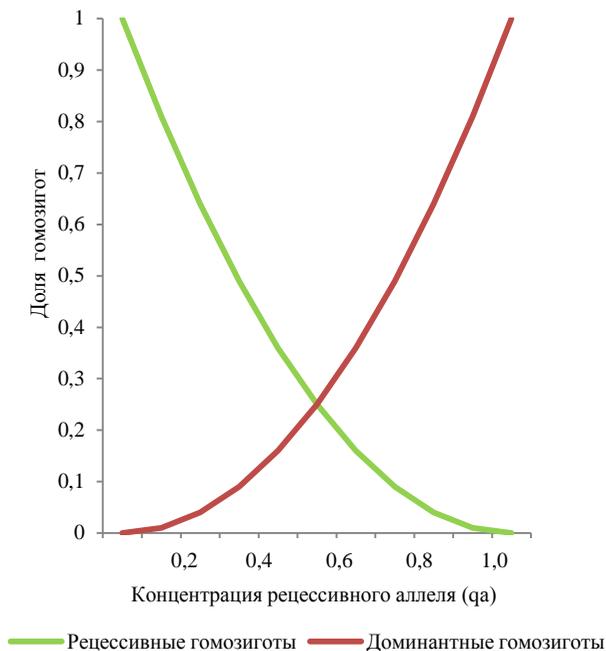


Рис. 3. Распределение долей доминантных и рецессивных гомозигот в зависимости от частоты рецессивного аллеля

Подставляя все возможные значения  $qa$  и  $pA$  от 0,1 до 1,0 в приведенные формулы, получаем графики зависимости  $P$  и  $Q$  от  $qa$ . Так, при частоте рецессивного аллеля 0,5 доля гомозигот в популяции составит 25 %.

*5. Формулируем вывод о генетической структуре искусственной популяции.*

При частоте рецессивного аллеля 0,5 доля гетерозигот в популяции составит 50 %. Следовательно, в искусственно составленной популяции каждое второе растение должно быть гетерозиготным. Доля рецессивных и доминантных гомозигот при этом составит 25 %.

Аналогичным образом составляют искусственные популяции сортов подсолнечника, ржи и других культур.

## Вопросы для самоконтроля

1. Расскажите о методике расчета долей гомозигот и гетерозигот в популяции на основе количественных данных по генотипам.
2. Чему равна сумма частот генотипов в популяции? Приведите формулу.
3. Чему равна сумма частот аллелей в популяции? Приведите формулу.
4. Расскажите о методике расчета частот аллелей на основе частот генотипов.
5. Какие популяции называются панмиктическими?
6. Какой формулой можно описать закон Харди – Вайнберга?
7. Назовите условия, при которых выполняется закон Харди – Вайнберга.
8. Происходят ли изменения аллельных частот в последующих поколениях при соблюдении закона Харди – Вайнберга?
9. Что такое искусственные популяции?
10. Расскажите об особенностях построения графиков зависимости гомозигот и гетерозигот от частоты рецессивного аллеля.

### 1.2. Определение генетической структуры моногенной популяции

**Задание 1.** Познакомиться с методикой определения генетической структуры популяции.

**Генетической структурой популяции** называется соотношение частот доминантного и рецессивного аллелей ( $A$  и  $a$ ), а также частот гомозиготных ( $AA$  и  $aa$ ) и гетерозиготного ( $Aa$ ) генотипов, определяемых в процентах или долях единицы.

Например, генетическая структура популяции может быть записана таким образом:  $0,5 A:0,5 a$  или  $50 \% A:50 \% a$ ;  $0,25 AA:0,50 Aa:0,25 aa$  или  $25 \% AA:50 \% Aa:25 \% aa$ .

Генетическая структура панмиктической популяции может:

- 1) быть в состоянии равновесия и не изменяться в поколениях;
- 2) претерпевать динамические изменения под воздействием отбора, мутагенеза и других причин.

**Равновесием генетической структуры** панмиктической популяции называется сохранение в поколениях частот аллелей и генотипов.

Генетическая структура панмиктической популяции подчиняется закону Харди – Вайнберга.

### Пример.

Установлено, что у кукурузы в отдельных гибридных популяциях растения-альбиносы (генотип  $aa$ ) встречаются с частотой 0,0025.

1. Определите частоту аллеля  $a$  в исходной популяции.
2. Определите частоту аллеля  $A$  в исходной популяции.
3. Определите частоту генотипа  $AA$  в исходной популяции.
4. Определите частоту генотипа  $Aa$  в исходной популяции.
5. Вычислите частоту доминантного аллеля ( $pA$ ) и частоту рецессивного аллеля ( $qa$ ) в следующих выборках из популяций: а) 400 особей  $A\_$  и 100 особей  $aa$ ; б) 700 особей  $A\_$  и 300 особей  $aa$ ; в) 180 особей  $A\_$  и 20 особей  $aa$ ; г) 60 особей  $A\_$  и 40 особей  $aa$ .

### Решение.

#### Кукуруза

Окраска всходов:

$A$  – зеленая;

$a$  – белая.

$Q = 0,0025$ .

1. Частоты генов и генотипов в популяции подчиняются закону Харди – Вайнберга:

$$\begin{aligned} p^2AA + 2pqAa + q^2aa &= 1; \\ P + G + Q &= 1; \\ &0,0025. \end{aligned}$$

Частота рецессивного генотипа ( $Q$ ) соответствует доле рецессивных гомозигот в популяции ( $q^2aa$ ). Зная  $q^2aa$ , можно определить частоту рецессивного аллеля ( $qa$ ) в данной популяции:

$$\begin{aligned} q^2aa &= Q = 0,0025. \\ qa &= \sqrt{q^2aa} = \sqrt{0,0025} = 0,05. \end{aligned}$$

2. Определяем частоту доминантного аллеля ( $pA$ ), используя формулу  $pA + qa = 1$ :

$$pA = 1 - qa = 1 - 0,05 = 0,95.$$

3. Определяем частоту доминантных гомозигот по формуле  $P = p^2AA$ :

$$P = p^2AA = (pA)^2 = 0,95^2 = 0,9025 \text{ (или } 90,25 \text{ \%)}.$$

4. Определяем частоту гетерозигот по формуле  $G = 2pqAa$ :

$$G = 2pqAa = 2 \cdot pA \cdot qa = 2 \cdot 0,95 \cdot 0,05 = 0,0950 \text{ (или } 9,50 \text{ \%)}.$$

Таким образом, исходная популяция состоит на 90,25 % из генотипа AA, на 9,5 % из генотипа Aa и на 0,25 % из генотипа aa.

5. Чтобы вычислить частоты доминантного и рецессивного аллелей (pA и qa) в выборках из популяции, работаем по следующей схеме:

1) определяем объем выборки:  $N = P + G + Q$ ;

2) определяем частоту рецессивного генотипа:  $q^2aa = Q = \frac{nQ}{N}$ ;

3) определяем частоту рецессивного аллеля:  $qa = \sqrt{q^2aa}$ ;

4) определяем частоту доминантного аллеля:  $pA = 1 - qa$ .

Получаем следующие результаты:

а) частота (q) аллеля a = 0,44; частота (p) аллеля A = 0,56;

б) частота (q) аллеля a = 0,54; частота (p) аллеля A = 0,46;

в) частота (q) аллеля a = 0,32; частота (p) аллеля A = 0,68;

г) частота (q) аллеля a = 0,63; частота (p) аллеля A = 0,37.

**Задание 2.** Ознакомьтесь с понятиями «ассортативное скрещивание» и «дисассортативное скрещивание».

Из равенства  $p^2AA + 2pqAa + q^2aa = 1$  следует, что отношение гомо- и гетерозиготных генотипов в популяции можно записать следующим образом:

$$\frac{G}{\sqrt{PQ}} = \frac{2pqAa}{\sqrt{p^2AA \cdot q^2aa}} = 2,$$

или

$$G^2 = 4PQ. \quad (9)$$

Если выполняется данное равенство, можно утверждать, что частоты генов и генотипов находятся в равновесии, т. е. в популяции выполняется закон Харди – Вайнберга.

Если данное равенство нарушено в пользу гомозигот ( $4PQ > G^2$ ), то говорят, что имело место **ассортативное скрещивание** – предпочтительное скрещивание между «родственными» генотипами, т. е. родительские пары состоят из особей более похожих одна на другую, чем случайные особи в популяции.

Если же в популяции наблюдается избыток гетерозигот ( $G^2 > 4PQ$ ), то говорят, что имеет место **дисассортативное скрещивание** – предпочтительное скрещивание между «неродственными» генотипами, т. е. скрещиваются особи менее сходные по определенному признаку, чем произвольные особи популяции.

**Пример.**

Популяция гречихи насчитывала 800 растений, в том числе 189 растений имели генотип АА, 370 растений – генотип Аа, остальные – аа.

Определите, выполняется ли закон Харди – Вайнберга.

**Решение.**

Гречиха

N = 800 растений;

n<sub>P</sub> = 189 растений;

n<sub>G</sub> = 370 растений.

1. Определяем количество растений с генотипом аа:

$$n_Q = N - n_P - n_G = 800 - 189 - 370 = 241.$$

2. Определяем частоту генотипа аа в данной популяции:

$$Q = \frac{n_Q}{N} = \frac{241}{800} = 0,3012 \text{ (или 30,12 \%)}.$$

3. Определяем частоты генотипов АА и Аа в популяции:

$$P = \frac{n_P}{N} = \frac{189}{800} = 0,2363 \text{ (или 23,63 \%)};$$

$$G = \frac{n_G}{N} = \frac{370}{800} = 0,4625 \text{ (или 46,25 \%)}.$$

4. Проверяем равенство  $G^2 = 4PQ$ :

$$G^2 = 0,4625^2 = 0,2139;$$

$$4PQ = 4 \cdot 0,2363 \cdot 0,3012 = 0,2847;$$

$$0,2139 < 0,2847, \text{ т. е. } G^2 < 4PQ.$$

Таким образом, закон Харди – Вайнберга не выполняется. Равновесие нарушено в пользу гомозигот, т. е. имело место ассортативное скрещивание.

## **Лабораторная работа 2. Определение генетической структуры популяции озимой ржи, кукурузы, подсолнечника по признакам семян**

**Цель:** определить генетическую структуру популяции озимой ржи, кукурузы, подсолнечника в поколениях.

**Материалы и оборудование:**

1) зерновки районированных сортов ржи;

- 2) початки кукурузы;
- 3) семечки подсолнечника;
- 4) калькулятор.

**Ход работы.**

1) проанализируйте среднюю пробу конкретной культуры. Подсчитайте в образце семян количество зерен с рецессивным фенотипом, т. е. с белой окраской для озимой ржи, восковидным эндоспермом у кукурузы, отсутствием панцирного слоя у подсолнечника;

2) определите частоты аллелей в исходной популяции;

3) определите генетическую структуру исходной популяции;

4) определите генетическую структуру популяции для трех последующих поколений;

5) сформулируйте вывод.

**Пример.**

Из 4000 проанализированных зерновок озимой ржи 160 имеют белую окраску.

Определите генетическую структуру популяции озимой ржи в поколениях.

**Решение.**

Озимая рожь

Окраска зерна:

A – желтая окраска;

a – белая окраска.

1. *Определяем общее количество семян в пробе и количество семян с рецессивным признаком:*

$N = 4000$  семян;

$n_Q = 160$  семян.

2. *Определяем частоты аллелей в популяции:*

а) *записываем формулу Харди – Вайнберга:*

$$p^2 AA + 2pq Aa + q^2 aa = 1;$$

$$P + G + Q = 1;$$

б) *определяем частоту рецессивных гомозигот в популяции:*

$$Q = \frac{n_Q}{N} = \frac{160}{4000} = 0,04 \text{ (или 4 \%);}$$

в) *частота рецессивного генотипа (Q) соответствует доле рецессивных гомозигот в популяции ( $q^2 aa$ ). Зная  $q^2 aa$ , можно определить частоту рецессивного аллеля (q) в данной популяции:*

$$q^2aa = Q = 0,04.$$

$$qa = \sqrt{q^2aa} = \sqrt{0,04} = 0,2 \text{ (или 20 \%)};$$

2) определяем частоту доминантного аллеля:

$$pA = 1 - qa = 1 - 0,2 = 0,8 \text{ (или 80 \%)}.$$

3. Определяем генетическую структуру данной популяции:

а) определяем частоту доминантных гомозигот в популяции:

$$P = p^2AA = (pA)^2 = 0,8^2 = 0,64 \text{ (или 64 \%)};$$

б) определяем частоту гетерозигот в популяции:

$$G = 2pqAa = 2 \cdot pA \cdot qa = 2 \cdot 0,8 \cdot 0,2 = 0,32 \text{ (или 32 \%)}.$$

Генетическая структура популяции будет иметь следующий вид: 0,64 AA:0,32 Aa:0,04 aa; pA = 0,8; qa = 0,2.

4. Определяем генетическую структуру популяции в трех последующих поколениях. Данные вносим в табл. 5.

Таблица 5. Состояние генетического равновесия в панмиктической популяции озимой ржи

Поколение	Частота генотипов			Частота аллелей	
	AA	Aa	aa	A	a
Исходное	0,64	0,32	0,04	0,8	0,2
F <sub>1</sub>	0,64	0,32	0,04	0,8	0,2
F <sub>2</sub>	0,64	0,32	0,04	0,8	0,2
F <sub>3</sub>	0,64	0,32	0,04	0,8	0,2

5. Формулируем вывод о генетической структуре популяции в последующих поколениях.

Частоты рецессивного и доминантного аллелей в последующих поколениях не меняются, следовательно, частоты доминантных и рецессивных гомозигот и частота гетерозигот остаются также неизменными.

В соответствии с вариантами, приведенными в табл. 6, определите генетическую структуру популяций кукурузы, подсолнечника и озимой ржи в поколениях.

Таблица 6. Задания для лабораторной работы 2

Вариант	Культура	Рецессивный признак	Количество семян в пробе, шт.	Количество семян с рецессивным признаком, шт.
1	Кукуруза	Восковидный эндосперм	2500	302
2	Подсолнечник	Беспанцирность семян	2000	214
3	Озимая рожь	Белая окраска семян	3500	450
4	Кукуруза	Восковидный эндосперм	5000	819
5	Подсолнечник	Беспанцирность семян	2900	460
6	Озимая рожь	Белая окраска семян	4500	900
7	Кукуруза	Восковидный эндосперм	3000	189
8	Подсолнечник	Беспанцирность семян	4000	180
9	Озимая рожь	Белая окраска семян	2200	500
10	Кукуруза	Восковидный эндосперм	4200	637
11	Подсолнечник	Беспанцирность семян	2800	153
12	Озимая рожь	Белая окраска семян	2400	301
13	Кукуруза	Восковидный эндосперм	3600	406
14	Подсолнечник	Беспанцирность семян	4200	128
15	Озимая рожь	Белая окраска семян	3200	165
16	Кукуруза	Восковидный эндосперм	1500	101
17	Подсолнечник	Беспанцирность семян	3700	516
18	Озимая рожь	Белая окраска семян	1200	108
19	Кукуруза	Восковидный эндосперм	4600	229
20	Подсолнечник	Беспанцирность семян	2100	364

### Вопросы для самоконтроля

1. Что такое генетическая структура популяции?
2. В каких состояниях может находиться генетическая структура панмиктической популяции?
3. Что представляет собой равновесие генетической структуры панмиктической популяции?
4. Под воздействием каких факторов популяция претерпевает динамические изменения?
5. Какая зависимость существует между отношением гомо- и гетерозиготных генотипов в популяции?
6. Какие скрещивания называются ассортативными?
7. Какие скрещивания называются дисассортативными?
8. Расскажите о методике проверки выполнения закона Харди – Вайнберга.
9. Расскажите о методике определения генетической структуры популяции озимой ржи, кукурузы, подсолнечника.
10. Как изменятся частоты гомо- и гетерозигот в популяции, если частоты аллелей в последующих поколениях останутся постоянными?

## Задачи

### Задача 1.

У свеклы карминово-красная окраска мякоти корнеплода определяется доминантным геном, белая – рецессивным геном.

В панмиктической популяции столовой свеклы из 2460 проанализированных растений 72,8 % корнеплодов были карминово-красные и 27,2 % – с белой окраской.

1. Сколько растений имеют рецессивный признак?
2. Чему равна частота доминантного аллеля в данной популяции?
3. Сколько растений являются гетерозиготами?
4. Сколько растений являются доминантными гомозиготами?
5. Чему равен процент гетерозигот у сорта Бордо, если при оценке установлено, что в посеве содержится 28,8 % растений с белой окраской корнеплода?

### Задача 2.

У озимой ржи сорта Белая вежа антоциановая (красно-фиолетовая) окраска всходов обусловлена доминантным аллелем А, зеленая – рецессивным аллелем а.

На участке площадью в 0,5 га произрастает 2 млн. растений. При анализе растений на площадях 1 м<sup>2</sup> было установлено, что 87 % растений имеют антоциановые всходы, остальные – зеленые.

1. Сколько растений (%) имеют зеленую окраску всходов?
2. Чему равна частота рецессивного аллеля в данной популяции?
3. Чему равна частота доминантного аллеля в данной популяции?
4. Сколько растений в данной популяции имеют генотип Аа?
5. Сколько растений в данной популяции имеют генотип АА?

### Задача 3.

У костреца безостого встречаются растения-альбиносы (рецессивный признак).

В панмиктической популяции из 2420 растений 50 имеют белую окраску листьев.

1. Сколько растений (%) имеют рецессивный признак?
2. Чему равна частота рецессивного аллеля в данной популяции?
3. Чему равна частота доминантного аллеля в данной популяции?
4. Сколько растений являются доминантными гомозиготами?
5. Сколько растений являются гетерозиготами?

### Задача 4.

У кукурузы высокорослость растений доминирует над карликовостью.

При проведении анализа посева кукурузы было обнаружено 64 % высокорослых растений и 36 % карликовых. Число анализируемых растений составило 400.

1. Чему равна частота рецессивного аллеля в данной популяции?
2. Чему равна частота доминантного аллеля в данной популяции?
3. Сколько растений являются доминантными гомозиготами?
4. Сколько растений (%) являются гетерозиготами?
5. Сколько растений являются гетерозиготами?

**Задача 5.**

У дикорастущей земляники красная окраска ягод доминирует над белой.

В популяции земляники, состоящей из 1560 растений, 72 растения имеют белую окраску ягод.

1. Чему равна частота рецессивного аллеля в данной популяции?
2. Чему равна частота доминантного аллеля в данной популяции?
3. Чему равен процент гетерозигот в данной популяции?
4. Сколько растений имеют розовую окраску ягод?
5. Сколько растений имеют красную окраску ягод?

**Задача 6.**

У моркови желтая окраска корнеплода доминирует над красной.

В популяции моркови сорта Нантская 5, состоящей из 1500 растений, 50 растений имели красную окраску корнеплода.

1. Сколько растений (%) имеют рецессивный признак?
2. Чему равна частота рецессивного аллеля в данной популяции?
3. Чему равна частота доминантного аллеля в данной популяции?
4. Сколько растений являются доминантными гомозиготами?
5. Сколько растений являются гетерозиготами?

**Задача 7.**

У тыквы зеленая окраска плода является рецессивной по отношению к белой.

В популяции тыквы д. Забрево было найдено 345 растений с белой окраской плодов и 34 растения с зеленой окраской.

1. Сколько растений (%) являются рецессивными гомозиготами?
2. Чему равна частота рецессивного аллеля в данной популяции?
3. Чему равна частота доминантного аллеля в данной популяции?
4. Сколько растений (%) являются доминантными гомозиготами?
5. Сколько растений являются гетерозиготами?

**Задача 8.**

У ржи наличие воскового налета на листьях и солоmine доминирует над его отсутствием.

При анализе апробационного снопа, состоящего из 340 растений, было обнаружено, что 40 растений не имели воскового налета.

1. Сколько растений (%) имеют рецессивный признак?
2. Чему равна частота рецессивного аллеля в данной популяции?
3. Чему равна частота доминантного аллеля в данной популяции?
4. Сколько доминантных гомозиготных растений (%) содержится в популяции?
5. Сколько гетерозиготных по данным аллелям растений (%) содержится в популяции?

**Задача 9.**

У люцерны пурпурная окраска цветков доминирует над белой.

В популяции, состоящей из 2128 растений, 73 растения имели белую окраску.

1. Сколько растений (%) имеют рецессивный признак?
2. Чему равна частота рецессивного аллеля в данной популяции?
3. Чему равна частота доминантного аллеля в данной популяции?
4. Сколько растений являются доминантными гомозиготами?
5. Сколько растений являются гетерозиготами?

**Задача 10.**

В популяции укропа сорта Грибовский встречаются растения с мелкими зонтиками (диаметр 5–10 см) – рецессивный признак – и растения с крупными зонтиками (диаметр 15–25 см) – доминантный признак.

При апробации было установлено, что 7,5 % растений имели мелкий зонтик.

1. Чему равна частота рецессивного аллеля в данной популяции?
2. Чему равна частота доминантного аллеля в данной популяции?
3. Сколько растений (%) являются гетерозиготами?
4. Сколько растений (%) являются доминантными гомозиготами?
5. В другой популяции сорта Грибовский, состоящей из 1100 растений, 91 растение имело мелкие зонтики. Определите частоту рецессивного аллеля в этой популяции.

**Задача 11.**

У кукурузы ген С обуславливает развитие окрашенного алейрона, ген с – неокрашенного алейрона.

В исходной популяции содержится 12 % особей с рецессивным признаком.

1. Чему равна частота рецессивного аллеля в данной популяции?
2. Чему равна частота доминантного аллеля в данной популяции?
3. Сколько растений (%) являются доминантными гомозиготами?

4. Сколько растений (%) являются гетерозиготами?
5. Сколько растений (%) другой панмиктической популяции будут гетерозиготными, если при апробации установлено, что в ней содержится 24 % растений с рецессивным признаком?

**Задача 12.**

У подсолнечника наличие панцирного слоя в семянке доминирует над отсутствием его и наследуется моногенно.

При апробации установлено, что у 4 % растений семянки не имеют панцирного слоя.

1. Чему равна частота рецессивного аллеля в данной популяции?
2. Чему равна частота доминантного аллеля в данной популяции?
3. Сколько растений (%) являются доминантными гомозиготами?
4. Сколько растений (%) являются гетерозиготами?
5. Сколько гетерозиготных растений (%) будет в другой панмиктической популяции, если при апробации установлено, что в ней содержится 12,25 % растений с беспанцирными сеянками?

**Задача 13.**

У клевера красного позднеспелость доминирует над скороспелостью и наследуется моногенно.

При анализе популяции клевера было установлено, что из 300 растений 12 были скороспелыми (имели число междоузлий меньше семи).

1. Сколько растений (%) являются позднеспелыми?
2. Чему равна частота рецессивного аллеля в данной популяции?
3. Чему равна частота доминантного аллеля в данной популяции?
4. Сколько растений в данной популяции являются гетерозиготами?
5. Сколько растений в данной популяции являются доминантными гомозиготами?

**Задача 14.**

У сахарной свеклы устойчивость к церкоспорозу определяется доминантным аллелем А, восприимчивость к данному заболеванию – рецессивным аллелем а.

На участке произрастает 1000 растений, из них 25 – восприимчивы к церкоспорозу.

1. Сколько растений (%) в данной панмиктической популяции поражено церкоспорозом?
2. Чему равна частота рецессивного аллеля в данной популяции?
3. Чему равна частота доминантного аллеля в данной популяции?
4. Сколько растений (%) имеют генотип АА?
5. Сколько растений (%) имеют генотип Аа?

**Задача 15.**

У ржи желтая окраска зерновки доминирует над зеленой.

При апробации ржи сорта Тулунская зеленозерная было установлено, что наряду с зеленозерными растениями в ней содержатся желтозерные. Желтозерных растений было 9%, остальные были зеленозерными.

1. Сколько растений (%) являются рецессивными гомозиготами?
2. Чему равна частота рецессивного аллеля в данной популяции?
3. Чему равна частота доминантного аллеля в данной популяции?
4. Сколько растений (%) являются доминантными гомозиготами?
5. Сколько растений (%) являются доминантными гомозиготами в панмиктической популяции сорта Саратовская крупнозерная, если при апробации установлено, что в посеве содержится 60% желтозерных растений?

**Задача 16.**

У гречихи ярко-красная окраска растений неполно доминирует над зеленой. Гетерозиготные по данным генам растения имеют розовую окраску.

В панмиктической популяции, состоящей из 840 растений, содержится 42 красных растения.

1. Сколько растений (%) имеют красную окраску?
2. Чему равна частота доминантного аллеля в данной популяции?
3. Чему равна частота рецессивного аллеля в данной популяции?
4. Сколько растений (%) являются рецессивными гомозиготами?
5. Сколько растений (%) имеют красную окраску и генотип Aa?

**Задача 17.**

У кукурузы крахмалистый эндосперм является доминантным по отношению к восковидному эндосперму и наследуется моногенно.

При апробации гибридной популяции кукурузы было обнаружено 18% растений с восковидным эндоспермом.

1. Чему равна частота рецессивного аллеля в данной популяции?
2. Чему равна частота доминантного аллеля в данной популяции?
3. Сколько растений (%) являются гетерозиготами?
4. Сколько растений (%) являются доминантными гомозиготами?
5. При анализе растений другой популяции кукурузы обнаружено 25% растений с восковидным эндоспермом. Сколько растений (%) имеют крахмалистый эндосперм и генотип Aa?

**Задача 18.**

У флоксов белая окраска венчика является доминантной по отношению к кремовой.

При апробации в панмиктической популяции флоксов было обнаружено 5 % растений с кремовой окраской.

1. Чему равна частота рецессивного аллеля в данной популяции?
2. Чему равна частота доминантного аллеля в данной популяции?
3. Сколько растений (%) являются доминантными гомозиготами?
4. Сколько растений (%) являются гетерозиготами?
5. В другой панмиктической популяции содержится 91 % растений с белой окраской венчика. Сколько из них (%) являются доминантными гомозиготами?

#### **Задача 19.**

В панмиктической популяции капусты сорта Амагер встречаются растения с длинными черешками (более 15 см) – доминантный признак – и короткими черешками (от 4 до 10 см) – рецессивный признак.

При апробации растений было установлено, что 16 % растений имели короткие черешки.

1. Чему равна частота рецессивного аллеля в данной популяции?
2. Чему равна частота доминантного аллеля в данной популяции?
3. Сколько растений (%) являются доминантными гомозиготами?
4. Сколько растений (%) являются гетерозиготами?
5. В другой проанализированной популяции у сорта Амагер было обнаружено 6,3 % растений с короткими черешками. Сколько растений (%) являются гетерозиготами?

#### **Задача 20.**

У сахарной кукурузы Кубанская консервная 148 встречаются растения с белой окраской цветковых чешуй. Красная окраска цветковых чешуй является доминантным признаком.

При апробации посева сахарной кукурузы, состоящей из 1500 растений, было установлено, что 1401 растение имело красную окраску цветковых чешуй, остальные растения – белую.

1. Сколько растений (%) имеют генотип aa?
2. Чему равна частота рецессивного аллеля в данной популяции?
3. Чему равна частота доминантного аллеля в данной популяции?
4. Сколько растений являются гетерозиготами?
5. Сколько растений являются доминантными гомозиготами?

### **1.3. Определение генетической структуры популяции при наличии генов, сцепленных с полом**

**Задание 1.** Познакомиться с типами пола у растений и способами переноса пыльцы.

В кариотипах многих растительных видов обнаруживается пара половых хромосом, хорошо различимых морфологически на цитологических препаратах (система XY-хромосом). В этом случае один пол гомогаметный (например, растения с пестичными цветками имеют кариотип XX), а второй – гетерогаметный (растения с тычиночными цветками имеют кариотип XY).

Растения с тычиночными цветками имеют пыльцу, одна половина которой несет X-хромосому, а другая – Y-хромосому. При попадании пыльцы на рыльце пестичных цветков и случайном характере оплодотворения в потомствах оба пола будут представлены равными частотами:

$$\begin{array}{c} \text{♀XX} \times \text{♂XY} \\ \downarrow \\ 1 (\text{♀XX}) : 1 (\text{♂XY}). \end{array}$$

Примерами подобного рода могут служить хмель (*Humulus lupulus*), щавель (*Rumex acetosella*), спаржа (*Asparagus officinalis*), облепиха (*Hippophae rhamnoides*), шпинат (*Spinacia oleracea*) и др.

В популяциях раздельнополых растений гомозиготы по Y-хромосоме (YY), как правило, не встречаются в связи с тем, что они являются летальными. Возможны случаи, когда растения с тычиночными цветками имеют кариотип или XY, или X0 (Y-хромосома отсутствует). Пример такого способа регуляции пола цветков описан для диоскореи (*Dioscorea*).

Тип пола цветков у отдельных растений и фенотипическое разнообразие растений по типу пола цветков определяет способ переноса пыльцы в популяции. Ниже приведены возможные варианты переноса пыльцы между цветками в отдельной популяции (рис. 4).

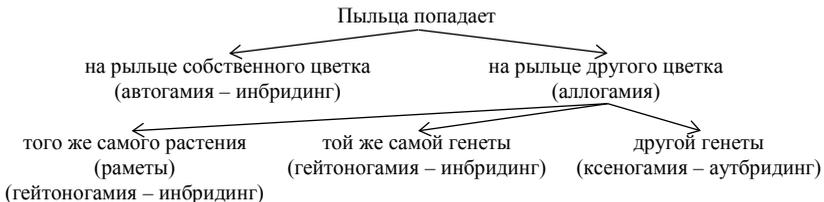


Рис. 4. Варианты переноса пыльцы между цветками в отдельной популяции

Среди четырех возможных вариантов переноса пыльцы на рыльце цветков и последующего ее участия в оплодотворении три варианта ведут к инбридингу, а один – к аутбридингу.

Вместе с тем инбридинг не столь широко распространен в природе, как это можно предполагать. Большая часть растений имеет совершенные (обоеполые) цветки.

Существует множество весьма специфичных приспособлений, позволяющих растениям с обоеполыми цветками размножаться перекрестно (аутбридинг).

Наиболее распространенное приспособление у растений к перекрестному опылению – **самонесовместимость** – реакция распознавания между пыльцевым зерном (пыльцевой трубкой) и рыльцем пестика (или столбиком пестика), предотвращающая самооплодотворение.

**Задание 2.** Изучить изменение частот аллелей по генам, сцепленным с полом, у женских и мужских особей в исходном и последующих поколениях.

В половых хромосомах содержатся гены, определяющие те или иные признаки организма. Эти признаки называют **сцепленными с полом**.

Примем, что гомогаметным полом у растений является женский, а гетерогаметным – мужской. Будем рассматривать различия, которые обусловлены генами, локализованными в X-хромосоме.

В панмиктической популяции равновесное соотношение трех генотипических классов женских особей и двух генотипических классов мужских особей будет следующим:

$$\begin{array}{ll} \text{♀ } X^A X^A, X^A X^a, X^a X^a, & \text{♂ } X^A Y, X^a Y, \\ p^2 AA + 2pq Aa + q^2 aa = 1. & pA + qa = 1. \end{array}$$

Пусть в исходной ситуации мужские особи имели аллели A и a с частотами  $p_{Ax}$  и  $q_{Ax}$ , а женские особи – с частотами  $p_{Axx}$  и  $q_{Axx}$  (индексы внизу напоминают, что у мужских особей только одна X-хромосома, а у женских – две).

Выясним, какими будут частоты аллелей в следующем поколении. Для этого придется рассмотреть мужские и женские особи отдельно.

Мужские растения развиваются из тех зигот, в которых имеется только одна X-хромосома. Значит, все они получают свою X-хромосому от материнской формы.

При случайном скрещивании мужские особи первого гибридного поколения получают аллели A и a от женских особей родительского по-

коления и в среднем с теми же частотами. И вообще, частота аллеля А у мужских особей последующего (n + 1) поколения равна частоте этого аллеля у женских особей предыдущего (n) поколения:

$$pA_x^{n+1} = pA_{xx}^n. \quad (10)$$

Это же верно и для аллеля а:

$$qa_x^{n+1} = qa_{xx}^n. \quad (11)$$

Женские растения развиваются из тех зигот, в которых имеется две хромосомы X, полученные от материнской и отцовской формы. Поэтому у женских особей частота аллеля А для последующего (n + 1) поколения равна среднему арифметическому частот этого аллеля у мужских и женских особей предыдущего поколения:

$$pA_{xx}^{n+1} = \frac{pA_x^n + pA_{xx}^n}{2}; \quad (12)$$

$$qa_{xx}^{n+1} = \frac{qa_x^n + qa_{xx}^n}{2}. \quad (13)$$

В этом случае выравнивание частот аллелей у мужских особей и у женских особей в последующих поколениях идет совсем иначе, чем в случае с аутосомами, рассмотренном ранее. Так, для генов, сцепленных с полом, частота аллеля у женских особей действительно усредняется, как и в случае с аутосомами, но мужские особи получают данный аллель с той частотой, которую он имел у женских особей предыдущего поколения, и поэтому частоты аллеля у женских и мужских особей опять оказываются различными. Для достижения равновесного состояния необходимо 6–7 поколений случайных скрещиваний.

### **Лабораторная работа 3. Определение изменения частот аллелей по генам, сцепленным с полом, у раздельнополых растений**

**Цель:** определить изменение частот аллелей по генам, сцепленным с полом, у раздельнополых растений.

**Материалы и оборудование:**

- 1) данные о частотах аллеля А для женских и мужских растений в исходном поколении;
- 2) калькулятор.

### Ход работы:

- 1) определите частоту аллеля А для женских и мужских растений в соответствующих поколениях;
- 2) постройте графики равновесного состояния популяции по аллелю А для женских и мужских растений;
- 3) проанализируйте колебания частоты аллеля А в популяции.

### Пример.

Частота аллеля А в исходном поколении для женских растений облепихи составляет 0,2, для мужских растений – 0,6.

Определите изменение частоты аллеля А для женских и мужских растений в восьми поколениях.

### Решение.

#### Облепиха

$$pA_{xx} - 0,2;$$

$$pA_x - 0,6.$$

1. С использованием формул (10) и (12) устанавливаем частоту аллеля А в поколениях  $F_1-F_8$  для женских и мужских растений. Данные вносим в табл. 7.

Таблица 7. Изменение частоты аллеля А для женских и мужских растений в поколениях  $F_1-F_8$

Поколение	Частота аллеля А	
	Женские растения	Мужские растения
Исходное	0,2	0,6
Первое	0,4	0,2
Второе	0,3	0,4
Третье	0,35	0,3
Четвертое	0,325	0,35
Пятое	0,3375	0,325
Шестое	0,33125	0,3375
Седьмое	0,334375	0,33125
Восьмое	0,3328125	0,334375

Так, для первого поколения женских растений частота аллеля А составляет 0,4:

$$pA_{xx}^1 = \frac{pA_x^{\text{исх}} + pA_{xx}^{\text{исх}}}{2} = \frac{0,6 + 0,2}{2} = 0,4.$$

Для первого поколения мужских растений частота аллеля А будет равна 0,2:

$$pA_x^1 = pA_{xx}^{исх} = 0,2.$$

Для второго поколения женских растений частота аллеля А составляет 0,3:

$$pA_{xx}^2 = \frac{pA_x^1 + pA_{xx}^1}{2} = \frac{0,2 + 0,4}{2} = 0,3.$$

Для второго поколения мужских растений частота аллеля А будет равна 0,4:

$$pA_x^2 = pA_{xx}^1 = 0,4.$$

Аналогичным образом выполняем расчет для 3–8-го поколений.

2. По расчетным данным табл. 7 строим графики равновесного состояния популяции.

Для этого по оси ординат откладываем показатель частоты аллеля А для мужских и женских растений, а по оси абсцисс – число поколений (n) (рис. 5).

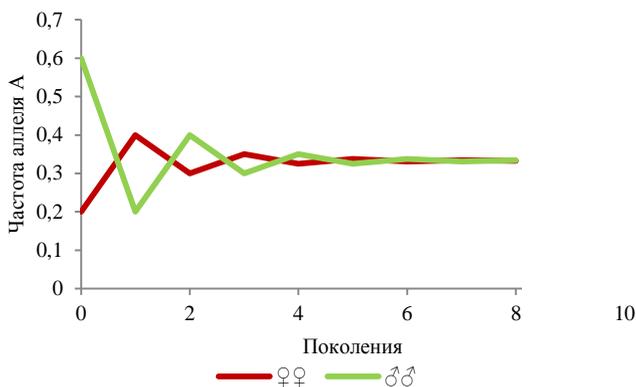


Рис. 5. Равновесное состояние популяции

3. Анализируем колебания частот в случае перехода к равновесию и делаем вывод.

По гену, сцепленному с полом, популяция не переходит в состояние равновесия за одно поколение свободного скрещивания. В рассматриваемом примере приближение к равновесному состоянию наступает за 5–6 поколений.

В соответствии с вариантами, приведенными в табл. 8, определите изменение частот аллелей по генам, сцепленным с полом.

Таблица 8. Задания для лабораторной работы 3

Вариант	Культура	Частота аллеля А		Поколения
		Женские растения	Мужские растения	
1	Ива	0,5	0,3	F <sub>1</sub> –F <sub>6</sub>
2	Конопля	0,4	0,1	F <sub>1</sub> –F <sub>9</sub>
3	Лавр	0,1	0,7	F <sub>1</sub> –F <sub>5</sub>
4	Лимонник	0,3	0,2	F <sub>1</sub> –F <sub>7</sub>
5	Облепиха	0,2	0,5	F <sub>1</sub> –F <sub>8</sub>
6	Омела	0,7	0,2	F <sub>1</sub> –F <sub>10</sub>
7	Осина	0,3	0,1	F <sub>1</sub> –F <sub>12</sub>
8	Спаржа	0,2	0,3	F <sub>1</sub> –F <sub>9</sub>
9	Тополь	0,5	0,4	F <sub>1</sub> –F <sub>11</sub>
10	Фисташковое дерево	0,3	0,6	F <sub>1</sub> –F <sub>15</sub>
11	Крапива	0,7	0,1	F <sub>1</sub> –F <sub>10</sub>
12	Шелковица	0,8	0,6	F <sub>1</sub> –F <sub>7</sub>
13	Финиковая пальма	0,5	0,2	F <sub>1</sub> –F <sub>13</sub>
14	Инжир	0,1	0,4	F <sub>1</sub> –F <sub>8</sub>
15	Щавель	0,6	0,3	F <sub>1</sub> –F <sub>14</sub>
16	Хмель	0,4	0,5	F <sub>1</sub> –F <sub>6</sub>
17	Шпинат	0,1	0,3	F <sub>1</sub> –F <sub>9</sub>
18	Тополь	0,6	0,8	F <sub>1</sub> –F <sub>11</sub>
19	Омела	0,3	0,5	F <sub>1</sub> –F <sub>12</sub>
20	Спаржа	0,2	0,7	F <sub>1</sub> –F <sub>15</sub>

**Задание 3.** Определить изменения частот аллелей по генам, сцепленным с полом, у человека.

По данным Р. И. Серебровской, изучавшей наследование дальтонизма (цветовой слепоты), в выборке из 5223 мужчин было выявлено 348 дальтоников (6,7 %).

Исходя из равновесного распределения в мужской части популяции частот генотипических классов можно утверждать, что частота генотипа X<sup>a</sup>Y соответствует частоте рецессивного аллеля, т. е. q<sub>a</sub> = 0,067, а частота генотипа X<sup>A</sup>Y соответствует частоте доминантного аллеля, т. е. p<sub>A</sub> = 0,933.

Подставив эти значения в формулу Харди – Вайнберга, найдем вероятные частоты трех генотипических классов среди особей женского пола: p<sup>2</sup>AA = 87,05 %; 2pqAa = 12,50 %; q<sup>2</sup>aa = 0,45 %.

Обратим внимание на соотношении частот рецессивных гемизигот и гомозигот. Это соотношение равно  $\frac{q_a}{q_a^2} = \frac{1}{q_a}$ . Чем меньше q<sub>a</sub>, тем в

большей пропорции в панмиктической популяции будут представлены мужские особи по сравнению с женскими. В рассмотренном примере это соотношение составит 15:1.

У человека в X-хромосоме локализованы гены, мутации в которых влекут за собой такие аномалии как гемофилия, дальтонизм, некоторые миопатии, ихтиоз, болезни обмена.

**Пример.**

В мужской части популяции человека в Северной Европе дальтонизм проявляется с частотой 1:12.

1. Чему равна частота рецессивного аллеля в мужской части популяции?

2. Чему равна частота доминантного аллеля в мужской части популяции?

3. Определите генетическую структуру мужской части популяции по способности различать цвета.

4. Чему равны частоты рецессивного и доминантного аллелей в женской части популяции?

5. Определите генетическую структуру женской части популяции по способности различать цвета.

**Решение.**

Человек

Способность различать цвета:

A – норма;

a – дальтонизм.

$N_x = 12$ ;

$n_{Qx} = 1$ .

1. В мужской части популяции по гену, сцепленному с полом, может быть только два генотипа ( $X^A Y$  и  $X^a Y$ ), поэтому частоты аллелей, определяемые по формуле  $pA + qa = 1$ , соответствуют частотам генотипов ( $P_x + Q_x = 1$ ):

$$qa = Q_x = \frac{n_{Qx}}{N_x} = \frac{1}{12} = 0,08.$$

2. Определяем частоту доминантного аллеля в мужской части популяции:

$$pA = 1 - qa = 1 - 0,08 = 0,92.$$

3. Определяем генетическую структуру мужской части популяции:

$$P_x : Q_x = pA : qa = 0,92 : 0,08.$$

4. В женской части популяции частота доминантного и рецессивного аллелей будет такой же, как и в мужской.

5. Генетическую структуру женской части популяции определяем по формуле Харди – Вайнберга:  $p^2AA + 2pqAa + q^2aa = 1$ .

$$P_{xx} = p^2AA = (pA)^2 = 0,92^2 = 0,8464;$$

$$G_{xx} = 2pqAa = 2 \cdot pA \cdot qa = 2 \cdot 0,92 \cdot 0,08 = 0,1472;$$

$$Q_{xx} = q^2aa = (qa)^2 = 0,08^2 = 0,0064.$$

$$P_{xx} : G_{xx} : Q_{xx} = p^2AA : 2pqAa : q^2aa = 0,8464 : 0,1472 : 0,0064.$$

### Вопросы для самоконтроля

1. Какие половые хромосомы имеются у растений с пестичными цветками?
2. Какие типы гамет образуют растения с тычиночными цветками?
3. Назовите примеры раздельнополых растений.
4. Расскажите о вариантах переноса пыльцы между цветками в отдельной популяции.
5. Расскажите о приспособлениях у растений к перекрестному опылению.
6. Сколько генотипических классов можно выделить у мужских и женских особей по генам, сцепленным с полом?
7. Как рассчитать частоту аллеля в последующем поколении у мужских особей?
8. Как рассчитать частоту аллеля в последующем поколении у женских особей?
9. В каком поколении наблюдается равновесное состояние по генам, сцепленным с полом?
10. Расскажите об особенностях построения графика равновесного состояния популяции по генам, сцепленным с полом.

### Задачи

#### Задача 21.

В мужской части популяции человека гемофилия А проявляется с частотой 1:5000.

1. Чему равна частота рецессивного аллеля в мужской части популяции?

2. Чему равна частота доминантного аллеля в мужской части популяции?

3. Определите генетическую структуру мужской части популяции по данному признаку.

4. Чему равны частоты рецессивного и доминантного аллелей в женской части популяции?

5. Определите генетическую структуру женской части популяции по данному признаку.

**Задача 22.**

В мужской части популяции человека гемофилия В проявляется с частотой 1:25000.

1. Чему равны частоты рецессивного и доминантного аллелей в мужской части популяции?

2. Определите генетическую структуру мужской части популяции по данному признаку.

3. Сколько женщин (%) будут здоровыми?

4. Сколько женщин (%) будут здоровыми, но иметь в генотипе рецессивный аллель?

5. Сколько женщин (%) будут страдать гемофилией В?

**Задача 23.**

В мужской части популяции человека мышечная дистрофия Дюшенна проявляется с частотой 1:3600.

1. Определите генетическую структуру мужской части популяции по данному признаку.

2. Сколько мужчин (%) будут страдать мышечной дистрофией Дюшенна?

3. Чему равны частоты рецессивного и доминантного аллелей в женской части популяции?

4. Определите генетическую структуру женской части популяции по данному признаку.

5. Во сколько раз заболевание проявляется чаще у мужчин, чем у женщин?

**Задача 24.**

В мужской части популяции человека мышечная дистрофия Беккера проявляется с частотой 1:30000.

1. Чему равна частота рецессивного аллеля в мужской части популяции?

2. Чему равна частота доминантного аллеля в мужской части популяции?

3. Определите генетическую структуру мужской части популяции по данному признаку.

4. Чему равны частоты рецессивного и доминантного аллелей в женской части популяции?

5. Определите генетическую структуру женской части популяции по данному признаку.

**Задача 25.**

В мужской части популяции человека ихтиоз проявляется с частотой 1:4000.

1. Чему равны частоты рецессивного и доминантного аллелей в мужской части популяции?

2. Определите генетическую структуру мужской части популяции по данному признаку.

3. Сколько женщин (%) будут здоровыми?

4. Сколько женщин (%) будут здоровыми, но иметь в генотипе рецессивный аллель?

5. Сколько женщин (%) будут страдать ихтиозом?

**Задача 26.**

В мужской части популяции человека болезнь Брутона проявляется с частотой 1:250000.

1. Определите генетическую структуру мужской части популяции по данному признаку.

2. Сколько мужчин (%) будут страдать болезнью Брутона?

3. Чему равны частоты рецессивного и доминантного аллелей в женской части популяции?

4. Определите генетическую структуру женской части популяции по данному признаку.

5. Во сколько раз заболевание проявляется чаще у мужчин, чем у женщин?

**Задача 27.**

В мужской части популяции человека мышечная дистрофия Беккера проявляется с частотой 3:100000.

1. Чему равна частота рецессивного аллеля в мужской части популяции?

2. Чему равна частота доминантного аллеля в мужской части популяции?

3. Определите генетическую структуру мужской части популяции по данному признаку.

4. Чему равны частоты рецессивного и доминантного аллелей в женской части популяции?

5. Определите генетическую структуру женской части популяции по данному признаку.

**Задача 28.**

В мужской части популяции человека гемофилия В проявляется с частотой 1:20000.

1. Чему равны частоты рецессивного и доминантного аллелей в мужской части популяции?

2. Определите генетическую структуру мужской части популяции по данному признаку.

3. Сколько женщин (%) будут здоровыми?

4. Сколько женщин (%) будут здоровыми, но иметь в генотипе рецессивный аллель?

5. Сколько женщин (%) будут страдать гемофилией В?

**Задача 29.**

В мужской части популяции человека дальтонизм проявляется с частотой 8 %.

1. Определите генетическую структуру мужской части популяции по данному признаку.

2. Сколько мужчин (%) будут страдать дальтонизмом?

3. Чему равны частоты рецессивного и доминантного аллелей в женской части популяции?

4. Определите генетическую структуру женской части популяции по данному признаку.

5. Во сколько раз заболевание проявляется чаще у мужчин, чем у женщин?

**Задача 30.**

В мужской части популяции человека мышечная дистрофия Дюшенна проявляется с частотой 3:10000.

1. Чему равна частота рецессивного аллеля в мужской части популяции?

2. Чему равна частота доминантного аллеля в мужской части популяции?

3. Определите генетическую структуру мужской части популяции по данному признаку.

4. Чему равны частоты рецессивного и доминантного аллелей в женской части популяции?

5. Определите генетическую структуру женской части популяции по данному признаку.

## 1.4. Определение генетической структуры дигенной популяции

**Задание 1.** Определить, устанавливается ли равновесие по двум парам генов за одно поколение.

Рассмотрим генетическую систему, состоящую из двух несцепленных аутосомных генов. Каждый из этих генов представлен двумя аллелями: А и а, В и в.

Как известно, при дигибридном скрещивании имеется четыре типа гамет: АВ, Ab, aВ, ab – и девять генотипов: ААВВ, ААВb, АaВВ, АaВb, ААbb, Aabb, aaВВ, aaВb, aabb.

Пусть частоты аллелей таковы: А – р, а – q; В – m, в – n. Тогда вероятность встретить генотип ААВВ должна быть равна  $p^2m^2$ , вероятность встретить генотип АaВb –  $4pqmn$  и т. д. (табл. 9).

**Таблица 9. Равновероятная встречаемость гамет  
при свободном опылении растений в дигенной популяции**

♂	♀			
	pm AB	pn Ab	qm aB	qn ab
pm AB	$p^2m^2$ ААВВ	$p^2mn$ ААВb	$pqm^2$ АaВВ	$pqmn$ АaВb
pn Ab	$p^2mn$ ААВb	$p^2n^2$ ААbb	$pqmn$ АaВb	$pqn^2$ Аabb
qm aB	$pqm^2$ АaВВ	$pqmn$ АaВb	$q^2m^2$ aaВВ	$q^2mn$ aaВb
qn ab	$pqmn$ АaВb	$pqn^2$ Аabb	$q^2mn$ aaВb	$q^2n^2$ aabb

Таким образом, в дигенной популяции получаем следующие вероятности генотипов:

$$\begin{aligned}
 & p^2m^2 \text{ ААВВ} + 2 p^2mn \text{ ААВb} + 2 pqm^2 \text{ АaВВ} + 4 pqmn \text{ АaВb} + \\
 & + p^2n^2 \text{ ААbb} + 2 pqn^2 \text{ Аabb} + q^2m^2 \text{ aaВВ} + 2 q^2mn \text{ aaВb} + \\
 & + q^2n^2 \text{ aabb} = 1.
 \end{aligned}
 \tag{14}$$

Пусть в популяции частоты аллелей будут равны:  $pA = qa = mB = nb = 0,5$ , так как должны выполняться равенства  $pA + qa = 1$  и  $mB + nb = 1$ . Тогда теоретическая вероятность встретить генотип ААВВ в равновесной популяции будет равна  $p^2m^2 \text{ ААВВ} = (0,5)^2 \cdot (0,5)^2 = 0,0625$  (или  $\frac{1}{16}$ , или 6,25 %).

Проверим, достигается ли после первого скрещивания это значение частоты генотипа ААВВ.

В исходном поколении имеются особи только генотипов ААВВ и aabb поровну, т. е. по 50 %. Родительские растения дают всего два типа

гамет: АВ и аb в равном количестве. Тогда по решетке Пеннета имеем следующие частоты генотипов (табл. 10).

Таблица 10. Частоты генотипов после первого скрещивания в дигенной популяции

♂		
	AB	ab
AB	AABB	AaBb
ab	AaBb	aabb

В результате получаем всего три генотипа в следующих соотношениях: 1 AABB:2 AAbb:1 aabb.

Если рассматривать теперь любую пару аллелей, забыв про вторую, то увидим, что для данной пары достигнуто равновесное состояние (например, для А и а получим: AA + 2Aa + aa). Но для двух пар генов ситуация остается далекой от равновесия: частота генотипа AABB равна  $\frac{1}{4}$ , т. е. 25 %, а это существенно отличается от равновесного значения 6,25 %.

Следовательно, равновесие по двум парам генов не устанавливается за одно поколение. Этот факт был обнаружен Вайнбергом.

Причинами этого явления являются следующие:

- 1) по аллелям А и а исходная популяция достаточно хорошо перемешана, а по совокупности пар аллелей разных генов хорошего перемешивания нет;
- 2) не образуются сразу все возможные типы гамет;
- 3) в течение нескольких поколений сочетание АВ в дигенной популяции встречается чаще, чем в моногенной.

**Задание 2.** Рассмотреть материал по дигенным различиям в панмиктической популяции.

В дигенной панмиктической популяции будет образовываться 9 генотипических классов, частоты которых можно выразить элементами матрицы 3×3 (рис. 6).

$$\begin{bmatrix} AABB & AABb & AAbb \\ AaBB & AaBb & Aabb \\ aaBB & aaBb & aabb \end{bmatrix} \quad Z = \begin{bmatrix} z_{11} & z_{12} & z_{13} \\ z_{21} & z_{22} & z_{23} \\ z_{31} & z_{32} & z_{33} \end{bmatrix}$$

Рис. 6. Генотипические классы и сумма частот генотипических классов (Z)

Сумма частот генотипических классов ( $Z$ ) равна по определению 1 (или 100 %). Суммируя строчки, найдем частоты генотипов, контролируемых аллелями гена А. Аналогичным образом, суммируя столбцы, определим частоты генотипов, контролируемых аллелями гена В.

Четыре класса гамет, образуемых в дигибридной панмиктической популяции, удобно представить элементами матрицы  $2 \times 2$  (рис. 7).

$$\begin{bmatrix} AB & Ab \\ aB & ab \end{bmatrix} \quad G = \begin{bmatrix} g_{11} & g_{13} \\ g_{31} & g_{33} \end{bmatrix}$$

Рис. 7. Гаметические классы  
и сумма частот гаметических классов (G)

Между частотами гаметических и генотипических классов существуют следующие зависимости:

$$g_{11} = z_{11} + \frac{1}{2}(z_{12} + z_{21}) + \frac{1}{4}z_{22}; \quad (15)$$

$$g_{13} = z_{13} + \frac{1}{2}(z_{12} + z_{23}) + \frac{1}{4}z_{22}; \quad (16)$$

$$g_{31} = z_{31} + \frac{1}{2}(z_{21} + z_{32}) + \frac{1}{4}z_{22}; \quad (17)$$

$$g_{33} = z_{33} + \frac{1}{2}(z_{23} + z_{32}) + \frac{1}{4}z_{22}. \quad (18)$$

Эти зависимости основаны на том, что гомозиготы дают все гаметы одного класса, моногетерозиготы – гаметы двух классов в равной пропорции, дигетерозиготы – четыре класса гамет с одинаковой частотой.

После нахождения частот гаметических классов можно рассчитать частоты аллелей по формулам:

$$pA = q_{11} + q_{13}; \quad (19)$$

$$qa = q_{31} + q_{33}; \quad (20)$$

$$mB = q_{11} + q_{31}; \quad (21)$$

$$nb = q_{13} + q_{33}. \quad (22)$$

Генотипическая структура дочернего поколения может быть установлена, если известны гаметические частоты в родительском поколе-

нии. Для ее установления достаточно подставить частоты гаметических классов в решетку Пеннета, перемножить их и затем просуммировать частоты одинаковых генотипических классов.

В табл. 11 представлены частоты генотипических и гаметических классов в последовательном ряду поколений панмиктической популяции при наличии двух пар генов.

Таблица 11. Движение к состоянию равновесия генотипических частот в панмиктической популяции по аллелям разных генов ( $pA = 0,7$ ,  $qa = 0,3$  и  $mB = 0,6$ ,  $nb = 0,4$ )

Поколение	Матрица генотипических частот (Z)			Матрица гаметических частот (G)		$d = g_{11} \cdot g_{33} - g_{13} \cdot g_{31}$
$F_0$	0,25	0,16	0,14	0,40	0,30	-0,02
	0,02	0,24	0,04			
	0,12	0,02	0,01	0,20	0,10	
$F_1$	0,16	0,24	0,09	0,41	0,29	-0,01
	0,16	0,20	0,06			
	0,04	0,04	0,01	0,19	0,11	
$F_2$	0,1681	0,2378	0,0841	0,415	0,285	-0,005
	0,1558	0,2004	0,0638			
	0,0361	0,0418	0,0121	0,185	0,115	
$F_n$	0,1764	0,2352	0,0784	0,420	0,280	0
	0,1512	0,2016	0,0672			
	0,0324	0,0432	0,0144	0,180	0,120	

Можно убедиться, проведя суммирование по строчкам и столбцам, что уже после первого поколения случайных скрещиваний распределение генотипических частот по каждой паре аллелей в отдельности становится равновесным:

$$\begin{aligned}
 p^2AA &= 0,49; \\
 2pqAa &= 0,42; \\
 q^2aa &= 0,09; \\
 m^2BB &= 0,36; \\
 2mnBb &= 0,48; \\
 n^2bb &= 0,16.
 \end{aligned}$$

Однако в целом с учетом различий по обоим парам аллелей матрица генотипических и гаметических частот в ряду поколений будет продолжать изменяться, пока не приблизится к равновесному состоянию, охарактеризованному в  $F_n$  поколении.

Установлено, что в панмиктической популяции при наличии двух пар генов для достижения состояния равновесия требуется установле-

ние **конкордантного (согласованного) соотношения частот гамет**. При конкордантном соотношении выдерживается равенство

$$g_{11} \cdot g_{33} = g_{13} \cdot g_{31}. \quad (23)$$

В исходном  $F_0$  поколении показатель дискордантности  $d$  отличается от нуля и составляет  $-0,02$  (см. табл. 11). В каждом последующем поколении этот показатель будет уменьшаться в два раза. Достаточно 6–7 поколений случайных скрещиваний, чтобы он приблизился к нулю. Но такая скорость будет иметь место при отсутствии сцепления между анализируемыми генами.

Если же гены сцеплены, то дигенная панмиктическая популяция будет тем медленнее приближаться к состоянию равновесия, чем большей будет сила сцепления между генами.

**Дискордантное соотношение частот гамет**, измеряемое величиной  $d$ , может вызываться не только сцеплением разных генов, но и их неслучайной ассоциацией в результате действия отбора или других факторов. Это явление называют **неравновесием по сцеплению** или **гаметическим неравновесием**.

Для нахождения равновесных частот генотипических классов в панмиктической популяции при наличии двух пар генов нужно производить перемножение трехчленов:

$$(p^2AA + 2pqAa + q^2aa) \cdot (m^2BB + 2mnBb + n^2bb).$$

Для определения равновесных гаметических частот следует перемножить двучлены:

$$(pA + qa) \cdot (mB + nb).$$

Тогда получим следующие матрицы генотипических и гаметических частот (рис. 8).

$$Z = \begin{bmatrix} p^2m^2 AABV & 2p^2mn AABb & p^2n^2 AAAb \\ 2pqm^2 AaBV & 4pqmn AaBb & 2pqn^2 Aabb \\ q^2m^2 aaBV & 2q^2mn aaBb & q^2n^2 aabb \end{bmatrix} \begin{matrix} p^2 AA \\ 2pq Aa \\ q^2 aa \end{matrix}$$

$$\begin{matrix} m^2 BB & 2mn Bb & n^2 bb & 1 \end{matrix}$$

$$G = \begin{bmatrix} pAmB & pAnb \\ qamB & qanb \end{bmatrix}$$

Рис. 8. Матрицы генотипических и гаметических частот

Таким образом, в состоянии равновесия принцип конкордантности частот гамет выражается тождеством

$$pAmB \cdot qanb = pAnb \cdot qamB. \quad (24)$$

При полном доминировании в популяции при наличии двух пар генов будут образовываться четыре фенотипических класса особей. Их частоты можно найти, суммируя частоты соответствующих генотипических классов:

$$A\_B\_ = (1 - q^2aa)(1 - n^2bb); \quad (25)$$

$$A\_bb = (1 - q^2aa) \cdot n^2bb; \quad (26)$$

$$aaB\_ = q^2aa \cdot (1 - n^2bb); \quad (27)$$

$$aabb = q^2aa \cdot n^2bb. \quad (28)$$

Путем дальнейшего суммирования можно показать, что частоты четырех фенотипических классов по каждому из двух пар альтернативных признаков в отдельности составляют:

$$A\_ = 1 - q^2aa; \quad (29)$$

$$aa = q^2aa; \quad (30)$$

$$B\_ = 1 - n^2bb; \quad (31)$$

$$bb = n^2bb. \quad (32)$$

#### **Лабораторная работа 4. Определение изменения частот генотипов в дигенной популяции**

**Цель:** определить изменение частот генотипов в дигенной популяции и их соответствие теоретически ожидаемому значению.

**Материалы и оборудование:**

- 1) данные о частотах генотипов четырех фенотипических классов;
- 2) калькулятор.

**Ход работы:**

- 1) определите частоты аллелей в популяции, неравновесной по аллелям разных генов;
- 2) определите частоты генотипов в популяции, неравновесной по аллелям разных генов;
- 3) определите, соответствует ли наблюдаемое распределение особей по классам теоретически ожидаемому распределению.

**Пример.**

У озимой ржи гены, контролирующие одну из пероксидаз, представлены двумя парами аллелей: А и а, В и в.

В выборке из панмиктической популяции сорта Завяя 2 особи четырех фенотипических классов оказались в следующих количествах:

$A\_B\_$	$A\_bb$	$aaB\_$	$aabb$
130	277	119	232

Соответствует ли это распределение теоретически ожидаемому по формуле Харди – Вайнберга?

**Решение.**

Озимая рожь

Образование пероксидазы:

$$n_{A\_B\_} = 130;$$

$$n_{A\_bb} = 277;$$

$$n_{aaB\_} = 119;$$

$$n_{aabb} = 232.$$

1. Определяем частоту, с которой встречается каждый клас:

$$N = n_{A\_B\_} + n_{A\_bb} + n_{aaB\_} + n_{aabb} = 130 + 277 + 119 + 232 = 758 \text{ растений.}$$

$$A\_B\_ = \frac{n_{A\_B\_}}{N} = \frac{130}{758} = 0,1715;$$

$$A\_bb = \frac{n_{A\_bb}}{N} = \frac{277}{758} = 0,3654;$$

$$aaB\_ = \frac{n_{aaB\_}}{N} = \frac{119}{758} = 0,1570;$$

$$aabb = \frac{n_{aabb}}{N} = \frac{232}{758} = 0,3061.$$

2. Пользуясь формулой (28), определяем значение  $n^2bb$ :

$$aabb = q^2aa \cdot n^2bb;$$

$$0,3061 = q^2aa \cdot n^2bb;$$

$$n^2bb = \frac{0,3061}{q^2aa}.$$

3. Пользуясь формулой (27), определяем значение  $qa$ :

$$aaB\_ = q^2aa \cdot (1 - n^2bb);$$

$$0,1570 = q^2_{aa} \cdot \left(1 - \frac{0,3061}{q^2_{aa}}\right);$$

$$0,1570 = q^2_{aa} - 0,3061;$$

$$q^2_{aa} = 0,1570 + 0,3061;$$

$$q^2_{aa} = 0,4631;$$

$$q_a = \sqrt{0,4631};$$

$$q_a = 0,68.$$

4. Определяем значение  $pA$ , пользуясь формулой  $pA + qa = 1$ :

$$pA = 1 - qa = 1 - 0,68 = 0,32.$$

5. Находим значения  $nb$  и  $mB$ :

$$n^2_{bb} = \frac{0,3061}{q^2_{aa}} = \frac{0,3061}{0,4631} = 0,6610;$$

$$nb = \sqrt{n^2_{bb}} = \sqrt{0,6610} = 0,81.$$

$$mB = 1 - nb = 1 - 0,81 = 0,19.$$

6. Пользуясь матрицей генотипических частот, определяем частоту каждого из девяти возможных классов:

$$Z = \begin{bmatrix} AABB & AABb & AAbb \\ AaBB & AaBb & Aabb \\ aaBB & aaBb & aabb \end{bmatrix}$$

$$Z = \begin{bmatrix} p^2m^2 & 2p^2mn & p^2n^2 \\ 2pqm^2 & 4pqmn & 2pqn^2 \\ q^2m^2 & 2q^2mn & q^2n^2 \end{bmatrix}$$

$$Z = \begin{bmatrix} 0,0037 & 0,0315 & 0,0672 \\ 0,0157 & 0,1340 & 0,2855 \\ 0,0167 & 0,1423 & 0,3034 \end{bmatrix}$$

7. Определяем частоту каждого из четырех фенотипических классов:

К классу  $A\_B\_$  относятся 4 генотипических класса:  $AABV$ ,  $AABb$ ,  $AaBV$  и  $AaBb$ .

$$A\_B\_ = 0,0037 + 0,0315 + 0,0157 + 0,1340 = 0,1846.$$

К классу  $A\_bb$  относятся 2 генотипических класса:  $AAbb$  и  $Aabb$ .

$$A\_bb = 0,0672 + 0,2855 = 0,3527.$$

К классу  $aaB\_$  относятся 2 генотипических класса:  $aaBV$  и  $aaBb$ .

$$aaB\_ = 0,0167 + 0,1423 = 0,1590.$$

Класс aabb представлен одним генотипом.  
 $aabb = 0,3034$ .

*Определяем теоретически ожидаемое количество растений каждого класса при данных частотах:*

$$n_{A\_B\_} = N \cdot A\_B\_ = 758 \cdot 0,1846 = 139,9 \approx 140 \text{ растений};$$

$$n_{A\_bb} = N \cdot A\_bb = 758 \cdot 0,3527 = 267,3 \approx 267 \text{ растений};$$

$$n_{aaB\_} = N \cdot aaB\_ = 758 \cdot 0,1590 = 120,5 \approx 121 \text{ растение};$$

$$n_{aabb} = N \cdot aabb = 758 \cdot 0,3034 = 229,9 \approx 230 \text{ растений}.$$

*При помощи критерия соответствия  $\chi^2$  (хи-квадрат) определяем, соответствует ли наблюдаемое распределение особей по классам теоретически ожидаемому (табл. 12).*

Таблица 12. Вычисление критерия  $\chi^2$  в дигенной популяции

Класс	Число семян		Отклонение $d = Q - q$	Квадрат отклонения $d^2$	$\frac{d^2}{q}$
	фактически полученных Q	теоретически ожидаемых q			
A_B_	130	140	-10	100	0,71
A_bb	277	267	10	100	0,37
aaB_	119	121	-2	4	0,03
aabb	232	230	2	4	0,02
Сумма	758	758	0	-	$1,13 = \chi^2$

В нашем примере  $\chi^2$  равен 1,13. Число степеней свободы при четырех фенотипических классах равно 3 ( $n - 1 = 4 - 1 = 3$ ), следовательно, теоретическое значение  $\chi^2$  составляет 7,81.

В связи с тем что фактическое значение  $\chi^2$  (1,13) оказалось меньше табличного значения  $\chi^2$  (7,81), наблюдаемое распределение особей статистически достоверно не отличается от теоретически ожидаемого.

### Вопросы для самоконтроля

1. По каким формулам можно рассчитать вероятности генотипов в дигенной популяции?
2. Устанавливается ли равновесие в дигенной популяции за одно поколение?
3. Что представляют собой генотипические классы?
4. Что представляют собой гаметические классы?

5. Какие зависимости существуют между частотами гаметических и генотипических классов?

6. По каким формулам можно рассчитать частоты аллелей в дигенной популяции?

7. Что такое конкордантное соотношение частот гамет?

8. Что такое дискордантное соотношение частот гамет?

9. Что представляют собой фенотипические классы?

10. По каким формулам можно определить частоты фенотипических классов в дигенной популяции?

### Задачи

#### Задача 31.

В панмиктической популяции частоты аллелей разных генов составляют:  $p_A = 0,45$ ;  $p_b = 0,84$ .

1. Определите частоты рецессивного аллеля  $a$  и доминантного аллеля  $B$ .

2. Определите частоту фенотипического класса  $A\_B\_$ .

3. Определите частоту фенотипического класса  $A\_bb$ .

4. Определите частоту фенотипического класса  $aaB\_$ .

5. Определите частоту фенотипического класса  $aabb$ .

#### Задача 32.

В панмиктической популяции количество соответствующих генотипов следующее:

$$\begin{bmatrix} 3 & 9 & 0 \\ 9 & 35 & 36 \\ 0 & 39 & 103 \end{bmatrix}$$

1. Определите частоту доминантного аллеля  $A$ .

2. Определите частоту рецессивного аллеля  $a$ .

3. Определите частоту доминантного аллеля  $B$ .

4. Определите частоту рецессивного аллеля  $b$ .

5. Проверьте, соблюдаются ли равенства  $p_A + q_a = 1$  и  $m_B + n_b = 1$ .

#### Задача 33.

Панмиктическая популяция характеризуется следующей матрицей генотипических частот:

$$Z = \begin{bmatrix} 0,02 & 0,14 & 0,05 \\ 0,04 & 0,08 & 0,06 \\ 0,07 & 0,12 & 0,42 \end{bmatrix}$$

1. Определите частоты гаметических классов для данной популяции.
2. Определите аллельные частоты для данной популяции.
3. Определите, наблюдается ли конкордантное соотношение в данной популяции. Если нет, определите показатель дискордантности.
4. Определите частоты генотипических классов для данной популяции.
5. Определите частоты фенотипических классов для данной популяции.

**Задача 34.**

В панмиктической популяции частоты аллелей разных генов составляют:  $q_a = 0,12$ ;  $m_B = 0,46$ .

1. Определите частоты доминантного аллеля A и рецессивного аллеля b.
2. Определите частоту фенотипического класса A\_B\_.
3. Определите частоту фенотипического класса A\_bb.
4. Определите частоту фенотипического класса aaB\_.
5. Определите частоту фенотипического класса aabb.

**Задача 35.**

Панмиктическая популяция характеризуется следующей матрицей генотипических частот:

$$Z = \begin{bmatrix} 0,17 & 0,24 & 0,08 \\ 0,15 & 0,21 & 0,07 \\ 0,03 & 0,04 & 0,01 \end{bmatrix}$$

1. Определите частоты гаметических классов для данной популяции.
2. Определите аллельные частоты для данной популяции.
3. Определите, наблюдается ли конкордантное соотношение в данной популяции. Если нет, определите показатель дискордантности.
4. Определите частоты генотипических классов для данной популяции.
5. Определите частоты фенотипических классов для данной популяции.

**Задача 36.**

В панмиктической популяции наблюдается распределение особей четырех классов в следующих количествах:

A_B_	A_bb	aaB_	aabb
1280	207	89	290

1. Определите частоты встречаемости каждого класса.
2. Определите аллельные частоты для данной популяции.
3. Определите частоты генотипических классов для данной популяции.
4. Определите частоты фенотипических классов для данной популяции.
5. Определите, соответствует ли наблюдаемое распределение особей четырех классов теоретически ожидаемому.

**Задача 37.**

В панмиктической популяции частоты аллелей разных генов составляют:  $pA = 0,71$ ;  $mB = 0,22$ .

1. Определите частоты рецессивного аллеля  $a$  и рецессивного аллеля  $b$ .
2. Определите частоту фенотипического класса  $A\_B\_$ .
3. Определите частоту фенотипического класса  $A\_bb$ .
4. Определите частоту фенотипического класса  $aaB\_$ .
5. Определите частоту фенотипического класса  $aabb$ .

**Задача 38.**

В панмиктической популяции количество соответствующих генотипов следующее:

$$\begin{bmatrix} 125 & 80 & 70 \\ 10 & 120 & 20 \\ 60 & 10 & 5 \end{bmatrix}$$

1. Определите частоту доминантного аллеля  $A$ .
2. Определите частоту рецессивного аллеля  $a$ .
3. Определите частоту доминантного аллеля  $B$ .
4. Определите частоту рецессивного аллеля  $b$ .
5. Проверьте, соблюдаются ли равенства  $pA + qa = 1$  и  $mB + nb = 1$ .

**Задача 39.**

В панмиктической популяции наблюдается распределение особей четырех классов в следующих количествах:

$\frac{A\_B\_}{760}$	$\frac{A\_bb}{150}$	$\frac{aaB\_}{80}$	$\frac{aabb}{10}$
----------------------	---------------------	--------------------	-------------------

1. Определите частоты встречаемости каждого класса.
2. Определите аллельные частоты для данной популяции.
3. Определите частоты генотипических классов для данной популяции.

4. Определите частоты фенотипических классов для данной популяции.

5. Определите, соответствует ли наблюдаемое распределение особей четырех классов теоретически ожидаемому.

#### **Задача 40.**

В панмиктической популяции частоты аллелей разных генов составляют:  $q_a = 0,58$ ;  $p_b = 0,39$ .

1. Определите частоты доминантного аллеля А и доминантного аллеля В.

2. Определите частоту фенотипического класса А\_В\_.

3. Определите частоту фенотипического класса А\_bb.

4. Определите частоту фенотипического класса aaB\_.

5. Определите частоту фенотипического класса aabb.

## **2. ИЗМЕНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ПОД ВЛИЯНИЕМ ОТБОРА**

### **2.1. Изменение генетической структуры популяции под действием отбора**

**Задание 1.** Изучить генетические механизмы естественного отбора.

Наиболее сильное влияние на изменение структуры популяции оказывает отбор.

Конкретные механизмы естественного отбора могут быть различными. Наибольшее значение имеют два случая:

1. Более высокая жизнеспособность одного из генотипов.

Рассмотрим следующий пример. Пусть дрозофилы, имеющие разные генотипы (AA, Aa и aa), откладывают одинаковое число яиц, но если:

– не из всех яиц с генотипом aa выводятся личинки или же жизнеспособность личинок различна, то в следующем поколении частота аллеля а будет снижена;

– из яиц с любым генотипом выводится одинаковое количество личинок, но больший процент мух с генотипом aa погибает до достижения ими половой зрелости, то в следующем поколении частота аллеля а будет снижена;

– мухи, имеющие разные генотипы, достигают половой зрелости, но особи с генотипом aa имеют пониженную зимостойкость и погибают в условиях перезимовки, то в следующем поколении частота аллеля а будет снижена.

Таким образом, во всех рассмотренных случаях отбор действует против аллеля а.

2. Более высокая плодовитость одного из генотипов.

Допустим, что все генотипы на всех стадиях онтогенеза обладают одинаковой жизнеспособностью, но если:

– особи с генотипом аа менее успешно, чем другие, оставляют потомство, то эту ситуацию также следует выразить словами «отбор действует против аллеля а».

– самки с генотипом аа имеют большую плодовитость, чем другие самки, то они будут передавать каждому потомку только аллель а. Следовательно, в последующем поколении частота аллеля а будет выше, чем в исходном. Самцы же будут передавать своим потомкам гаметы А и а с теми частотами р и q, с которыми эти аллели имеются в популяции. Таким образом, в данном случае естественный отбор будет действовать в пользу аллеля а и против аллеля А.

**Задание 2.** Определить приспособленность различных генотипов и среднюю приспособленность популяции.

Под влиянием отбора концентрация одних генов повышается, других – снижается. Организмы, более приспособленные к данным условиям среды, дают более многочисленное потомство.

**Приспособленность (W)** выражает относительное число потомков, оставленных особью с определенным генотипом.

Приспособленность генотипа с наибольшей эффективностью размножения обычно принимают равной единице.

**Пример.**

Пусть особи с генотипом АА оставляют 2 потомка, с генотипом Аа – 1,5 потомка, а с генотипом аа – всего 1 потомка.

Определите приспособленности всех генотипов.

**Решение.**

1. *Приспособленность самого успешного генотипа АА можно принять за единицу. Для этого делим число потомков особей с генотипом АА на 2:*

$$W_{AA} = 2 : 2 = 1.$$

2. *Таким же образом рассчитываем приспособленности генотипов Аа и аа:*

$$W_{Aa} = 1,5 : 2 = 0,75;$$

$$W_{aa} = 1 : 2 = 0,5.$$

При наличии отбора приспособленности одного или двух генотипов равны единице, а остальные приспособленности меньше единицы. Если все приспособленности равны, то отбора нет.

**Пример.**

В популяции кукурузы, состоящей изначально из 10000 растений, частота аллеля А составляет 0,6, а частота аллеля а – 0,4. Возможная гибель, обусловленная отбором, составляет для генотипа АА 300 растений, генотипа Аа – 192 растения, генотипа аа – 1084 растения.

Определите показатели селективной адаптивности сортовой популяции.

**Решение.**

Кукуруза

$N = 10000$  растений;

$p_A = 0,6$ ;

$q_a = 0,4$ ;

$\Gamma_{AA} = 300$  растений;

$\Gamma_{Aa} = 192$  растения;

$\Gamma_{aa} = 1084$  растения.

*1. Определяем генетическую структуру популяции до отбора:*

$$Q = q^2_{aa} = (q_a)^2 = 0,4^2 = 0,16 \text{ (или 16 \%)};$$

$$P = p^2_{AA} = (p_A)^2 = 0,6^2 = 0,36 \text{ (или 36 \%)};$$

$$G = 2pq_{Aa} = 2 \cdot p_A \cdot q_a = 2 \cdot 0,6 \cdot 0,4 = 0,48 \text{ (или 48 \%)}.$$

*2. Определяем количество растений разных генотипов в популяции до отбора:*

$$n_P = P \cdot N = 0,36 \cdot 10000 = 3600 \text{ растений};$$

$$n_G = G \cdot N = 0,48 \cdot 10000 = 4800 \text{ растений};$$

$$n_Q = Q \cdot N = 0,16 \cdot 10000 = 1600 \text{ растений}.$$

*3. Определяем количество растений разных генотипов в популяции после отбора:*

$$n'_P = 3600 - 300 = 3300 \text{ растений};$$

$$n'_G = 4800 - 192 = 4608 \text{ растений};$$

$$n'_Q = 1600 - 1084 = 526 \text{ растений}.$$

*4. Определяем приспособленность каждого генотипа.*

**Приспособленность (адаптивность)** генотипа определяется отношением числа растений в популяции после отбора к числу растений до отбора:

$$W = \frac{n'}{n}, \quad (33)$$

где  $n'$  – количество растений определенного генотипа после отбора;  
 $n$  – количество растений определенного генотипа до отбора.

$$W_{AA} = \frac{3300}{3600} = 0,92;$$

$$W_{Aa} = \frac{4608}{4800} = 0,96;$$

$$W_{aa} = \frac{526}{1600} = 0,33.$$

Таким образом, приспособленность генотипа Аа является наибольшей в данной популяции (табл. 13).

Таблица 13. **Вычисление приспособленности разных генотипов в популяции кукурузы**

Показатели	Генотипы		
	AA	Aa	aa
Численность популяции до отбора	3600	4800	1600
Потери (элиминация)	-300	-192	-1084
Численность популяции после отбора	3300	4608	526
Приспособленность	0,92	0,96	0,33

Усредненная приспособленность особей трех генотипических классов в панмиктической популяции при различиях по паре аллелей одного гена определяется по формуле

$$\bar{W} = P \cdot W_{AA} + G \cdot W_{Aa} + Q \cdot W_{aa}. \quad (34)$$

5. *Вычисляем среднюю приспособленность ( $\bar{W}$ ) популяции:*

$$\bar{W} = P \cdot W_{AA} + G \cdot W_{Aa} + Q \cdot W_{aa} = 0,36 \cdot 0,92 + 0,48 \cdot 0,96 + 0,16 \cdot 0,33 = 0,33 + 0,46 + 0,05 = 0,84.$$

Таким образом, средняя приспособленность популяции составляет 84 %.

Если в исходном поколении частоты аллелей составляли  $pA$  и  $qa$ , то под действием отбора они изменятся и станут  $pA'$  и  $qa'$ :

$$pA' = \frac{P \cdot W_{AA} + \frac{1}{2} \cdot G \cdot W_{Aa}}{\bar{W}}; \quad (35)$$

$$qa' = \frac{Q \cdot W_{aa} + \frac{1}{2} \cdot G \cdot W_{Aa}}{\bar{W}}. \quad (36)$$

б. Определяем значения частот аллелей в следующем после отбора поколении:

$$pA' = \frac{P \cdot W_{AA} + \frac{1}{2} \cdot G \cdot W_{Aa}}{\bar{W}} = \frac{0,36 \cdot 0,92 + \frac{1}{2} \cdot 0,28 \cdot 0,96}{0,84} = 0,67;$$

$$qa' = \frac{Q \cdot W_{aa} + \frac{1}{2} \cdot G \cdot W_{Aa}}{\bar{W}} = \frac{0,16 \cdot 0,33 + \frac{1}{2} \cdot 0,28 \cdot 0,96}{0,84} = 0,33.$$

Величина, которая показывает, насколько приспособленность данного генотипа меньше единицы, называется **коэффициентом отбора**. Коэффициент отбора определяется по формуле

$$S = 1 - W, \quad (37)$$

где  $S$  – коэффициент отбора.

Так, если приспособленность генотипа  $aa$  равна, например,  $0,33$ , то коэффициент отбора равен  $0,67$  ( $S = 0,67$ ).

Коэффициент отбора показывает насколько сильно снижено воспроизводство данного генотипа по сравнению с наиболее приспособленным генотипом. В нашем примере воспроизводство генотипа  $aa$  на  $63\%$  снижено по сравнению с наиболее приспособленным генотипом ( $0,96 - 0,33 = 0,63$ ).

Коэффициент отбора может изменяться от  $0$  до  $1$ . Он равен нулю у наиболее приспособленного генотипа и равен единице, если вообще нет потомства.

Коэффициент отбора может быть направлен против доминантного или рецессивного аллеля.

Значение  $S = 0 \rightarrow (A)$  показывает, что все растения, имеющие в своем генотипе аллель  $A$ , дадут потомство и сохранятся в следующем поколении популяции.

Если  $S = 1 \rightarrow (A)$ , то все растения, имеющие в своем генотипе аллель  $A$ , полностью элиминируются и в следующем поколении популяции не будет содержаться особей с генотипами  $AA$  и  $Aa$ .

Если  $S = 1 \rightarrow (aa)$ , то все растения с генотипом  $aa$  полностью элиминируются, но аллель  $a$  будет присутствовать в популяции у гетерозиготных организмов ( $Aa$ ).

**Задание 3.** Определить динамику генетической структуры популяции при элиминации доминантного аллеля.

Отбор против доминантного аллеля  $S = 1 \rightarrow (A)$  наиболее эффективен, так как он действует и на доминантные гомозиготы, и на гетерозиготы.

Рассмотрим случай полного доминирования, т. е. случай, когда приспособленности генотипов  $AA$  и  $Aa$  одинаковы:  $1 - S$  (табл. 14).

Таблица 14. Динамика частот генотипических классов и частот аллелей при элиминации доминантных гомозигот и гетерозигот

Показатели	Генотипы			Сумма
	$AA$	$Aa$	$aa$	
Частоты аллелей до отбора	$pA$		$qa$	
Частоты генотипов до отбора $f$	$p^2AA$	$2pqAa$	$q^2aa$	1
Относительная приспособленность $W$	$1 - S$	$1 - S$	1	
Частоты генотипов после отбора $fW$	$p^2AA \cdot (1 - S)$	$2pqAa \cdot (1 - S)$	$q^2aa$	$1 - S \cdot (1 - q^2aa)$
Нормализованные частоты генотипов	$\frac{p^2AA \cdot (1 - S)}{1 - S \cdot (1 - q^2aa)}$	$\frac{2pqAa \cdot (1 - S)}{1 - S \cdot (1 - q^2aa)}$	$\frac{q^2aa}{1 - S \cdot (1 - q^2aa)}$	
Частоты аллелей после отбора	$pA'$		$qa'$	

Примечание.  $pA' = \frac{p^2AA \cdot (1 - S) + pqAa \cdot (1 - S)}{1 - S \cdot (1 - q^2aa)} = \frac{(1 - qa) \cdot (1 - S)}{1 - S \cdot (1 - q^2aa)}$ ;  
 $qa' = \frac{q^2aa + pqAa \cdot (1 - S)}{1 - S \cdot (1 - q^2aa)} = \frac{qa - Sqa + Sq^2aa}{1 - S \cdot (1 - q^2aa)}$ .

Разница ( $\Delta q$ ) между частотами аллелей в двух смежных поколениях составляет:

$$\Delta qa = qa' - qa;$$

$$\begin{aligned} \Delta qa &= \frac{qa - Sqa + Sq^2aa}{1 - S \cdot (1 - q^2aa)} - qa = \frac{qa - Sqa + Sq^2aa - qa + Sqa - Sq^3aa}{1 - S \cdot (1 - q^2aa)} = \\ &= \frac{Sq^2aa - Sq^3aa}{1 - S \cdot (1 - q^2aa)} = \frac{Sq^2aa \cdot (1 - qa)}{1 - S \cdot (1 - q^2aa)}. \end{aligned}$$

Изменение частоты рецессивного аллеля в популяции при полной элиминации доминантных гомозигот и гетерозигот определяют по формуле

$$\Delta q_a = \frac{Sq^2aa \cdot (1 - qa)}{1 - S \cdot (1 - q^2aa)}. \quad (38)$$

Если доминантный ген летален, т. е.  $S = 1$ , то из этой формулы получим:

$$\Delta q_a = \frac{q^2aa \cdot (1 - qa)}{1 - (1 - q^2aa)} = 1 - qa. \quad (39)$$

### **Лабораторная работа 5. Определение давления отбора на доминантные аллели**

**Цель:** определить генетическую структуру популяции при наличии отбора против доминантного аллеля.

#### **Материалы и оборудование:**

- 1) данные о частоте доминантных гомозигот и гетерозигот в исходном поколении;
- 2) калькулятор.

#### **Ход работы:**

- 1) определите частоту аллелей в исходном поколении;
- 2) определите генетическую структуру популяции в исходном поколении (до отбора);
- 3) определите изменение частот аллелей в популяции после отбора;
- 4) определите генетическую структуру популяции после отбора;
- 5) сформулируйте вывод.

#### **Пример.**

Сортовые популяции капусты савойской имеют сильно пузырчатую поверхность листьев. Растения с гладкими листьями, имеющие доминантный аллель, встречаются с частотой 1 %, так как они полностью поражаются слизистым бактериозом.

Определите генетическую структуру популяции в исходном (до отбора) и последующем (после отбора) поколении.

#### **Решение.**

##### Капуста савойская

Характер поверхности листьев:

А – гладкие;

а – пузырчатые.

$$S = 1 \rightarrow (A).$$

$$P + G = 0,01 (1 \%).$$

1. Определяем частоты аллелей в исходном поколении:

$$Q = 1 - (P + G) = 1 - 0,01 = 0,99.$$

$$q^2_{aa} = Q = 0,99.$$

$$qa = \sqrt{q^2_{aa}} = \sqrt{0,99} = 0,995;$$

$$pA = 1 - qa = 1 - 0,995 = 0,005.$$

2. Определяем генетическую структуру популяции до отбора:

$$P = p^2_{AA} = (pA)^2 = 0,005^2 = 0,000025;$$

$$G = 2pq_{Aa} = 2 \cdot pA \cdot qa = 2 \cdot 0,005 \cdot 0,995 = 0,009950;$$

$$Q = q^2_{aa} = (qa)^2 = 0,995^2 = 0,990025.$$

3. Определяем изменение частот аллелей в популяции после отбора:

$$\Delta qa = 1 - qa = 1 - 0,995 = 0,005;$$

$$qa' = qa + \Delta qa = 0,995 + 0,005 = 1;$$

$$pA' = 1 - qa' = 1 - 1 = 0;$$

$$\Delta pA = pA' - pA = 0 - 0,005 = -0,005.$$

4. Определяем генетическую структуру популяции после отбора:

$$P' = p^2_{AA'} = (pA')^2 = 0^2 = 0;$$

$$G' = 2pq_{Aa'} = 2 \cdot pA' \cdot qa' = 2 \cdot 0 \cdot 1 = 0;$$

$$Q' = q^2_{aa'} = (qa')^2 = 1^2 = 1.$$

5. Формулируем вывод.

За одно поколение частота аллеля А снижается от исходного значения 0,005 до 0, поэтому в первом же поколении погибнут все особи с генотипами AA и Aa. В популяции останутся только особи с генотипами aa и аллель a.

### Вопросы для самоконтроля

1. Какой фактор оказывает наибольшее влияние на изменение генетической структуры популяции?
2. В каком случае говорят, что отбор действует против аллеля a?
3. В каком случае говорят, что отбор действует в пользу аллеля a?
4. Что такое приспособленность?

5. Как определить приспособленность различных генотипов?
6. Расскажите о методике определения средней приспособленности популяции.
7. Что показывает коэффициент отбора?
8. Как определить коэффициент отбора?
9. Почему отбор против доминантного аллеля наиболее эффективен?
10. Как рассчитать изменение частот аллелей при  $S = 1 \rightarrow (A)$ ?

### **Задачи**

#### **Задача 41.**

Анализ популяции показал, что встречаемость растений, обладающих аутосомно-доминантным признаком, составляет 4:1000. Эти растения являются неустойчивыми к некоторым заболеваниям и не оставляют потомства.

1. Определите частоту рецессивного аллеля в исходной популяции.
2. Определите частоту доминантного аллеля в исходной популяции.
3. Определите генетическую структуру исходной популяции.
4. Определите частоты аллелей в популяции в следующем поколении.
5. Определите генетическую структуру популяции в следующем поколении.

#### **Задача 42.**

Анализ популяции показал, что встречаемость растений, обладающих аутосомно-доминантным признаком, составляет 15:2000. Эти растения являются неприспособленными к условиям произрастания и не оставляют потомства.

1. Определите частоты аллелей в исходной популяции.
2. Сколько растений из 2000 будут гомозиготными носителями доминантного аллеля в исходной популяции?
3. Чему равна частота гетерозигот в исходной популяции?
4. Определите частоты аллелей в популяции в следующем поколении.
5. Определите генетическую структуру популяции в следующем поколении.

#### **Задача 43.**

Анализ популяции показал, что встречаемость растений, обладающих аутосомно-доминантным признаком, составляет 32:4500. Эти рас-

тения являются неустойчивыми к некоторым заболеваниям и не оставляют потомства.

1. Определите частоты аллелей в исходной популяции.
2. Сколько растений из 4500 будут гомозиготными носителями рецессивного аллеля в исходной популяции?
3. Определите частоту доминантного аллеля в популяции в следующем поколении.
4. Определите частоту рецессивного аллеля в популяции в следующем поколении.
5. Определите генетическую структуру популяции в следующем поколении.

#### **Задача 44.**

Анализ популяции показал, что встречаемость растений, обладающих аутосомно-доминантным признаком, составляет 5:3000. Эти растения являются неприспособленными к условиям произрастания и не оставляют потомства.

1. Определите частоты аллелей в исходной популяции.
2. Чему равна частота гомозиготных носителей доминантного аллеля в исходной популяции?
3. Сколько растений из 3000 будут гетерозиготами в исходной популяции?
4. Определите частоты аллелей в популяции в следующем поколении.
5. Определите генетическую структуру популяции в следующем поколении.

#### **Задача 45.**

Анализ популяции показал, что встречаемость растений, обладающих аутосомно-доминантным признаком, составляет 9:1500. Эти растения являются неустойчивыми к некоторым заболеваниям и не оставляют потомства.

1. Определите частоту рецессивного аллеля в исходной популяции.
2. Определите частоту доминантного аллеля в исходной популяции.
3. Сколько растений из 1500 будут гомозиготными носителями доминантного аллеля в исходной популяции?
4. Определите частоты аллелей в популяции в следующем поколении.
5. Определите генетическую структуру популяции в следующем поколении.

**Задача 46.**

Анализ популяции показал, что встречаемость растений, обладающих аутосомно-доминантным признаком, составляет 4:1000. Эти растения являются неприспособленными к условиям произрастания и не оставляют потомства.

1. Определите частоты аллелей в исходной популяции.
2. Определите генетическую структуру исходной популяции.
3. Определите частоты аллелей в популяции в следующем поколении.
4. Определите генетическую структуру популяции в следующем поколении.
5. Чему была бы равна частота гетерозигот в исходной популяции, если бы пенетрантность аллеля А составляла 80 %?

**Задача 47.**

Анализ популяции показал, что встречаемость растений, обладающих аутосомно-доминантным признаком, составляет 42:15000. Эти растения являются неприспособленными к условиям произрастания и не оставляют потомства.

1. Определите частоты аллелей в исходной популяции.
2. Сколько растений из 15000 будут гомозиготными носителями доминантного аллеля в исходной популяции?
3. Определите частоты аллелей в популяции в следующем поколении.
4. Определите генетическую структуру популяции в следующем поколении.
5. Чему была бы равна частота доминантных гомозигот в исходной популяции, если бы пенетрантность аллеля А составляла 95 %?

**Задача 48.**

Анализ популяции показал, что встречаемость растений, обладающих аутосомно-доминантным признаком, составляет 8:1000. Эти растения являются неустойчивыми к некоторым заболеваниям и не оставляют потомства.

1. Определите частоты аллелей в исходной популяции.
2. Сколько растений из 1000 будут гомозиготными носителями рецессивного аллеля в исходной популяции?
3. Определите частоты аллелей в популяции в следующем поколении.
4. Определите генетическую структуру популяции в следующем поколении.

5. Чему была бы равна частота гетерозигот в исходной популяции, если бы пенетрантность аллеля А составляла 100 %?

**Задача 49.**

Анализ популяции показал, что встречаемость растений, обладающих аутосомно-доминантным признаком, составляет 17:2000. Эти растения являются неприспособленными к условиям произрастания и не оставляют потомства.

1. Определите частоты аллелей в исходной популяции.
2. Чему равна частота гомозиготных носителей доминантного аллеля в исходной популяции?
3. Определите частоты аллелей в популяции в следующем поколении.
4. Определите генетическую структуру популяции в следующем поколении.
5. Чему была бы равна частота доминантных гомозигот в исходной популяции, если бы пенетрантность аллеля А составляла 75 %?

**Задача 50.**

Анализ популяции показал, что встречаемость растений, обладающих аутосомно-доминантным признаком, составляет 6:2500. Эти растения являются неустойчивыми к некоторым заболеваниям и не оставляют потомства.

1. Определите частоты аллелей в исходной популяции.
2. Сколько растений из 2500 будут гомозиготными носителями доминантного аллеля в исходной популяции?
3. Определите частоты аллелей в популяции в следующем поколении.
4. Определите генетическую структуру популяции в следующем поколении.
5. Чему была бы равна частота носителей доминантного аллеля в исходной популяции, если бы пенетрантность аллеля А составляла 50 %?

## **2.2. Изменение генетической структуры популяции при неполной элиминации рецессивных гомозигот**

**Задание 1.** Определить динамику генетической структуры популяции при неполной элиминации рецессивных гомозигот.

Чаще всего мутации снижают продуктивность растений. В каждом поколении элиминируется только часть растений, поэтому коэффициент отбора чаще всего имеет значение больше 0 (табл. 15).

Таблица 15. Динамика частот генотипических классов и частот аллелей при неполной элиминации рецессивных гомозигот

Показатели	Генотипы			Сумма
	AA	Aa	aa	
Частоты аллелей до отбора	$pA$		$qa$	
Частоты генотипов до отбора $f$	$p^2AA$	$2pqAa$	$q^2Aa$	1
Относительная приспособленность $W$	1	1	$1 - S$	
Частоты генотипов после отбора $fW$	$p^2AA$	$2pqAa$	$q^2aa \cdot (1 - S)$	$1 - Sq^2aa$
Нормализованные частоты генотипов	$\frac{p^2AA}{1 - Sq^2aa}$	$\frac{2pqAa}{1 - Sq^2aa}$	$\frac{q^2aa \cdot (1 - S)}{1 - Sq^2aa}$	
Частоты аллелей после отбора	$pA'$		$qa'$	

Примечание.  $pA' = \frac{p^2AA + pqAa}{1 - Sq^2aa} = \frac{1 - qa}{1 - Sq^2aa}$ ;  
 $qa' = \frac{q^2aa \cdot (1 - S) + pqAa}{1 - Sq^2aa} = \frac{qa - Sq^2aa}{1 - Sq^2aa}$ .

Разница ( $\Delta qa$ ) между частотами аллелей в двух смежных поколениях составляет:

$$\begin{aligned} \Delta qa &= qa' - qa; \\ \Delta qa &= \frac{qa - Sq^2aa}{1 - Sq^2aa} - qa = \frac{qa - Sq^2aa - qa + Sq^3aa}{1 - Sq^2aa} = \frac{-Sq^2aa + Sq^3aa}{1 - Sq^2aa} = \\ &= \frac{-Sq^2aa \cdot (1 - qa)}{1 - Sq^2aa}. \end{aligned}$$

Таким образом, изменение частоты рецессивного аллеля в популяции при неполной элиминации рецессивных гомозигот определяют по формуле

$$\Delta qa = \frac{-Sq^2aa \cdot (1 - qa)}{1 - Sq^2aa}, \quad (40)$$

где  $\Delta qa$  – изменение частоты рецессивного аллеля после отбора;  
 $S$  – коэффициент отбора;  
 $qa$  – частота рецессивного аллеля до отбора.

При значении  $S$  меньше 0,5 расчет  $\Delta qa$  можно производить по упрощенной формуле:

$$\Delta qa = -Sq^2aa \cdot (1 - qa). \quad (41)$$

**Задание 2.** Решение задач на неполную элиминацию рецессивных гомозигот.

**Пример.**

У озимой ржи доминантный аллель  $H$  обуславливает развитие растений, имеющих нормальную высоту и плодovitость, а рецессивные аллели  $hh$  в гомозиготном состоянии детерминируют карликовость и снижение продуктивности растений на 50%. Частота рецессивного аллеля в популяции составляет 0,2.

1. Определите генетическую структуру исходной популяции.
2. Какова частота рецессивного и доминантного аллелей в первом поколении?
3. Какова частота гомозиготного доминантного генотипа  $HH$  в первом поколении?
4. Какова частота гетерозиготного генотипа  $Hh$  в первом поколении?
5. Какова частота гомозиготного рецессивного генотипа  $hh$  в первом поколении?

**Решение.**

Озимая рожь

Высота растений:

$H$  – нормальная высота;

$h$  – карликовость.

$qa = 0,2$ ;

$S = 0,5 \rightarrow (aa)$ .

*1. Определяем генетическую структуру популяции в исходном поколении.*

При частоте рецессивного аллеля равной 0,2 частота доминантного аллеля составит 0,8:

$$pH = 1 - qh = 1 - 0,2 = 0,8.$$

$$P = p^2HH = (pH)^2 = 0,8^2 = 0,64;$$

$$G = 2pqHh = 2 \cdot pH \cdot qh = 2 \cdot 0,8 \cdot 0,2 = 0,32;$$

$$Q = q^2hh = (qh)^2 = 0,2^2 = 0,04.$$

Таким образом, соотношение генотипов в исходной популяции будет следующим: 0,64  $HH$ :0,32  $Hh$ :0,04  $hh$ .

2. Находим значение  $\Delta qh$ , т. е. изменение частоты рецессивного аллеля  $h$  в первом поколении:

$$\Delta qh = \frac{-Sq^2hh \cdot (1 - qhh)}{1 - Sq^2hh} = \frac{-0,5 \cdot 0,04 \cdot (1 - 0,2)}{1 - 0,5 \cdot 0,04} = \frac{-0,016}{0,98} = -0,0163.$$

Определяем частоту рецессивного и доминантного аллелей в первом поколении:

$$qh_1 = qh + \Delta qh = 0,2 + (-0,0163) = 0,1837;$$

$$pH_1 = 1 - qh_1 = 1 - 0,1837 = 0,8163.$$

3. Определяем частоту гомозиготного доминантного генотипа  $HH$  в первом поколении:

$$P_1 = p^2HH_1 = (pH_1)^2 = 0,8163^2 = 0,6663.$$

4. Определяем частоту гетерозиготного генотипа  $Hh$  в первом поколении:

$$G_1 = 2pqHh_1 = 2 \cdot pH_1 \cdot qh_1 = 2 \cdot 0,8163 \cdot 0,1837 = 0,3000.$$

5. Определяем частоту гомозиготного рецессивного генотипа  $hh$  в первом поколении:

$$Q_1 = q^2hh_1 = (qh_1)^2 = 0,1837^2 = 0,0337.$$

Полученные величины целесообразнее выразить в процентах. Так, частоты соответствующих генотипов в первом поколении составят:  $HH = 66,63\%$ ;  $Hh = 30,00\%$ ;  $hh = 3,37\%$ .

### **Лабораторная работа 6. Определение изменения частот генотипов в поколениях озимой ржи при неполной элиминации рецессивных гомозигот**

**Цель:** определить изменение частот аллелей и генотипов в поколениях озимой ржи при неполной элиминации рецессивных гомозигот.

#### **Материалы и оборудование:**

- 1) 10–20 растений озимой ржи, отобранных в фазе восковой спелости и имевших красно-фиолетовую окраску всходов;
- 2) 10–20 растений озимой ржи, отобранных в фазе восковой спелости и имевших зеленую окраску всходов;

3) данные анализа популяции о генетической структуре по признаку окраски всходов;

4) весы;

5) калькулятор.

**Ход работы:**

1) определите продуктивность растений озимой ржи, имеющих зеленую и красно-фиолетовую окраску всходов;

2) определите коэффициент отбора  $S$ ;

3) определите генетическую структуру исходной популяции;

4) вычислите для каждого поколения изменение частоты рецессивного аллеля и определите генетическую структуру популяции в поколениях;

5) сформулируйте вывод.

**Пример.**

У растений озимой ржи, имевших красно-фиолетовую окраску всходов, масса семян с растения составляет 2,0 г, а у растений, имевших зеленые всходы, – 1,6 г.

Из 500 проанализированных растений 5 имели зеленую окраску всходов.

Определите генетическую структуру исходной популяции и ее динамику в 10 поколениях.

**Решение.**

Озимая рожь

Окраска всходов:

$A$  – красно-фиолетовая;

$a$  – зеленая.

$M_{кр.-ф} = 2$  г;

$M_{зел} = 1,6$  г;

$N = 500$  растений;

$n_Q = 5$  растений.

*1. Определяем, на сколько процентов продуктивность растений с красно-фиолетовой окраской всходов больше продуктивности растений с зеленой окраской всходов.*

Пусть наибольшая продуктивность растений, т. е. 2 г, составляет 100 %. Тогда продуктивность растений с зелеными всходами составит 80 %, что на 20 % ниже, чем у растений с красно-фиолетовыми всходами, т. е. можно сказать, что 20 % рецессивных гомозигот будут элиминироваться из популяции. Отсюда  $S = 0,2$ .

*2. Определяем генетическую структуру исходной популяции озимой ржи:*

$$Q = \frac{n_Q}{N} = \frac{5}{500} = 0,01.$$

$$q^2_{aa} = Q = 0,01 \text{ (или 1 \%);}$$

$$q_a = \sqrt{q^2_{aa}} = \sqrt{0,01} = 0,1;$$

$$p_A = 1 - q_a = 1 - 0,1 = 0,9.$$

$$P = p^2_{AA} = (p_A)^2 = 0,9^2 = 0,81 \text{ (или 81 \%);}$$

$$G = 2pq_{Aa} = 2 \cdot 0,9 \cdot 0,1 = 0,18 \text{ (или 18 \%)}.$$

3. Определяем генетическую структуру первого поколения данной популяции. Полученные данные вносим в табл. 16.

Таблица 16. Динамика генетической структуры панмиктической популяции озимой ржи при  $S = 0,2 \rightarrow (aa)$

Поколение	Частота аллелей		Частота генотипов, %		
	a	A	aa	AA	Aa
Исходное	0,1	0,9	1	81	18
1	0,0982	0,9018	0,96	81,32	18,72
2	0,0965	0,9035	0,93	81,63	17,44
3	0,0948	0,9052	0,90	81,94	17,16
4	0,0932	0,9068	0,87	82,23	16,90
5	0,0916	0,9084	0,84	82,52	16,64
6	0,0901	0,9099	0,81	82,79	16,40
7	0,0886	0,9114	0,78	83,06	16,16
8	0,0872	0,9128	0,76	83,32	15,92
9	0,0858	0,9142	0,74	83,58	15,68
10	0,0845	0,9155	0,71	83,81	15,48

Вычисляем изменение частоты рецессивного аллеля в первом поколении популяции при  $S = 0,2$  по упрощенной формуле (41):

$$\Delta q_a = -Sq^2_{aa} \cdot (1 - q_a) = -0,2 \cdot 0,01 \cdot (1 - 0,1) = -0,2 \cdot 0,01 \cdot 0,9 = -0,0018.$$

Вычисляем частоту рецессивного аллеля  $q_{a_1}$  в первом поколении после отбора:

$$q_{a_1} = q_a + \Delta q_a = 0,1000 + (-0,0018) = 0,0982.$$

Вычисляем частоту доминантного аллеля  $p_{A_1}$  в первом поколении после отбора:

$$p_{A_1} = 1 - q_{a_1} = 1 - 0,0982 = 0,9018.$$

Определяем генетическую структуру популяции в первом поколении после отбора:

$$P_1 = p^2AA_1 = (pA_1)^2 = (0,9018)^2 = 0,8132 \text{ (или 81,32 \%)};$$

$$G_1 = 2pqAa_1 = 2 \cdot pA_1 \cdot qa_1 = 2 \cdot 0,9018 \cdot 0,0982 = 0,1872 \text{ (или 18,72 \%)};$$

$$Q_1 = q^2aa_1 = (qa_1)^2 = (0,0982)^2 = 0,0096 \text{ (или 0,96 \%)}.$$

Таким образом, частота доминантных гомозигот составит 81,32 %, частота гетерозигот – 18,72 %, а рецессивных гомозигот – 0,96 %.

4. Определяем генетическую структуру популяции во втором поколении после отбора:

$$\Delta qa_1 = -0,2 \cdot 0,0096 \cdot 0,9018 = -0,00173;$$

$$qa_2 = qa_1 + \Delta qa_1 = 0,0982 - 0,0017 = 0,0965;$$

$$pA_2 = 1 - qa_2 = 1 - 0,0965 = 0,9035;$$

$$P_2 = p^2AA_2 = (pA_2)^2 = (0,9035)^2 = 0,8163 \text{ (или 81,63 \%)};$$

$$G_2 = 2pqAa_2 = 2 \cdot pA_2 \cdot qa_2 = 2 \cdot 0,9035 \cdot 0,0965 = 0,1744 \text{ (или 17,44 \%)};$$

$$Q_2 = q^2aa_2 = (qa_2)^2 = (0,0965)^2 = 0,0093 \text{ (или 0,93 \%)}.$$

Генетическую структуру третьего и последующих поколений вычисляем таким же образом.

На рис. 9 показан график изменения частот рецессивного аллеля и рецессивных гомозигот при неполной элиминации рецессивных гомозигот в 10 поколениях.

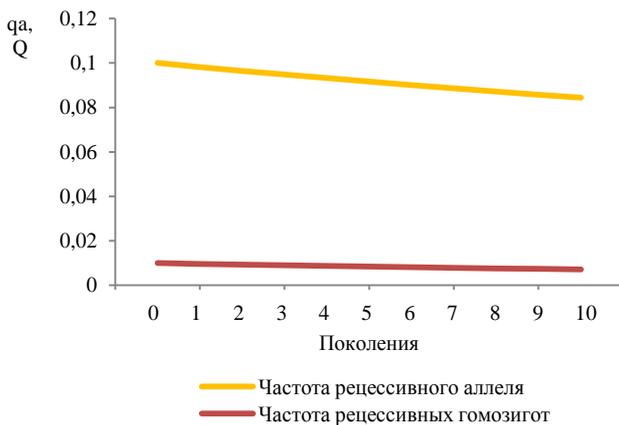


Рис. 9. Кривые, отражающие уменьшение частот рецессивного аллеля и рецессивных гомозигот при неполной элиминации рецессивных гомозигот

5. Делаем выводы по результатам выполненного задания.

В панмиктической популяции при неполной элиминации (20 %) рецессивных гомозигот наблюдается снижение частоты рецессивного аллеля на 0,0155 (или 1,55 %) за 10 поколений при таком же увеличении частоты доминантного аллеля. Частота рецессивных гомозигот за 10 поколений снизилась на 0,0029, что соответствует 0,29 %, частота гетерозигот – на 0,0252 (2,52 %), а частота доминантных гомозигот увеличилась на 0,0281 (2,81 %).

В соответствии с вариантами, приведенными в табл. 17, рассчитайте динамику генетической структуры панмиктической популяции озимой ржи при соответствующем коэффициенте отбора.

Таблица 17. Задания к лабораторной работе 6

Вариант	Продуктивность растения, г		Количество проанализированных растений, шт.	Количество растений с рецессивным признаком, шт.	Поколения
	с краснофиолетовыми всходами	с зелеными всходами			
1	2,0	1,65	1005	12	10
2	2,0	1,87	1200	35	7
3	2,0	1,35	1045	18	8
4	2,0	1,88	1011	20	9
5	2,0	1,90	1069	24	7
6	2,0	1,46	1040	15	10
7	2,0	1,50	1100	37	9
8	2,0	1,70	1002	13	10
9	2,0	1,78	1000	11	8
10	2,0	1,19	1015	10	9
11	2,0	1,45	1008	31	10
12	2,0	1,41	1201	28	8
13	2,0	1,39	1016	19	7
14	2,0	1,92	1060	39	9
15	2,0	1,64	1022	22	10
16	2,0	1,75	1112	17	9
17	2,0	1,90	1105	29	7
18	2,0	1,86	1090	16	6
19	2,0	1,40	1108	26	8
20	2,0	1,21	1003	40	9

**Вопросы для самоконтроля**

1. Какие значения коэффициента отбора чаще всего наблюдаются в природных популяциях?

2. Что означает понятие «неполная элиминация» рецессивных гомозигот?

3. Как рассчитывают изменение частоты рецессивного аллеля в популяции при неполной элиминации рецессивных гомозигот?

4. Как определить частоты аллелей в следующем после отбора поколении?

5. Как определить частоты генотипов в следующем после отбора поколении?

6. Как определить коэффициент отбора по продуктивности растений у озимой ржи?

7. Как рассчитывают изменение частоты рецессивного аллеля в популяции при неполной элиминации рецессивных гомозигот, если  $S$  меньше 0,5?

8. Расскажите о методике определения динамики популяции во втором и последующих поколениях.

9. Как изменяются частоты аллелей в ряду поколений при неполной элиминации рецессивных гомозигот?

10. Как изменяются частоты генотипов в ряду поколений при неполной элиминации рецессивных гомозигот?

## Задачи

### Задача 51.

У рецессивных гомозиготных по гену  $b$  растений мягкой пшеницы завязываемость семян на 12 % ниже, чем у доминантных гомозигот или гетерозиготных особей.

В исходной гибридной популяции такие растения составляли 20 %.

1. Определите приспособленность разных генотипов в данной популяции.

2. Чему будет равна частота рецессивного аллеля в следующем поколении?

3. Чему будет равна частота доминантного аллеля в следующем поколении?

4. Насколько (%) изменится частота гетерозигот после однократного пересева популяции?

5. Определите частоту рецессивных гомозигот (%) после однократного пересева популяции.

### Задача 52.

У пшеницы доминантный ген  $A$  контролирует закрытую форму колоска, связанную с высокой степенью озерненности колоса. Рецессив-

ные гомозиготы  $aa$  имеют открытую форму колоска, что приводит к снижению степени озерненности колоса на 21 %.

После однократно контролируемого самоопыления в посевах озимой пшеницы сорта Пошук из каждых 100 растений 12 растений проявили доминантный признак, а остальные – имели открытую форму колоска.

1. Определите коэффициент отбора для разных генотипов в данной популяции.

2. Определите частоту рецессивных гомозигот (%) в исходной популяции.

3. Чему равна частота доминантного аллеля в исходной популяции?

4. Чему будет равна частота доминантного аллеля после однократного пересева популяции?

5. Рассчитайте изменение частоты доминантного аллеля ( $\Delta p$ ) за одно поколение в другой популяции при том же коэффициенте отбора и исходной частоте доминантного аллеля равной 0,81.

#### **Задача 53.**

У подсолнечника гомозиготное состояние рецессивных аллелей  $aa$  обуславливает зеленую окраску всходов растений, имеющих пониженную устойчивость к засухе на 15 % по сравнению с растениями, имеющими антоциановую окраску всходов.

При идентификации по всходам число растений с зеленой окраской всходов в популяции составило 7 %.

1. Определите приспособленность разных генотипов в данной популяции.

2. Определите частоту доминантных гомозигот (%) в исходной популяции.

3. Определите частоту доминантных гомозигот (%) после однократного пересева популяции.

4. Определите частоту гетерозигот после однократного пересева популяции.

5. Рассчитайте изменение частоты доминантного аллеля ( $\Delta p$ ) за одно поколение в другой популяции при том же коэффициенте отбора и исходной частоте рецессивного аллеля равной 0,024.

#### **Задача 54.**

После обработки посевов кормовой свеклы Бетаналом вероятность оставления потомства у растений с генотипом  $aa$  оказалась на 10 % меньше, чем у растений с генотипами  $AA$  и  $Aa$ .

По результатам обработки было установлено, что 75 % растений имеют высокую устойчивость к препарату.

1. Определите коэффициент отбора для разных генотипов в данной популяции.
2. Определите приспособленность рецессивных гомозигот.
3. Определите частоту рецессивных гомозигот (%) в исходной популяции.
4. Чему будет равна частота доминантного аллеля после однократного пересева популяции?
5. Определите частоту гетерозигот (%) после однократного пересева популяции.

**Задача 55.**

В северо-восточных районах Беларуси в отдельные годы устанавливается пониженная температура (до  $-18^{\circ}\text{C}$ ) на уровне узла кушения озимой пшеницы. Морозостойкие формы озимой пшеницы сорта Гармония имеют генотипы AA и Aa, и их приспособленность составляет 1. Для неморозостойких форм этого сорта приспособленность составляет 0,52.

По результатам испытания сохраняемость посевов сорта Гармония после перезимовки составила 57 %.

1. Определите коэффициент отбора для разных генотипов в данной популяции.
2. Чему равна частота доминантного аллеля в исходной популяции?
3. Определите частоту рецессивных гомозигот (%) в исходной популяции.
4. Определите частоту рецессивных гомозигот (%) после однократного пересева популяции.
5. Рассчитайте изменение частоты доминантного аллеля ( $\Delta p$ ) за одно поколение в другой популяции при том же коэффициенте отбора и исходной частоте доминантного аллеля равной 0,76.

**Задача 56.**

У рецессивных гомозиготных растений ржи, характеризующихся отсутствием воскового налета на листовых пластинках, отмечается снижение устойчивости к бурой ржавчине на 45 % по сравнению с доминантными гомозиготами и гетерозиготами, имеющими восковой налет на листовых пластинках.

В результате идентификации было установлено, что 77 % растений имеют высокую устойчивость к бурой ржавчине.

1. Определите приспособленность разных генотипов в данной популяции.
2. Чему равна частота доминантного аллеля в исходной популяции?

3. Определите частоту рецессивных гомозигот (%) после однократного пересева популяции.

4. Определите частоту гетерозигот (%) после однократного пересева популяции.

5. Рассчитайте изменение частоты рецессивного аллеля ( $\Delta q$ ) за одно поколение в другой популяции при том же коэффициенте отбора и исходной частоте доминантного аллеля равной 0,69.

**Задача 57.**

У ярового ячменя сорта Визит гомозиготное состояние рецессивных аллелей  $aa$  обуславливает зеленую окраску всходов растений, имеющих пониженную устойчивость к засухе на 12 % по сравнению с растениями, имеющими антоциановую окраску.

При идентификации по всходам число растений с зеленой окраской всходов составило 6 %.

1. Определите коэффициент отбора для разных генотипов в данной популяции.

2. Определите приспособленность рецессивных гомозигот.

3. Определите частоту доминантных гомозигот (%) после однократного пересева популяции.

4. Определите частоту гетерозигот (%) после однократного пересева популяции.

5. Рассчитайте изменение частоты рецессивного аллеля ( $\Delta q$ ) за одно поколение в другой популяции при том же коэффициенте отбора и исходной частоте рецессивного аллеля равной 0,22.

**Задача 58.**

После обработки посевов желтого люпина Симазинем вероятность сохранения потомства у растений с генотипом  $aa$  на 18 % меньше, чем у растений с генотипами  $AA$  и  $Aa$ .

После обработки было установлено, что 79 % растений имели плохую устойчивость к препарату.

1. Определите приспособленность разных генотипов в данной популяции.

2. Определите частоту гетерозигот (%) в исходной популяции.

3. Чему будет равна частота доминантного аллеля после однократного пересева популяции?

4. Определите частоту доминантных гомозигот (%) после однократного пересева популяции.

5. Определите частоту гетерозигот (%) после однократного пересева популяции.

### **Задача 59.**

У пшеницы аллель Vgn обуславливает яровой образ жизни и является доминантным по отношению к аллелю vgn, детерминирующему озимый образ жизни.

Приспособленность озимых форм составляет 90 % от приспособленности яровых форм. Частота встречаемости доминантного аллеля в популяции составляет 70 %.

1. Определите коэффициент отбора для разных генотипов в данной популяции.

2. Чему равна частота рецессивного аллеля в исходной популяции?

3. Определите частоту доминантных гомозигот (%) в исходной популяции.

4. Чему будет равна частота рецессивного аллеля в третьем поколении после отбора?

5. Определите частоту гетерозигот (%) в третьем поколении после отбора.

### **Задача 60.**

У рецессивных гомозигот озимой ржи снижение концентрации сахаров в клетках конуса нарастания вызывает снижение морозостойкости на 26 % по сравнению с доминантными гомозиготами и гетерозиготами.

В результате анализа было установлено, что растения с высоким содержанием сахаров составляют 82 % в исходной популяции.

1. Определите коэффициент отбора для разных генотипов в данной популяции.

2. Чему равна частота рецессивного аллеля в исходной популяции?

3. Определите частоту доминантных гомозигот (%) в исходной популяции.

4. Чему будет равна частота рецессивного аллеля во втором поколении после отбора?

5. Определите частоту доминантных гомозигот (%) во втором поколении после отбора.

## **2.3. Динамика генетической структуры популяции при полной элиминации рецессивных гомозигот**

**Задание 1.** Определить динамику генетической структуры популяции при полной элиминации рецессивных гомозигот.

Многие рецессивные гены в гетерозиготном генотипе практически не влияют на жизнеспособность организмов. Они существенно снижают ее, переходя в гомозиготное состояние.

Чаще всего отбор бывает направлен против рецессивных гомозигот. Так, в популяциях растений полная элиминация рецессивных гомозигот, т. е.  $S = 1 \rightarrow (aa)$ , может наблюдаться, если:

- возникают рецессивные хлорофильные мутации и растения погибают в фазе всходов;
- возникают стерильные мутанты, у которых в цветках не образуются плоды и семена (табл. 18).

Таблица 18. Динамика частот генотипических классов и частот аллелей при полной элиминации рецессивных гомозигот

Показатели	Генотипы			Сумма
	AA	Aa	aa	
Частоты аллелей до отбора	$pA$		$qa$	
Частоты генотипов до отбора $f$	$p^2AA$	$2pqAa$	$q^2aa$	1
Относительная приспособленность $W$	1	1	0	
Частоты генотипов после отбора $fW$	$p^2AA$	$2pqAa$	0	$1 - q^2aa$
Нормализованные частоты генотипов	$\frac{p^2AA}{1 - q^2aa}$	$\frac{2pqAa}{1 - q^2aa}$	0	
Частоты аллелей после отбора	$pA'$		$qa'$	

Примечание.  $pA' = \frac{p^2AA + pqAa}{1 - q^2aa} = \frac{pA}{1 - q^2aa}$ ;

$qa' = \frac{pqAa}{1 - q^2aa} = \frac{qa}{1 + qa}$ .

При  $S = 1 \rightarrow (aa)$  частота рецессивного аллеля в популяции вычисляется по формуле

$$qa_n = \frac{qa}{1 + n \cdot qa}, \quad (42)$$

где  $n$  – поколение, для которого ведут расчет.

Из этой формулы легко найти, сколько поколений придется ждать, чтобы частота летального рецессивного аллеля изменилась от исходного до заданного значения:

$$n = \frac{1}{q_n} - \frac{1}{q} \quad (43)$$

Если необходимо, чтобы частота такого аллеля уменьшилась вдвое, то предстоит ждать  $\frac{1}{q_n}$  поколений:  $n = \frac{1}{q_n} - \frac{1}{q} = \frac{2}{q} - \frac{1}{q} = \frac{1}{q}$ .

Таким образом, чем меньше частота рецессивного аллеля, тем медленнее он исчезает из популяции.

Но даже при полной элиминации гомозигот *aa* рецессивные мутации (аллель *a*) могут сохраняться у растений в гетерозиготном состоянии. Элиминации будут подвергаться лишь редкие гомозиготные носители этого аллеля, и генетическая структура популяции будет меняться очень слабо.

**Задание 2.** Решение задач на полную элиминацию рецессивных гомозигот.

**Пример.**

У озимой ржи в фазе всходов встречаются белые проростки, обусловленные геном *wh*, вызывающим гибель растений. Частота рецессивного аллеля *qwh* составляет 0,13 в бесконтрольных гибридных популяциях. При наличии доминантного гена *Wh* растения имеют зеленые всходы.

1. Чему равна частота рецессивного аллеля в первом поколении после отбора?

2. Определите частоту доминантного аллеля в первом поколении после отбора.

3. Определите генетическую структуру популяции в первом поколении после отбора.

4. Определите частоту рецессивных гомозигот (%) во втором поколении после отбора.

5. Определите частоту рецессивных гомозигот (%) в десятом поколении после отбора.

**Решение.**

Озимая рожь

Окраска проростков:

*Wh* – зеленая;

*wh* – белая.

*qwh* = 0,13.

1. Рассчитываем частоту рецессивного аллеля в первом поколении после отбора по формуле (42):

$$q_{a_1} = \frac{q_a}{1 + n \cdot q_a} = \frac{0,13}{1 + 1 \cdot 0,13} = \frac{0,13}{1,13} = 0,115.$$

2. Определяем частоту доминантного аллеля в первом поколении после отбора:

$$p_{A_1} = 1 - q_{a_1} = 1 - 0,115 = 0,885.$$

3. Определяем генетическую структуру популяции для первого поколения после отбора:

$$P_1 = p^2 AA_1 = (p_{A_1})^2 = (0,885)^2 = 0,7832 \text{ (или 78,32 \%);}$$

$$G_1 = 2pq Aa_1 = 2 \cdot p_{A_1} \cdot q_{a_1} = 2 \cdot 0,885 \cdot 0,115 = 0,2036 \text{ (или 20,36 \%);}$$

$$Q_1 = q^2 aa_1 = (q_{a_1})^2 = (0,115)^2 = 0,0132 \text{ (или 1,32 \%)}.$$

4. Определяем частоту рецессивного аллеля, а затем частоту рецессивных гомозигот во втором поколении после отбора:

$$q_{a_2} = \frac{0,13}{1 + 2 \cdot 0,13} = \frac{0,13}{1,26} = 0,103;$$

$$Q_2 = q^2 aa_2 = (q_{a_2})^2 = (0,103)^2 = 0,0106 \text{ (или 1,06 \%)}.$$

5. Определяем частоту рецессивного аллеля, а затем частоту рецессивных гомозигот в десятом поколении после отбора:

$$q_{a_{10}} = \frac{0,13}{1 + 10 \cdot 0,13} = \frac{0,13}{2,3} = 0,057;$$

$$Q_{10} = q^2 aa_{10} = (q_{a_{10}})^2 = (0,057)^2 = 0,0032 \text{ (или 0,32 \%)}.$$

### **Лабораторная работа 7. Определение изменения частот генотипов в поколениях озимой ржи при полной элиминации рецессивных гомозигот**

**Цель:** определить изменение частот аллелей и генотипов в поколениях озимой ржи при полной элиминации рецессивных гомозигот.

**Материалы и оборудование:**

- 1) сноп озимой ржи сорта Пуховчанка;
- 2) калькулятор.

**Ход работы:**

1) проанализируйте пробный сноп озимой ржи сорта Пуховчанка и установите процент стерильных растений;

2) определите частоты рецессивного и доминантного аллелей, а также генетическую структуру популяции в исходном поколении;

3) определите динамику генетической структуры популяции при полной элиминации рецессивных гомозигот для 10 поколений;

4) сформулируйте вывод о характере динамики генетической структуры популяции при полной элиминации рецессивных гомозигот в ряду поколений.

**Пример.**

У озимой ржи сорта Пуховчанка обнаружена аномалия мейоза «деление в тетрадах», обусловленная рецессивным геном *t*. Встречаемость этого гена в гомозиготном состоянии (*tt*) приводит к полной стерильности (не образуются семена). Доминантный аллель *T* как в гомозиготном, так и в гетерозиготном генотипе обуславливает нормальную фертильность (озерненные колосья).

Из 1000 проанализированных растений 20 имели стерильные колосья.

Определите динамику генетической структуры популяции в 10 поколениях.

**Решение.**

Озимая рожь

Озерненность колосьев:

*T* – нормальная озерненность;

*t* – стерильность.

*N* = 1000 растений;

*n<sub>Q</sub>* = 20 растений.

1. Определяем частоты рецессивного генотипа и рецессивного аллеля в исходном поколении:

$$Q = q^2tt = \frac{n_Q}{N} = \frac{20}{1000} = 0,02 \text{ (или 2 \%);}$$

$$qt = \sqrt{q^2tt} = \sqrt{0,02} = 0,14.$$

2. Зная частоту рецессивного аллеля в исходном поколении популяции, определяем частоту доминантного аллеля и генетическую структуру популяции в исходном поколении:

$$pT = 1 - qt = 1 - 0,14 = 0,86.$$

$$P = p^2TT = (pT)^2 = (0,86)^2 = 0,7396 \text{ (или 73,96 \%);}$$

$$G = 2pqTt = 2 \cdot pT \cdot qt = 2 \cdot 0,86 \cdot 0,14 = 0,2408 \text{ (или 24,08 \%);}$$

$$Q = q^2tt = (qt)^2 = (0,14)^2 = 0,0196 \text{ (или 1,96 \%).$$

3. Определяем частоты рецессивного и доминантного аллелей в первом поколении после отбора, а также генетическую структуру популяции по соответствующим формулам:

$$qt_1 = \frac{qt}{1 + n \cdot qt} = \frac{0,14}{1 + 1 \cdot 0,14} = \frac{0,14}{1,14} = 0,1228;$$

$$pT_1 = 1 - qt_1 = 1 - 0,1228 = 0,8772.$$

$$P_1 = p^2TT_1 = (pT_1)^2 = (0,8772)^2 = 0,7695 \text{ (или 76,95 \%);}$$

$$G_1 = 2pqTt_1 = 2 \cdot pT_1 \cdot qt_1 = 2 \cdot 0,8772 \cdot 0,1228 = 0,2154 \text{ (или 21,54 \%);}$$

$$Q_1 = q^2tt_1 = (qt_1)^2 = (0,1228)^2 = 0,0151 \text{ (или 1,51 \%)}.$$

4. Таким же образом ведем расчет частот рецессивного и доминантного аллелей, определение генетической структуры популяции для поколений  $F_2$ - $F_{10}$ . Полученные данные вносим в табл. 19.

Таблица 19. Динамика популяции озимой ржи при полной элиминации рецессивных гомозигот при  $S = 1 \rightarrow (tt)$

Поклоение	Частота аллелей		Частота генотипов, %		
	T	t	tt	Tt	TT
Исходное	0,86	0,14	1,96	24,08	73,96
1	0,8772	0,1228	1,51	21,54	76,95
2	0,8906	0,1094	1,20	19,48	79,32
3	0,9014	0,0986	0,97	17,78	81,25
4	0,9103	0,0897	0,81	16,33	82,86
5	0,9176	0,0824	0,68	15,12	84,20
6	0,9239	0,0761	0,58	14,06	85,36
7	0,9293	0,0707	0,50	13,14	86,36
8	0,9340	0,0660	0,44	12,32	87,24
9	0,9381	0,0619	0,38	11,62	88,00
10	0,9417	0,0583	0,34	10,98	88,68

На рис. 10 показан график изменения частот рецессивного аллеля и рецессивных гомозигот при полной элиминации рецессивных гомозигот в 10 поколениях.

5. Формулируем вывод о характере динамики генетической структуры популяции при полной элиминации рецессивных гомозигот в 10 поколениях.

В панмиктической популяции при полной элиминации рецессивных гомозигот за 10 поколений отбора частота рецессивного аллеля уменьшилась с 0,14 до 0,0583, т. е. в 2,4 раза; доля рецессивных гомозигот уменьшилась на 1,62 % (или в 5,8 раза), гетерозигот – на 13,10 %

(или в 2,2 раза), а доля доминантных гомозигот увеличилась на 14,72 % (или в 1,2 раза).

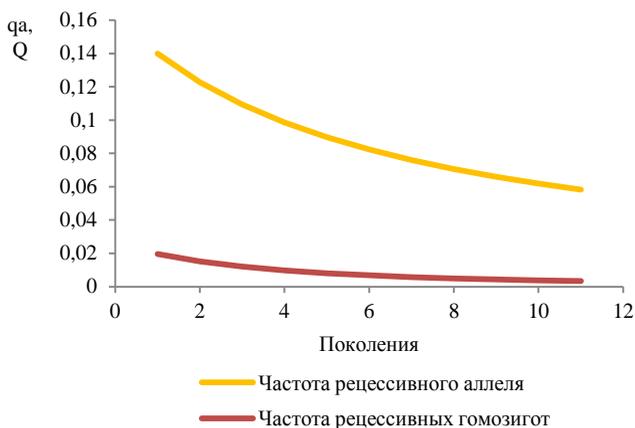


Рис. 10. Кривые, отражающие уменьшение частот рецессивного аллеля и рецессивных гомозигот при полной элиминации рецессивных гомозигот

В соответствии с вариантами, приведенными в табл. 20, рассчитайте динамику генетической структуры панмиктической популяции озимой ржи при полной элиминации рецессивных гомозигот для указанного числа поколений.

Таблица 20. Задания для лабораторной работы 7

Вариант	Количество проанализированных растений, шт.	Количество растений с рецессивным признаком, шт.	Поколение
1	2	3	4
1	1501	14	F <sub>12</sub>
2	1424	28	F <sub>14</sub>
3	1382	22	F <sub>9</sub>
4	1806	45	F <sub>11</sub>
5	1021	16	F <sub>10</sub>
6	1750	32	F <sub>15</sub>
7	1608	28	F <sub>10</sub>
8	1014	12	F <sub>11</sub>
9	1790	21	F <sub>12</sub>
10	1306	25	F <sub>13</sub>

1	2	3	4
11	1902	17	F <sub>11</sub>
12	1720	42	F <sub>15</sub>
13	1561	29	F <sub>10</sub>
14	1616	31	F <sub>12</sub>
15	1156	37	F <sub>14</sub>
16	1289	11	F <sub>9</sub>
17	1445	19	F <sub>13</sub>
18	1786	22	F <sub>11</sub>
19	1705	34	F <sub>10</sub>
20	1550	30	F <sub>12</sub>

### Вопросы для самоконтроля

1. Как рецессивные гены в гетерозиготном генотипе влияют на жизнеспособность организмов?
2. Что происходит, если рецессивные гены переходят в гомозиготное состояние?
3. Что означает понятие «полная элиминация» рецессивных гомозигот?
4. Какие рецессивные мутации приводят к полной элиминации рецессивных гомозигот?
5. Как рассчитать частоту рецессивного аллеля в популяции при полной элиминации рецессивных гомозигот?
6. Как определить, через сколько поколений частота рецессивного аллеля уменьшится вдвое?
7. Исчезнет ли рецессивный аллель из популяции при полной элиминации рецессивных гомозигот?
8. Что будет происходить с частотой доминантного аллеля при полной элиминации рецессивных гомозигот?
9. Как изменится в поколениях частота доминантных гомозигот при полной элиминации рецессивных гомозигот?
10. Как изменится в поколениях частота гетерозигот при полной элиминации рецессивных гомозигот?

### Задачи

#### Задача 61.

У озимой ржи гомозиготное состояние рецессивных аллелей  $ff$  обуславливает полную стерильность цветков. Доминантный аллель  $F$  как

в гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии обуславливает нормальную фертильность.

В исходной популяции частота рецессивного аллеля составила 0,17.

1. Определите коэффициент отбора для разных генотипов в данной популяции.

2. Чему равна частота доминантного аллеля в исходной популяции?

3. Определите частоту доминантных гомозигот (%) в исходной популяции.

4. Определите частоту гетерозигот (%) в исходной популяции.

5. Определите частоту рецессивных гомозигот (%) в четвертом поколении после отбора.

### **Задача 62.**

Хлорофильная мутация у гречихи обусловлена мутацией доминантного гена  $A1$  в рецессивный ген  $a1$ . Гомозиготные растения, имеющие генотип  $alal$ , являются альбиносами и погибают в фазе проростков, а доминантные гомозиготы и гетерозиготы развиваются нормально.

В исходной панмиктической популяции 99 % растений были зелеными, остальные – альбиносы.

1. Определите коэффициент отбора для разных генотипов в данной популяции.

2. Чему равна частота доминантного аллеля в исходной популяции?

3. Определите частоту гетерозигот (%) в третьем поколении после отбора.

4. Определите частоту рецессивных гомозигот (%) в четвертом поколении после отбора.

5. Определите частоту доминантных гомозигот (%) в пятом поколении после отбора.

### **Задача 63.**

У синегибридной люцерны гомозиготное состояние рецессивных аллелей  $ff$  обуславливает полную стерильность цветков. Доминантный аллель  $F$  как в гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии обуславливает нормальную плодовитость цветков.

Частота встречаемости стерильных растений синегибридной люцерны в панмиктической популяции составляет 6,5 %.

1. Определите коэффициент отбора для разных генотипов в данной популяции.

2. Чему равна частота рецессивного аллеля в исходной популяции?

3. Определите частоту доминантных гомозигот (%) во втором поколении после отбора.

4. Чему будет равна частота доминантного аллеля в пятом поколении после отбора?

5. Определите частоту гетерозигот (%) в пятом поколении после отбора.

**Задача 64.**

У земляники гомозиготное состояние рецессивных аллелей  $ff$  обуславливает отсутствие усов. Доминантный аллель  $F$  как в гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии детерминирует наличие усов у земляники.

Частота встречаемости в панмиктической популяции безусых растений земляники составляет 2 %.

1. Определите коэффициент отбора для разных генотипов в данной популяции.

2. Определите частоту доминантных гомозигот (%) во втором поколении после отбора.

3. Определите частоту гетерозигот (%) во втором поколении после отбора.

4. Чему будет равна частота рецессивного аллеля в пятом поколении после отбора?

5. Определите частоту гетерозигот (%) в пятом поколении после отбора.

**Задача 65.**

У кукурузы растения, содержащие в генотипе рецессивные аллели  $ba_1ba_1$  в гомозиготном состоянии, не образуют початков (бесплодный стебель). Доминантный аллель  $Ba_1$  как в гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии обуславливает наличие початков.

В исходной популяции кукурузы 86 % растений имели початки, остальные растения – бесплодный стебель.

1. Определите коэффициент отбора для разных генотипов в данной популяции.

2. Чему равна частота доминантного аллеля в данной популяции?

3. Чему будет равна частота рецессивного аллеля в четвертом поколении после отбора?

4. Определите частоту гетерозигот (%) в четвертом поколении после отбора.

5. Чему будет равна частота доминантного аллеля в пятом поколении после отбора?

**Задача 66.**

У гречихи гомозиготное состояние рецессивных аллелей  $alal$  обуславливает полную стерильность цветков. Доминантный аллель  $Al$  как

в гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии детерминирует нормальную фертильность.

В исходной популяции частота рецессивного аллеля составляет 40 %.

1. Определите коэффициент отбора для разных генотипов в данной популяции.

2. Чему равна частота доминантного аллеля в исходной популяции?

3. Определите частоту доминантных гомозигот (%) в исходной популяции.

4. Определите частоту гетерозигот (%) в исходной популяции.

5. Определите частоту рецессивных гомозигот (%) в четвертом поколении после отбора.

#### **Задача 67.**

Хлорофильная мутация у озимой ржи обусловлена мутацией доминантного гена F в рецессивный ген f. Гомозиготные растения (альбиносы) имеют генотип ff и погибают в фазе проростков, а доминантные гомозиготы и гетерозиготы развиваются нормально.

В исходной панмиктической популяции 88 % растений были зелеными, остальные – альбиносы.

1. Определите коэффициент отбора для разных генотипов в данной популяции.

2. Чему равна частота доминантного аллеля в данной популяции?

3. Определите частоту гетерозигот (%) в третьем поколении после отбора.

4. Чему будет равна частота рецессивного аллеля в четвертом поколении после отбора?

5. Чему будет равна частота доминантного аллеля в пятом поколении после отбора?

#### **Задача 68.**

У синегибридной люцерны гомозиготное состояние рецессивных аллелей ff обуславливает полную стерильность цветков. Доминантный аллель F как в гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии детерминирует нормальную плодовитость цветков.

Частота встречаемости стерильных растений в панмиктической популяции равна 16 %.

1. Определите коэффициент отбора для разных генотипов в данной популяции.

2. Чему равна частота рецессивного аллеля в исходной популяции?

3. Определите частоту доминантных гомозигот (%) во втором поколении после отбора.

4. Определите частоту гетерозигот (%) в пятом поколении после отбора.

5. Чему будет равна частота доминантного аллеля в девятом поколении после отбора?

**Задача 69.**

У гибридов земляники гомозиготное состояние рецессивных аллелей *сс* обуславливает отсутствие цветков. Доминантный аллель *С* как в гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии детерминирует наличие цветков у земляники.

Частота встречаемости в панмиктической популяции растений, не имеющих цветки, составляет 8 %.

1. Определите коэффициент отбора для разных генотипов в данной популяции.

2. Определите частоту гетерозигот (%) во втором поколении после отбора.

3. Определите частоту доминантных гомозигот (%) во втором поколении после отбора.

4. Чему будет равна частота рецессивного аллеля в пятом поколении после отбора?

5. Определите частоту гетерозигот (%) в седьмом поколении после отбора.

**Задача 70.**

У кукурузы гомозиготное состояние рецессивных аллелей *tbtb* обуславливает развитие мужского соцветия вместо початка. Доминантный аллель *Tb* как в гомозиготном, так и в гетерозиготном состоянии детерминирует нормальное развитие початков.

Частота встречаемости в панмиктической популяции растений кукурузы, имеющих мужские соцветия вместо початков, составляет 8,5 %.

1. Определите коэффициент отбора для разных генотипов в данной популяции.

2. Чему равна частота рецессивного аллеля в исходной популяции?

3. Определите частоту гетерозигот (%) в третьем поколении после отбора.

4. Чему будет равна частота рецессивного аллеля в шестом поколении после отбора?

5. Определите частоту доминантных гомозигот (%) в шестом поколении после отбора.

### 3. ИЗМЕНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ПОД ВЛИЯНИЕМ МУТАЦИЙ

#### 3.1. Изменение генетической структуры популяции при мутационном процессе

**Задание 1.** Рассмотреть понятия «мутационное давление» и «равновесие».

По любой паре аллелей, например  $A$  и  $a$ , мутации могут происходить в двух направлениях: прямом ( $A \rightarrow a$ ) и обратном ( $a \rightarrow A$ ). В первом случае это будет величина  $u \cdot p_A$ , а во втором –  $v \cdot q_a$ , где  $u$  – скорость прямого мутирования,  $v$  – скорость возвратного мутирования.

**Мутационное давление** – это определенная частота мутирования гена, в сторону которого мутации происходят с большей вероятностью.

Изменение частоты аллеля  $A$  в популяции за поколение определяют по формуле

$$\Delta p_A = v \cdot q_a - u \cdot p_A. \quad (44)$$

Изменение частоты аллеля  $a$  в популяции за поколение устанавливают, применяя формулу

$$\Delta q_a = u \cdot p_A - v \cdot q_a, \quad (45)$$

где  $u$  – вероятность возникновения прямых мутаций;

$p_A$  – частота доминантного аллеля;

$v$  – вероятность возникновения обратных мутаций;

$q_a$  – частота рецессивного аллеля.

Скорость, или частота, мутирования измеряется долей гамет на поколение, в которых произошли мутационные изменения данного гена. Пусть  $u = 1 \cdot 10^{-5}$  и  $v = 1 \cdot 10^{-5}$ . Это означает, что на миллион гамет будет приходиться в среднем 10 гамет с вновь возникшими рецессивными мутациями и 1 гамета с вновь возникшей доминантной мутацией анализируемого гена.

#### **Пример.**

Допустим, у кукурузы  $p_A = 0,8$ ,  $q_a = 0,2$ . Аллель  $A$  мутирует в аллель  $a$  с частотой 0,00003, аллель  $a$  в аллель  $A$  – с частотой 0,00001.

Определите частоты аллелей в следующем поколении.

**Решение.**

Кукуруза

$$pA = 0,8;$$

$$qa = 0,2.$$

1. Определяем изменение частоты аллеля  $A$  в популяции по формуле (44):

$$\Delta pA = v \cdot qa - u \cdot pA = 0,00001 \cdot 0,2 - 0,00003 \cdot 0,8 = -0,000022.$$

2. Определяем частоту аллеля  $A$  в следующем после мутирования поколении:

$$pA_1 = pA + \Delta pA = 0,8 + (-0,000022) = 0,799978.$$

3. Находим частоту аллеля  $a$  в следующем после мутирования поколении:

$$qa_1 = 1 - pA_1 = 1 - 0,799978 = 0,200022.$$

Вместе с тем изменение частот аллелей в популяции идет не беспредельно, и на определенном этапе число возникающих прямых мутаций становится равным числу обратных мутаций:  $v \cdot qa = u \cdot pA$ . При наступлении такого **равновесного состояния** в популяции мутационное давление исчезает и мутационный процесс перестает изменять генетический состав популяции.

$$\frac{pA_{\text{равн}}}{qa_{\text{равн}}} = \frac{v}{u}. \quad (46)$$

Таким образом, отсюда можно получить равенство  $pA = \frac{v}{u} \cdot qa$ . Прибавив к обеим частям уравнения  $qa$  и решив его, получим формулу (47):

$$pA + qa = \frac{v}{u} \cdot qa + qa;$$

$$1 = qa \cdot \left( \frac{v}{u} + 1 \right);$$

$$\frac{1}{qa} = \frac{v + u}{u};$$

$$qa = \frac{u}{v + u}.$$

$$qa_{\text{равн}} = \frac{u}{v + u}. \quad (47)$$

Рассуждая таким же образом, получаем формулу

$$pA_{\text{равн}} = \frac{v}{v + u}. \quad (48)$$

**Пример.**

Пусть значения  $u$  и  $v$  у кукурузы будут  $1 \cdot 10^{-5}$  и  $1 \cdot 10^{-6}$  соответственно.

Определите равновесные частоты аллелей  $pA_{\text{равн}}$  и  $qa_{\text{равн}}$ .

**Решение.**

Кукуруза  
 $u = 1 \cdot 10^{-5};$   
 $v = 1 \cdot 10^{-6}.$

1. Определяем равновесную частоту аллеля  $qa$  по формуле (47):

$$qa_{\text{равн}} = \frac{1 \cdot 10^{-5}}{1 \cdot 10^{-6} + 1 \cdot 10^{-5}} = \frac{1 \cdot 10^{-5}}{1 \cdot 10^{-5} \cdot (0,1 + 1)} = 0,91.$$

2. Определяем равновесную частоту аллеля  $pA$  по формуле (48):

$$pA_{\text{равн}} = \frac{1 \cdot 10^{-6}}{1 \cdot 10^{-6} + 1 \cdot 10^{-5}} = \frac{1 \cdot 10^{-6}}{1 \cdot 10^{-6} \cdot (1 + 10)} = 0,09.$$

3. Графически отображаем данную ситуацию (рис. 11).

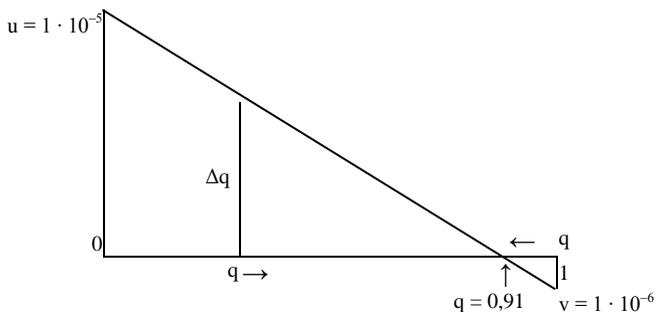


Рис. 11. Движение частот аллелей в популяции к состоянию равновесия при взаимодействии процессов прямого и обратного мутирования

Из графика следует, что  $\Delta q$  положительно при  $q < qa_{\text{равн}}$  и отрицательно при  $q > qa_{\text{равн}}$ .

Необходимо иметь в виду, что истинные обратные мутации, т. е. мутации в том же гене, в котором произошла прямая мутация, составляют лишь малую часть от общего числа. Абсолютное большинство реверсий обусловлено мутациями других генов, дающих супрессорный эффект.

**Пример.**

У кукурузы ген А мутирует в ген а с частотой 0,00003 и достигает со временем значения 75 %.

При какой частоте обратного мутирования (а → А) установится равновесие?

**Решение.**

$$\begin{aligned} & \text{Кукуруза} \\ & pA = 0,75; \\ & u = 0,00003. \end{aligned}$$

Пользуясь формулой (46), находим v:

$$v = \frac{u \cdot pA_{\text{равн}}}{q a_{\text{равн}}} = \frac{0,00003 \cdot 0,75}{0,25} = 0,00009.$$

**Задание 2.** Решение задач на мутационное давление и равновесие.

**Пример.**

У дрозофилы рецессивная мутация br – коричневая окраска глаз – возникает с частотой  $3 \cdot 10^{-5}$ . Частота обратных мутаций достигает  $1,5 \cdot 10^{-5}$ .

В исходной панмиктической популяции из каждой 1000 проанализированных мух 25 имеют коричневую окраску глаз. Допустим, что темпы прямых и обратных мутаций сохраняются на одном уровне в ряду поколений.

1. Чему будет равна частота рецессивного аллеля в пятом поколении?
2. Чему будет равна частота доминантного аллеля в пятом поколении?
3. При каких значениях pA и qa популяция окажется в равновесном состоянии?
4. Сколько мух из 1000 могут быть доминантными гомозиготами в пятом поколении?
5. Сколько мух из 1000 могут быть доминантными гомозиготами при равновесном состоянии популяции?

**Решение.**

Дрозофила

Окраска глаз:

Br – красные глаза;

br – коричневые глаза.

$$u = 3 \cdot 10^{-5};$$

$$v = 1,5 \cdot 10^{-5};$$

$$N = 1000;$$

$$n_Q = 20.$$

1. Определяем частоту рецессивного генотипа в исходном поколении:

$$Q = q^2brbr = \frac{n_Q}{N} = \frac{25}{1000} = 0,025 \text{ (или } 2,5 \text{ \%)}.$$

Определяем частоту рецессивного и доминантного аллелей в исходном поколении:

$$qbr = \sqrt{q^2brbr} = \sqrt{0,025} = 0,16;$$

$$pBr = 1 - qbr = 1 - 0,16 = 0,84.$$

Определяем изменение частоты рецессивного аллеля за поколение по формуле (45):

$$\Delta qbr = u \cdot pBr - v \cdot qbr = 3 \cdot 10^{-5} \cdot 0,84 - 1,5 \cdot 10^{-5} \cdot 0,16 = 2,52 \cdot 10^{-5} - 0,24 \cdot 10^{-5} = 2,28 \cdot 10^{-5}.$$

$$2,28 \cdot 10^{-5} = 0,0000228.$$

Находим частоту рецессивного аллеля в пятом поколении по формуле

$$qbr_n = qbr + n \cdot \Delta qbr, \quad (49)$$

где  $qbr_n$  – частота рецессивного аллеля в искомом поколении;

$qbr$  – частота рецессивного аллеля в исходном поколении;

$n$  – поколение, для которого ведется расчет.

$$qbr_5 = qbr + 5 \cdot \Delta qbr = 0,16 + 5 \cdot 0,0000228 = 0,16 + 0,000114 = 0,160114.$$

2. Определяем частоту доминантного аллеля в пятом поколении:

$$pBr_5 = 1 - qbr_5 = 1 - 0,160114 = 0,839886.$$

3. Определяем равновесные значения  $qBr$  и  $pBr$  по формулам (47) и (48):

$$qBr_{\text{равн}} = \frac{u}{v + u} = \frac{3 \cdot 10^{-5}}{3 \cdot 10^{-5} + 1,5 \cdot 10^{-5}} = \frac{3 \cdot 10^{-5}}{1 \cdot 10^{-5} \cdot (3 + 1,5)} = \frac{3}{4,5} = 0,67;$$

$$pBr_{\text{равн}} = \frac{v}{v + u} = \frac{1,5 \cdot 10^{-5}}{3 \cdot 10^{-5} + 1,5 \cdot 10^{-5}} = \frac{1,5 \cdot 10^{-5}}{1 \cdot 10^{-5} \cdot (3 + 1,5)} = \frac{1,5}{4,5} = 0,33.$$

4. Определяем количество доминантных гомозигот в пятом поколении:

$$P_5 = p^2 Br Br_5 = (pBr_5)^2 = 0,839886^2 = 0,7054 \text{ (или } 70,54 \text{ \%)}.$$

Таким образом, из 1000 мух доминантными гомозиготами в пятом поколении будет 705 шт.

5. Определяем количество доминантных гомозигот в пятом поколении при равновесном состоянии популяции:

$$P_{\text{равн}} = p^2 Br Br_{\text{равн}} = (pBr_{\text{равн}})^2 = 0,33^2 = 0,1089 \text{ (или } 10,89 \text{ \%)}.$$

Таким образом, из 1000 мух доминантными гомозиготами при равновесном состоянии популяции будет 109 шт.

**Задание 3.** Познакомиться с понятием «темп мутирования».

Темп мутирования для оценки частоты возникновения доминантных аллелей, т. е. при  $a \rightarrow A$ , оценивается путем простого подсчета числа доминантных потомков, появившихся от рецессивных родителей.

В случае появления рецессивных аллелей, т. е. при  $A \rightarrow a$ , этот простой метод оценки темпа мутирования неприменим, так как в гетерозиготном состоянии мутации не оказывают влияния на фенотип.

Поэтому для оценки частоты возникновения рецессивных мутаций используют уравнения, определяющие равновесную частоту аллеля в результате процессов мутации и отбора. Те же уравнения применимы и для оценки частоты доминантных мутаций.

Для доминантных аллелей, когда отбору подвергаются гомозиготные и гетерозиготные особи, равновесная концентрация ( $pA^*$ ) равна частному величины давления мутаций  $u$  и величины коэффициента отбора  $S$ :

$$pA^* = \frac{u}{S}, \quad (50)$$

где  $pA^*$  – темп мутирования доминантных аллелей.

В случае рецессивных мутаций отбору подвергаются только особи, имеющие мутацию в гомозиготном состоянии.

При условии, что такие особи не оставляют потомства, т. е. при  $S = 1$ , их число будет равно числу возникающих мутаций:  $q^2_{aa} = u$ . Тогда темп мутирования рецессивных аллелей ( $qa^*$ ) определяется по формуле

$$qa^* = \sqrt{u}. \quad (51)$$

В случае если  $S < 1$ , то соотношение частоты мутаций и частоты появления гомозиготных особей имеет следующий вид:

$$q^2_{aa} = u \cdot S.$$

Следовательно, темп мутирования рецессивных аллелей ( $qa^*$ ) равен:

$$qa^* = \sqrt{u \cdot S}. \quad (52)$$

### **Лабораторная работа 8. Изучение темпов мутирования (оценка совместного действия отбора и мутации)**

**Цель:** дать оценку совместному действию отбора и мутационного процесса в популяции кукурузы.

**Материалы и оборудование:**

- 1) початки кукурузы;
- 2) калькулятор.

**Ход работы:**

- 1) проанализируйте початки гибридной популяции кукурузы на присутствие рецессивной мутации;
- 2) подсчитайте число растений с рецессивной мутацией и определите частоту рецессивного аллеля  $q_s$ ;
- 3) определите темп мутирования рецессивного аллеля при указанной величине  $S$  (вероятность потери мутантного аллеля в связи с пониженной всхожестью рецессивных гомозиготных генотипов);
- 4) определите темп мутирования доминантного аллеля;
- 5) сравните полученные результаты и сформулируйте выводы.

**Пример.**

У кукурузы рецессивная мутация  $s$  – сморщенность семян – совершается со скоростью  $u = 1,2 \cdot 10^{-6}$  на одно поколение.

Среди 100 початков кукурузы 8 имели сморщенные зерна.

Определите равновесную частоту мутаций (темп мутирования рецессивного аллеля) при  $S = 0,2$ .

**Решение.**

Кукуруза

Характер семян:

S – выполненные;

s – сморщенные.

N = 100 растений;

$n_Q = 8$  растений;

$u = 1,2 \cdot 10^{-6}$ .

1. Определяем частоту рецессивного генотипа в исходном поколении:

$$Q = q^2_{ss} = \frac{n_Q}{N} = \frac{8}{100} = 0,08 \text{ (или 8 \%)}.$$

2. Определяем частоту рецессивного аллеля s:

$$qs = \sqrt{q^2_{ss}} = \sqrt{0,08} = 0,28.$$

3. Определяем частоту доминантного аллеля S:

$$pS = 1 - qs = 1 - 0,28 = 0,72.$$

4. Зная скорость мутационного процесса и коэффициент отбора, определяем темпы мутирования доминантного и рецессивного аллелей по формулам (50) и (52):

$$pS^* = \frac{u}{S} = \frac{1,2 \cdot 10^{-6}}{0,2} = 6 \cdot 10^{-6} = 0,000006;$$

$$qs^* = \sqrt{u \cdot S} = \sqrt{1,2 \cdot 10^{-6} \cdot 0,2} = \sqrt{0,00000024} = 0,00049.$$

5. Сравниваем полученные значения частот аллелей и темпа мутирования аллелей и формулируем вывод.

$$\frac{qs}{qs^*} = \frac{0,28}{0,00049} = 571,4.$$

Темп мутирования рецессивного аллеля составляет  $4,9 \cdot 10^{-4}$ , что в 571 раз ниже, чем его частота.

$$\frac{pS}{pS^*} = \frac{0,72}{0,000006} = 120000.$$

Темп мутирования доминантного аллеля составляет  $6 \cdot 10^{-6}$ , что в 120000 раз ниже, чем его частота.

В соответствии с вариантами, приведенными в табл. 21, рассчитайте темпы мутирования рецессивного и доминантного аллелей для указанных показателей (S и u).

Таблица 21. Задания для лабораторной работы 8

Вариант	Число проанализированных растений, шт.	Рецессивная мутация	Число растений с рецессивной мутацией, шт.	Частота возникновения прямых мутаций u	Коэффициент отбора S
1	100	Сморщенные семена	5	$1,2 \cdot 10^{-6}$	0,2
2	100	Бесцветный алейрон	4	$3 \cdot 10^{-5}$	0,1
3	100	Сахаристый эндосперм	11	$2,4 \cdot 10^{-6}$	0,2
4	100	Сморщенные семена	9	$1,2 \cdot 10^{-6}$	0,3
5	100	Бесцветный алейрон	13	$3 \cdot 10^{-5}$	0,5
6	100	Сахаристый эндосперм	1	$2,4 \cdot 10^{-6}$	0,1
7	100	Сморщенные семена	2	$1,2 \cdot 10^{-6}$	0,4
8	100	Бесцветный алейрон	12	$3 \cdot 10^{-5}$	0,3
9	100	Сахаристый эндосперм	6	$2,4 \cdot 10^{-6}$	0,5
10	100	Сморщенные семена	17	$1,2 \cdot 10^{-6}$	0,1
11	100	Бесцветный алейрон	20	$3 \cdot 10^{-5}$	0,5
12	100	Сахаристый эндосперм	7	$2,4 \cdot 10^{-6}$	0,4
13	100	Сморщенные семена	14	$1,2 \cdot 10^{-6}$	0,2
14	100	Бесцветный алейрон	10	$3 \cdot 10^{-5}$	0,4
15	100	Сахаристый эндосперм	8	$2,4 \cdot 10^{-6}$	0,3
16	100	Сморщенные семена	15	$1,2 \cdot 10^{-6}$	0,5
17	100	Бесцветный алейрон	18	$3 \cdot 10^{-5}$	0,1
18	100	Сахаристый эндосперм	19	$2,4 \cdot 10^{-6}$	0,4
19	100	Сморщенные семена	16	$1,2 \cdot 10^{-6}$	0,3
20	100	Бесцветный алейрон	3	$3 \cdot 10^{-5}$	0,2

### Вопросы для самоконтроля

1. В каких единицах измеряется скорость (частота) мутирования?
2. Что такое мутационное давление?
3. Как определить изменение частоты аллеля A в популяции при наличии прямого и обратного мутирования?
4. Как определить изменение частоты аллеля a в популяции за поколение при наличии прямого и обратного мутирования?

5. Что происходит с мутационным давлением при переходе популяции в равновесное состояние?
6. Как определить равновесную частоту доминантного аллеля?
7. Как определить равновесную частоту рецессивного аллеля?
8. Как определить частоту аллеля в n-м поколении при наличии мутационного процесса?
9. Что такое темп мутирования?
10. Как рассчитать темп мутирования доминантных и рецессивных аллелей?

### **Задачи**

#### **Задача 71.**

У ржи рецессивная мутация  $wel$ , обуславливающая бело-зеленое основание листа, возникает с частотой  $3 \cdot 10^{-5}$ . Частота обратных мутаций достигает  $1,5 \cdot 10^{-5}$ .

В исходной панмиктической популяции из каждых 500 проанализированных растений 20 имеют бело-зеленое основание листа.

Допустим, что темпы прямых и обратных мутаций сохраняются на одном уровне в ряду поколений.

1. Чему будет равна частота рецессивного аллеля в третьем поколении?
2. Чему будет равна частота доминантного аллеля в третьем поколении?
3. Сколько растений могут быть доминантными гомозиготами в третьем поколении?
4. При каких значениях  $p_{Wel}$  и  $q_{wel}$  популяция окажется в равновесном состоянии?
5. Сколько растений могут быть доминантными гомозиготами в популяции при ее равновесном состоянии?

#### **Задача 72.**

У кукурузы рецессивная мутация  $rg$  пурпурного эндосперма возникает с частотой  $1,1 \cdot 10^{-5}$ . Частота обратных мутаций достигает  $0,5 \cdot 10^{-5}$ .

В исходной панмиктической популяции из каждой 1000 проанализированных растений 16 имеют пурпурный эндосперм.

Допустим, что темпы прямых и обратных мутаций сохраняются на одном уровне в ряду поколений.

1. Чему будет равна частота рецессивного аллеля в следующем поколении?

2. Чему будет равна частота доминантного аллеля в пятом поколении?

3. Сколько растений могут быть доминантными гомозиготами в пятом поколении?

4. При каких значениях  $pRg$  и  $qrg$  популяция окажется в равновесном состоянии?

5. Сколько растений могут быть доминантными гомозиготами в популяции при ее равновесном состоянии?

**Задача 73.**

У люцерны рецессивная мутация  $kl$ , обуславливающая стерильность и гибель семян, возникает с частотой  $5 \cdot 10^{-5}$ . Частота обратных мутаций достигает  $2 \cdot 10^{-5}$ .

В исходной панмиктической популяции из каждой 1000 растений 10 имеют стерильные семена.

Темпы прямых и обратных мутаций сохраняются на одном уровне в ряду поколений.

1. Чему будет равна частота рецессивного аллеля в десятом поколении?

2. Чему будет равна частота доминантного аллеля в десятом поколении?

3. Сколько растений могут быть рецессивными гомозиготами в десятом поколении?

4. При каких значениях  $pKl$  и  $qkl$  популяция окажется в равновесном состоянии?

5. Сколько растений могут быть рецессивными гомозиготами в популяции при ее равновесном состоянии?

**Задача 74.**

У подсолнечника рецессивная мутация с альбинизма возникает с частотой  $2,9 \cdot 10^{-5}$ . Частота обратных мутаций достигает  $1 \cdot 10^{-5}$ .

В исходной панмиктической популяции из каждых 250 проанализированных растений 10 имеют альбинизм.

Допустим, что темпы прямых и обратных мутаций сохраняются на одном уровне в ряду поколений.

1. Чему будет равна частота рецессивного аллеля в девятом поколении?

2. Чему будет равна частота доминантного аллеля в девятом поколении?

3. Сколько растений могут быть рецессивными гомозиготами в девятом поколении?

4. При каких значениях  $p_A$  и  $q_a$  популяция окажется в равновесном состоянии?

5. Сколько растений могут быть рецессивными гомозиготами в популяции при ее равновесном состоянии?

**Задача 75.**

У кукурузы рецессивная мутация  $b$ , обуславливающая бесцветный алейрон, возникает с частотой  $3 \cdot 10^{-5}$ . Частота обратных мутаций достигает  $1,8 \cdot 10^{-5}$ .

В исходной панмиктической популяции из 2000 проанализированных растений 22 имеют бесцветный алейрон.

Допустим, что темпы прямых и обратных мутаций сохраняются на одном и том же уровне в ряду поколений.

1. Чему будет равна частота рецессивного аллеля в четвертом поколении?

2. Чему будет равна частота доминантного аллеля в четвертом поколении?

3. Сколько растений могут быть гетерозиготами в четвертом поколении?

4. При каких значениях  $p_B$  и  $q_b$  популяция окажется в равновесном состоянии?

5. Сколько растений могут быть гетерозиготами в популяции при ее равновесном состоянии?

**Задача 76.**

У кишечной палочки рецессивная мутация  $г$ , обуславливающая устойчивость к стрептомицину, возникает с частотой  $3 \cdot 10^{-5}$ . Частота обратных мутаций достигает  $1,9 \cdot 10^{-5}$ .

В исходной панмиктической популяции из каждой 1000 проанализированных особей 15 были устойчивы к стрептомицину.

Допустим, что темпы прямых и обратных мутаций сохраняются на одном и том же уровне в ряду поколений.

1. Чему будет равна частота рецессивного аллеля в седьмом поколении?

2. Чему будет равна частота доминантного аллеля в седьмом поколении?

3. Сколько особей могут быть гетерозиготами в седьмом поколении?

4. При каких значениях  $p_R$  и  $q_r$  популяция окажется в равновесном состоянии?

5. Сколько особей могут быть гетерозиготами в популяции при ее равновесном состоянии?

**Задача 77.**

У мышей рецессивная мутация с розовых глаз возникает с частотой  $8,5 \cdot 10^{-6}$ . Частота обратных мутаций достигает  $4 \cdot 10^{-6}$ .

В исходной панмиктической популяции из каждых 250 проанализированных животных 15 имеют розовые глаза.

Допустим, что темпы прямых и обратных мутаций сохраняются на одном и том же уровне в ряду поколений.

1. Чему будет равна частота рецессивного аллеля в восьмом поколении?
2. Чему будет равна частота доминантного аллеля в восьмом поколении?
3. Сколько животных могут быть доминантными гомозиготами в восьмом поколении?
4. При каких значениях  $p_A$  и  $q_a$  популяция окажется в равновесном состоянии?
5. Сколько животных могут быть доминантными гомозиготами в популяции при ее равновесном состоянии?

**Задача 78.**

У воробьев рецессивная мутация укороченного клюва возникает с частотой  $5,5 \cdot 10^{-5}$ . Частота обратных мутаций достигает  $2 \cdot 10^{-5}$ .

В исходной панмиктической популяции из каждой 1000 воробьев 12 имеют укороченный клюв.

Допустим, что темпы прямых и обратных мутаций сохраняются на одном и том же уровне в ряду поколений.

1. Чему будет равна частота рецессивного аллеля во втором поколении?
2. Чему будет равна частота доминантного аллеля во втором поколении?
3. Сколько птиц могут быть рецессивными гомозиготами во втором поколении?
4. При каких значениях  $p_A$  и  $q_a$  популяция окажется в равновесном состоянии?
5. Сколько птиц могут быть рецессивными гомозиготами в популяции при ее равновесном состоянии?

**Задача 79.**

У дрозофилы рецессивная мутация безглазости возникает с частотой  $6 \cdot 10^{-5}$ . Частота обратных мутаций достигает  $3 \cdot 10^{-5}$ .

В исходной панмиктической популяции из каждых 10000 мух 115 не имеют глаз.

Допустим, что темпы прямых и обратных мутаций сохраняются на одном и том же уровне в ряду поколений.

1. Чему будет равна частота рецессивного аллеля в шестом поколении?

2. Чему будет равна частота доминантного аллеля в шестом поколении?

3. Сколько мух могут быть гетерозиготами в шестом поколении?

4. При каких значениях  $p_A$  и  $q_a$  популяция окажется в равновесном состоянии?

5. Сколько мух могут быть гетерозиготами в популяции при ее равновесном состоянии?

### **Задача 80.**

У человека врожденное отсутствие радужной оболочки (рецессивная мутация) возникает с частотой  $5 \cdot 10^{-5}$ . Частота обратных мутаций достигает  $2,5 \cdot 10^{-5}$ .

В исходной панмиктической популяции из 10000 человек 10 не имеют радужной оболочки.

Допустим, что темпы прямых и обратных мутаций сохраняются на одном и том же уровне в ряду поколений.

1. Чему будет равна частота рецессивного аллеля в следующем поколении?

2. Чему будет равна частота доминантного аллеля в следующем поколении?

3. Сколько человек могут быть гетерозиготами в следующем поколении?

4. При каких значениях  $p_A$  и  $q_a$  популяция окажется в равновесном состоянии?

5. Сколько человек могут быть гетерозиготами в популяции при ее равновесном состоянии?

## **3.2. Мутационный процесс в популяции**

### **План занятия**

1. Изменение частоты генотипов при возникновении мутаций.

2. Спонтанный мутагенез в популяции.

2.1. Точковые мутации.

2.2. Частота мутаций на локус.

2.3. Доминантные и рецессивные мутации.

- 2.4. Прямые и обратные мутации.
- 2.5. Пенетрантность и экспрессивность мутационного признака в популяции.
3. Интенсивность естественного мутационного процесса у растений при различных способах семенного размножения.
4. Мутационное давление.
  - 4.1. Равновесное состояние популяции.
  - 4.2. Искусственный мутагенез и накопление в популяции рецессивных аллелей.
  - 4.3. Географические закономерности в распределении генов культурных растений (Н. И. Вавилов).
5. Поток наследственного разнообразия по отношению к исходным факторам среды в виде случайных мутаций (Н. П. Дубинин).
6. Общие закономерности мутационного процесса – параллелизм в мутационной изменчивости у филогенетически близкородственных форм (Н. И. Вавилов).
7. Проявление закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н. И. Вавилова в пределах популяции и биотипа (М. Г. Агаев).
8. Понятие о генетическом грузе.
  - 8.1. Нормальный и неблагоприятно сложившийся процессы в популяции.
  - 8.2. Сублетальные, летальные и полублетальные мутации.
9. Отдаленные и близкородственные несовместимые скрещивания как фактор усиления мутационной изменчивости.
10. Закономерности проявления мутаций при химическом и радиационном мутагенезе.
  - 10.1. Прогноз влияния радиации и химических веществ на растения и другие живые организмы.
  - 10.2. Расчет вероятных генетических нарушений в результате действия радиоактивных излучений после чернойбыльской аварии.

#### **4. ИЗМЕНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ПОД ВЛИЯНИЕМ МИГРАЦИЙ**

**Задание 1.** Определить изменение частот аллелей при миграции.

**Миграция**, или **поток генов**, возникает, когда особи из одной популяции перемещаются в другую и скрещиваются с представителями второй популяции.

Миграции особей ведут к выравниванию генетических различий между популяциями.

Исследуя генетические процессы, происходящие при миграциях, С. Райт в 1931 г. показал, что изменение частоты рецессивного аллеля ( $\Delta q_a$ ) при миграциях подчиняется формуле

$$\Delta q_a = -m \cdot (q_a - q_{a_m}), \quad (53)$$

где  $m$  – интенсивность миграции;

$q_a$  – частота рецессивного аллеля в данной популяции;

$q_{a_m}$  – частота рецессивного аллеля во всей системе популяций, между которыми идет обмен генами, или в той определенной популяции, откуда идет поток мигрантов.

Пусть доля мигрантов в популяции равна  $m$ , тогда в следующем поколении потомство получает от мигрантов долю генов  $m$ , а от «хозяев» –  $1 - m$ . Если исходная частота рецессивного аллеля в популяции была  $q_a$ , а у мигрантов –  $q_{a_m}$ , тогда в следующем поколении (после однократного скрещивания «хозяев» с мигрантами) частота этого аллеля станет равна:

$$q_{a_1} = (1 - m) \cdot q_a + m \cdot q_{a_m} = q_a - m \cdot q_a + m \cdot q_{a_m} = q_a - m \cdot (q_a - q_{a_m}).$$

Отсюда изменение частоты рецессивного аллеля ( $\Delta q_a$ ) за одно поколение равно:

$$\Delta q_a = q_{a_1} - q_a = q_a - m \cdot (q_a - q_{a_m}) - q_a = -m \cdot (q_a - q_{a_m}).$$

Таким же образом рассуждают при определении изменения частоты доминантного аллеля ( $\Delta p_A$ ) за одно поколение:

$$\Delta p_A = -m \cdot (p_A - p_{A_m}). \quad (54)$$

Чем больше доля мигрантов и чем больше отличие частот аллеля у мигрантов от «хозяев», тем большим будет изменение частоты соответствующего аллеля.

### **Пример.**

Частота аллеля  $a$  в исходной популяции ромашки аптечной составляла 0,3, а в популяции, откуда мигрируют особи, – 0,5. Частота миграции равна 0,2.

Определите изменение частоты рецессивного аллеля ( $\Delta q_a$ ) в результате миграции.

**Решение.**

Ромашка аптечная

$$q_a = 0,3;$$

$$q_m = 0,5;$$

$$m = 0,2.$$

Определяем изменение частоты рецессивного аллеля по формуле С. Райта:

$$\Delta q_a = -m \cdot (q_a - q_m) = -0,2 \cdot (0,3 - 0,5) = 0,04 \text{ (или 4 \%)}.$$

Таким образом, частота аллеля а возрастет за поколение на 4 %, т. е. величина  $q_a$  в данной популяции возрастет с 0,3 до 0,34. Соответственно частота доминантного аллеля (рА) уменьшится на такую же величину (с 0,7 до 0,66).

**Задание 2.** Определить частоты аллелей в популяции через  $n$  поколений миграции и интенсивность миграции.

Найдем разницу частот аллелей между популяцией «хозяев» после первого скрещивания с мигрантами  $q_{a_1}$  и мигрантами  $q_m$ :

$$\begin{aligned} q_{a_1} - q_m &= q_a - m \cdot (q_a - q_m) - q_m = q_a - q_m - m \cdot (q_a - q_m) = \\ &= (q_a - q_m) - m \cdot (q_a - q_m) = (1 - m) \cdot (q_a - q_m). \end{aligned}$$

Частота рецессивного аллеля после второго скрещивания «хозяев» с мигрантами будет равна:

$$\begin{aligned} q_{a_2} &= q_{a_1} + \Delta q_a = q_a - m \cdot (q_a - q_m) - m \cdot (q_a - q_m) = \\ &= q_a - 2m \cdot (q_a - q_m). \end{aligned}$$

Разница частот аллелей между популяцией «хозяев» после второго скрещивания с мигрантами  $q_{a_2}$  и мигрантами  $q_m$  составит:

$$\begin{aligned} q_{a_2} - q_m &= q_a - 2m \cdot (q_a - q_m) - q_m = q_a - q_m - 2m \cdot (q_a - q_m) = \\ &= (q_a - q_m) - 2m \cdot (q_a - q_m) = (1 - 2m) \cdot (q_a - q_m). \end{aligned}$$

Таким образом, после  $n$  поколений различия в частотах будут соответствовать:

$$q_{a_n} - q_m = (1 - n \cdot m) \cdot (q_a - q_m).$$

Отсюда легко найти частоту рецессивного аллеля в популяции через  $n$  поколений миграции:

$$q_{a_n} = (1 - n \cdot m) \cdot (q_a - q_{a_m}) + q_{a_m}. \quad (55)$$

Частоту доминантного аллеля в популяции через  $n$  поколений миграции находим по формуле

$$p_{A_n} = (1 - n \cdot m) \cdot (p_A - p_{A_m}) + p_{A_m}. \quad (56)$$

Если известны исходные частоты аллелей в популяции «хозяев»  $q_a$  и мигрантов  $q_{a_m}$ , а также частота  $q_{a_n}$ , которая возникла в популяции «хозяев» через  $n$  поколений, то можно найти интенсивность миграции  $m$ :

$$m = \frac{q_a - q_{a_n}}{n \cdot (q_a - q_{a_m})}. \quad (57)$$

Интенсивность миграции можно также определять по следующей формуле:

$$m = \frac{p_A - p_{A_n}}{n \cdot (p_A - p_{A_m})}. \quad (58)$$

### **Пример.**

В США частота аллеля  $Rh^-$  у белого населения составляет 0,028, у африканских негров – 0,630, у современного негритянского населения – 0,446.

Прошло примерно 10 поколений с тех пор, как негров вывозили из Африки и началось смешение популяций.

Определите интенсивность миграции.

### **Решение.**

Человек

Резус-фактор:

$$qRh^- = 0,028;$$

$$qRh_m^- = 0,630;$$

$$qRh_{10}^- = 0,446;$$

$$n = 10.$$

*Определяем интенсивность миграции по формуле (57):*

$$m = \frac{qRh^- - qRh_{10}^-}{n \cdot (qRh^- - qRh_m^-)} = \frac{0,028 - 0,446}{10 \cdot (0,028 - 0,63)} = \frac{-0,418}{-6,02} = 0,0694.$$

Таким образом, интенсивность миграции составила 6,94 % в среднем за поколение.

### Задание 3. Решение задач на миграции.

#### Пример.

В одной из популяций люцерны 88 % растений имели доминантный аллель синей окраски цветков. В рядом расположенной популяции частота этого аллеля составляла 0,9. В результате переноса семян из второй популяции в первую доля мигрантов в суммарной популяции составила 0,05.

1. Чему равна частота доминантного аллеля в исходной популяции?
2. Как изменится частота доминантного аллеля в результате миграции?
3. Определите частоту доминантного аллеля в суммарной популяции.
4. Как изменится частота доминантных гомозигот в результате миграции?
5. Определите частоту растений с белой окраской цветков в суммарной популяции.

#### Решение.

##### Люцерна

Окраска цветков:

A – синяя;

a – белая.

$P + G = 88 \%$ ;

$pA_m = 0,9$ ;

$m = 0,05$ .

1. Определяем частоту рецессивного аллеля в исходной популяции:

$$P + G + Q = 1 \text{ (100 \%);}$$

$$\underbrace{\hspace{1.5cm}}_{88 \%}$$

$$Q = q^2aa = 100 - 88 = 12 \% \text{ (0,12);}$$

$$qa = \sqrt{q^2aa} = \sqrt{0,12} = 0,35.$$

Определяем частоту доминантного аллеля в исходной популяции:

$$pA = 1 - qa = 1 - 0,35 = 0,65.$$

2. Определяем изменение частоты доминантного аллеля за поколения по формуле (53):

$$\Delta pA = -m \cdot (pA - pA_m) = -0,05 \cdot (0,65 - 0,9) = 0,013.$$

Частота доминантного аллеля увеличится на 0,013, или 1,3 %.

3. Частоту доминантного аллеля в суммарной популяции ( $pA_{\text{сум}}$ ) определяем по формуле

$$pA_{\text{сум}} = pA + \Delta pA, \quad (59)$$

где  $pA$  – частота доминантного аллеля в исходной популяции;

$\Delta pA$  – изменение частоты доминантного аллеля после скрещивания «хозяев» и мигрантов.

$$pA_{\text{сум}} = pA + \Delta pA = 0,65 + 0,013 = 0,663.$$

4. Определяем частоту доминантных гомозигот в исходной и суммарной популяции:

$$P = p^2 AA = (pA)^2 = 0,65^2 = 0,4225 \text{ (или 42,25 \%)};$$

$$P_{\text{сум}} = p_{\text{сум}}^2 AA = (pA_{\text{сум}})^2 = 0,663^2 = 0,4396 \text{ (или 43,96 \%)}.$$

Определяем изменение частоты доминантных гомозигот в результате миграции:

$$\Delta P = P_{\text{сум}} - P = 0,4396 - 0,4225 = 0,0171.$$

Таким образом, частота доминантных гомозигот увеличилась на 0,0171, или 1,71 %.

5. Частоту рецессивного аллеля в суммарной популяции ( $qa_{\text{сум}}$ ) определяем по формуле

$$qa_{\text{сум}} = qa + \Delta qa, \quad (60)$$

где  $qa$  – частота рецессивного аллеля в исходной популяции;

$\Delta qa$  – изменение частоты рецессивного аллеля после скрещивания «хозяев» и мигрантов.

$$\Delta qa = -\Delta pA = -0,013;$$

$$qa_{\text{сум}} = qa + \Delta qa = 0,35 + (-0,013) = 0,337.$$

Определяем частоту растений с рецессивным генотипом в суммарной популяции:

$$Q_{\text{сум}} = q^2 aa_{\text{сум}} = (qa_{\text{сум}})^2 = 0,337^2 = 0,1136 \text{ (или 11,36 \%)}.$$

## Лабораторная работа 9. Определение изменения частот аллелей и генотипов в результате миграции

**Цель:** определить изменение частот аллелей и генотипов в результате миграции (обмена генами между популяциями).

### Материалы и оборудование:

- 1) данные о численности особей в исходной и суммарной популяциях;
- 2) данные о частотах аллелей и генотипов в исходной и суммарной популяциях;
- 3) калькулятор.

### Ход работы:

- 1) определите частоты аллелей в исходной популяции;
- 2) определите генетическую структуру исходной популяции;
- 3) рассчитайте долю мигрантов в суммарной популяции;
- 4) определите генетическую структуру суммарной популяции;
- 5) определите, как изменились частоты аллелей и генотипов в результате миграции и сформулируйте вывод.

### Пример.

Из одной популяции земляники в другую мигрировала часть растений, и вторая популяция увеличилась с 300 до 350 растений. В исходной популяции частота доминантного аллеля красной окраски ягод составляла 0,7. В новой (суммарной) популяции рецессивный аллель белой окраски ягод проявился у 10 % растений.

Определите изменение частот аллелей и генотипов в результате миграции.

### Решение.

#### Земляника

Окраска ягод:

A – красная;

a – белая.

N = 300 растений;

N<sub>сум</sub> = 350 растений;

pA = 0,7;

Q<sub>сум</sub> = 10 %.

1. Определяем частоту рецессивного аллеля в исходной популяции:

$$q_a = 1 - p_A = 1 - 0,7 = 0,3.$$

2. Определяем частоту доминантных гомозигот, гетерозигот и рецессивных гомозигот в исходной популяции:

$$P = p^2AA = (pA)^2 = 0,7^2 = 0,49 \text{ (или 49 \%)};$$

$$G = 2pqAa = 2 \cdot pA \cdot qa = 2 \cdot 0,7 \cdot 0,3 = 0,42 \text{ (или 42,0 \%)};$$

$$Q = q^2aa = (qa)^2 = 0,3^2 = 0,09 \text{ (или 9 \%)}.$$

Генетическая структура популяции будет иметь следующий вид: 0,49 AA:0,42 Aa:0,09 aa.

3. Определяем долю мигрантов в суммарной популяции по пропорции.

$$n_m = N_{\text{сум}} - N = 350 - 300 = 50 \text{ растений.}$$

350 растений суммарной популяции – 100 %

50 растений-мигрантов – m;

$$m = \frac{50 \cdot 100}{350} = 14,3 \% \text{ (или 0,143)}.$$

4. Определяем частоту доминантных гомозигот, гетерозигот и рецессивных гомозигот в суммарной популяции:

$$Q_{\text{сум}} = q^2aa_{\text{сум}} = 0,1;$$

$$qa_{\text{сум}} = \sqrt{q^2aa_{\text{сум}}} = \sqrt{0,1} = 0,316;$$

$$pA_{\text{сум}} = 1 - qa_{\text{сум}} = 1 - 0,316 = 0,684;$$

$$P_{\text{сум}} = p^2AA_{\text{сум}} = (pA_{\text{сум}})^2 = 0,684^2 = 0,4679 \text{ (или 46,79 \%)};$$

$$G_{\text{сум}} = 2pqAa_{\text{сум}} = 2 \cdot pA_{\text{сум}} \cdot qa_{\text{сум}} = 2 \cdot 0,684 \cdot 0,316 = 0,4323 \text{ (или 43,23 \%)}.$$

5. Определяем изменение частот аллелей и генотипов в результате миграции:

$$\Delta pA = pA_{\text{сум}} - pA = 0,684 - 0,7 = -0,016;$$

$$\Delta qa = qa_{\text{сум}} - qa = 0,316 - 0,3 = 0,016;$$

$$\Delta P = P_{\text{сум}} - P = 0,4679 - 0,49 = -0,221;$$

$$\Delta G = G_{\text{сум}} - G = 0,4323 - 0,42 = 0,123;$$

$$\Delta Q = Q_{\text{сум}} - Q = 0,1 - 0,09 = 0,01.$$

Таким образом, в результате миграции произошло уменьшение частоты доминантного аллеля на 0,016 (или 1,6 %) и доминантных гомозигот на 0,221 (или 2,21 %).

Частота рецессивного аллеля увеличилась на 0,016 (или 1,6 %), что привело к увеличению частоты рецессивных гомозигот на 0,01 (или 1 %) и гетерозигот на 0,123 (или 1,23 %).

В соответствии с вариантами, приведенными в табл. 22, определите изменение частот аллелей и генотипов для исходной популяции, популяции мигрантов и суммарной популяции.

Таблица 22. Задания для лабораторной работы 9

Вариант	Численность популяции		Частота аллеля А (рА) в исходной популяции	Частота рецессивных гомозигот (Q) в суммарной популяции
	исходной	суммарной		
1	750	1150	0,8	0,16
2	770	880	0,5	0,25
3	630	790	0,7	0,63
4	560	850	0,3	0,45
5	420	560	0,4	0,51
6	990	1200	0,6	0,26
7	810	940	0,8	0,11
8	780	920	0,7	0,37
9	820	1000	0,5	0,46
10	110	360	0,4	0,21
11	230	450	0,3	0,34
12	340	610	0,6	0,06
13	590	750	0,3	0,14
14	620	800	0,7	0,27
15	930	1250	0,5	0,35
16	170	360	0,8	0,46
17	250	520	0,4	0,19
18	330	630	0,7	0,22
19	670	740	0,5	0,16
20	790	950	0,3	0,42

### Вопросы для самоконтроля

1. Что такое миграция?
2. К каким изменениям в популяции ведут миграции особей?
3. Как рассчитать изменение частоты доминантного аллеля при миграции?
4. Как рассчитать изменение частоты рецессивного аллеля при миграции?

5. При каких условиях изменение частоты соответствующего аллеля будет более значительным?
6. Как определить частоту доминантного аллеля в суммарной популяции?
7. Как определить частоту рецессивного аллеля в суммарной популяции?
8. Как определить частоту доминантного аллеля в популяции через  $n$  поколений миграции?
9. Как определить частоту рецессивного аллеля в популяции через  $n$  поколений миграции?
10. Как рассчитать интенсивность миграции?

### **Задачи**

#### **Задача 81.**

В популяции клевера лугового 65 % растений были позднеспелыми (доминантный признак). В рядом расположенной популяции частота доминантного аллеля составляла 0,8. В результате переноса семян из второй популяции в первую доля мигрантов в суммарной популяции составила 0,1.

1. Чему равна частота доминантного аллеля в первой популяции?
2. Определите частоту доминантного аллеля в суммарной популяции.
3. Как изменилась частота доминантных гомозигот (%) в результате миграции?
4. Определите частоту скороспелых растений (%) в суммарной популяции.
5. Определите частоту рецессивных гомозигот (%) в суммарной популяции при тех же частотах аллелей и доле мигрантов равной 0,1 %.

#### **Задача 82.**

В популяции тетраплоидной ржи 91 % растений был остистым (доминантный признак). В рядом расположенной популяции частота доминантного аллеля составляла 0,8. В результате переноса семян из второй популяции в первую доля мигрантов в суммарной популяции составила 0,08.

1. Чему равна частота доминантного аллеля в первой популяции?
2. Определите частоту доминантного аллеля в суммарной популяции.

3. Как изменилась частота доминантных гомозигот (%) в результате миграции?

4. Определите частоту безостых растений (%) в суммарной популяции.

5. Определите частоту рецессивных гомозигот (%) в суммарной популяции при тех же частотах аллелей и доле мигрантов равной 0,2 %.

**Задача 83.**

В популяции тимopheевки луговой 99 % растений имели восковой налет на листьях (доминантный признак). В рядом расположенной популяции частота доминантного аллеля составляла 0,3. В результате переноса семян из второй популяции в первую доля мигрантов в суммарной популяции составила 0,4.

1. Чему равна частота доминантного аллеля в первой популяции?

2. Определите частоту доминантного аллеля в суммарной популяции.

3. Как изменилась частота рецессивных гомозигот (%) в результате миграции?

4. Определите частоту растений, не имеющих воскового налета на листьях, в суммарной популяции.

5. Определите частоту рецессивных гомозигот (%) в суммарной популяции при тех же частотах аллелей и доле мигрантов равной 0,4 %.

**Задача 84.**

Из одной популяции земляники лесной в другую мигрировала часть растений. В результате миграции исходная популяция земляники лесной увеличилась с 13000 до 27000 растений. В исходной популяции частота доминантного аллеля (красная окраска ягод) составляла 0,6. В популяции, к которой принадлежали мигранты, рецессивный признак (белая окраска ягод) наблюдался у 50 растений из 150.

1. Чему равна доля мигрантов в суммарной популяции?

2. Сколько растений в исходной популяции имели красную окраску ягод?

3. Как изменилась частота доминантного аллеля в результате миграции?

4. Определите частоту гетерозигот (%) в популяции после миграции.

5. Определите частоту рецессивных гомозигот (%) в популяции после миграции.

**Задача 85.**

В популяции ежи сборной 75 % растений имели темную окраску пыльников (доминантный признак). В рядом расположенной популя-

ции частота доминантного аллеля составляла 0,6. В результате переноса семян из второй популяции в первую доля мигрантов в суммарной популяции составила 0,01.

1. Чему равна частота доминантного аллеля в первой популяции?
2. Определите частоту доминантного аллеля в суммарной популяции.
3. Как изменилась частота рецессивных гомозигот (%) в результате миграции?
4. Определите частоту растений со светлой окраской пыльников в суммарной популяции.

5. Определите частоту рецессивных гомозигот (%) в суммарной популяции при тех же частотах аллелей и доле мигрантов равной 0,1 %.

#### **Задача 86.**

Из одной популяции малины в другую мигрировала часть растений. В результате миграции исходная популяция малины увеличилась с 200 до 250 растений. В исходной популяции частота доминантного аллеля (красная окраска ягод) составляла 0,9. В популяции мигрантов рецессивный признак (светлая окраска ягод) наблюдался у 9 растений из 100.

1. Чему равна доля мигрантов в суммарной популяции?
2. Сколько растений в исходной популяции имели светлую окраску ягод?
3. Как изменилась частота доминантного аллеля в результате миграции?
4. Определите частоту гетерозигот (%) в популяции после миграции.
5. Определите частоту доминантных гомозигот (%) в популяции после миграции.

#### **Задача 87.**

В одной из популяций кукурузы 70 % растений имели красную окраску семян (доминантный признак). Частота доминантного аллеля в рядом расположенной популяции составляла 0,7. В результате переноса семян из второй популяции в первую доля мигрантов в суммарной популяции составила 0,07.

1. Чему равна частота доминантного аллеля в первой популяции?
2. Определите частоту доминантного аллеля в суммарной популяции.
3. Как изменилась частота гетерозигот (%) в результате миграции?
4. Определите частоту растений с белой окраской семян в суммарной популяции.

5. Определите частоту рецессивных гомозигот (%) в суммарной популяции при тех же частотах аллелей и доле мигрантов равной 0,7 %.

**Задача 88.**

В популяции капусты 88 % растений имели синюю окраску листьев (доминантный признак). В рядом расположенной популяции частота доминантного аллеля составляла 0,9. В результате переноса семян из второй популяции в первую доля мигрантов в суммарной популяции составила 0,05.

1. Чему равна частота доминантного аллеля в первой популяции?

2. Определите частоту доминантного аллеля в суммарной популяции.

3. Как изменилась частота гетерозигот (%) в результате миграции?

4. Определите частоту растений с синей окраской листьев и генотипом Aa (%) в суммарной популяции.

5. Определите частоту рецессивных гомозигот (%) в суммарной популяции при тех же частотах аллелей и доле мигрантов равной 0,5 %.

**Задача 89.**

В популяции тюльпана 62 % растений имели красную окраску цветков (доминантный признак). В рядом расположенной популяции частота доминантного аллеля составляла 0,8. В результате переноса семян из второй популяции в первую доля мигрантов в суммарной популяции составила 0,2.

1. Чему равна частота доминантного аллеля в первой популяции?

2. Определите частоту доминантного аллеля в суммарной популяции.

3. Как изменилась частота рецессивных гомозигот (%) в результате миграции?

4. Определите частоту гетерозигот (%) в суммарной популяции.

5. Определите частоту рецессивных гомозигот (%) в суммарной популяции при тех же частотах аллелей и доле мигрантов равной 0,1 %.

**Задача 90.**

Из одной популяции подорожника большого в другую мигрировала часть растений. В результате миграции исходная популяция подорожника большого увеличилась с 820 до 900 растений. В исходной популяции частота доминантного аллеля темной окраски пыльников составляла 0,8. В популяции мигрантов рецессивный признак (светлая окраска пыльников) наблюдался у 20 растений из 80.

1. Чему равна доля мигрантов в суммарной популяции?

2. Сколько растений в исходной популяции имели темную окраску пыльников?
3. Как изменилась частота доминантного аллеля в результате миграции?
4. Определите частоту гетерозигот (%) в популяции после миграции.
5. Определите частоту рецессивных гомозигот (%) в популяции после миграции.

## **5. ИЗМЕНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ПОД ВЛИЯНИЕМ ДРУГИХ ФАКТОРОВ ЭВОЛЮЦИИ**

### **5.1. Изменение генетической структуры популяции при нарушении панмиксии**

**Задание 1.** Изучить особенности оценки эффективного размера популяций.

В силу явлений территориальности, зоосоциальной иерархии и других факторов у животных лишь небольшая часть половозрелых особей допускается отбором к размножению. При этом особи женского пола имеют больше шансов на оставление потомства, чем особи мужского пола.

Жесткое действие отбора проявляется и в популяциях растений. Исходя из этого, проводят оценку эффективной численности размножающихся особей, или эффективного размера популяции ( $N_e$ ).

**Эффективным размером популяции** называют ту часть популяции, которая эквивалентна доле особей, оставляющих потомство при панмиктическом размножении.

Рассмотрим процедуру оценки эффективного размера популяции в трех разных ситуациях:

- неравное участие в размножении самок и самцов;
- периодические колебания численности популяции;
- инбридинг.

#### **1. Неравное участие в размножении самок и самцов.**

Такая ситуация складывается у видов-полигамов или в популяциях домашних животных, особенно при искусственном оплодотворении.

Размер популяции ( $N_e$ ) определяется численностью входящих в нее самок  $N_f$  и самцов  $N_m$ .

$$N_e = \frac{4N_m \cdot N_f}{N_m + N_f}. \quad (61)$$

**Пример.**

Гарем морского котика состоит из одного самца и нескольких десятков самок.

Определите эффективный размер популяции.

**Решение.**

Морской котик

$N_f = 20$ ;

$N_m = 1$ .

*Эффективный размер популяции определяем по формуле (61):*

$$N_e = \frac{4 \cdot 1 \cdot 20}{21} = 4.$$

Таким образом, эффективный размер панмиктической популяции морского котика составляет 4 особи, т. е. гарем должен включать 2 самки и 2 самца. Но такая система размножения приводит к тесному инбридингу.

**2. Периодические колебания численности популяции.**

Циклические колебания численности популяции у животных возникают, например, в результате межвидовой и внутривидовой конкуренции.

В этом случае усредненную эффективную численность можно найти по формуле

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{T} \cdot \left[ \frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} + \dots + \frac{1}{N_t} \right], \quad (62)$$

где  $T$  – количество поколений;

$N_1, N_2, \dots, N_t$  – эффективная численность популяции соответственно в первом, втором поколениях и т. д.

**Пример.**

Эффективная численность одной из популяций зайца-беляка в течение пяти последовательных поколений составляла приблизительно: 800, 30, 800, 5000, 4000.

Определите усредненную эффективную численность популяции.

**Решение.**

Заяц-беляк

$$N_1 = 800;$$

$$N_2 = 30;$$

$$N_3 = 800;$$

$$N_4 = 5000;$$

$$N_5 = 4000;$$

$$T = 5.$$

Усредненную эффективную численность популяции определяем по формуле (62):

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{5} \cdot \left[ \frac{1}{800} + \frac{1}{30} + \frac{1}{800} + \frac{1}{5000} + \frac{1}{4000} \right] = 0,2 \cdot (0,00125 + 0,03333 +$$
  
 $+ 0,00125 + 0,0002 + 0,00025) = 0,2 \cdot 0,03628 = 0,007256.$

$$N_e = \frac{1}{0,007256} = 138.$$

Таким образом, усредненная эффективная численность популяции зайца-беляка составляет примерно 138 особей. Это значение ближе к минимальному. Следовательно, резкое сокращение численности популяции во втором поколении отразилось на итоговом результате.

### **3. Инбридинг.**

К инбридингу приводят три основные причины:

- ограничения в размерах популяции;
- изменчивость в системе скрещиваний внутри популяции (например, тенденция к скрещиванию растений, находящихся в пространственной близости друг от друга);
- различные приспособления в цветках, способствующие самооплодотворению (например, опыление в закрытых цветках).

Показателем доли родственных скрещиваний в популяции со смешанным размножением служит **коэффициент инбридинга F**, а показателем доли случайных скрещиваний в популяции – **коэффициент панмиксии P**.

Оба коэффициента находятся в отношении

$$P + F = 1. \tag{63}$$

Коэффициент инбридинга F отражает избыток в популяции особей, гомозиготных по какому-либо локусу, а также увеличение доли гомозиготных локусов в генотипах отдельных особей.

В популяции с коэффициентом инбридинга  $F$  частота гетерозигот будет составлять  $1 - F$  от их частоты в случайно скрещивающейся популяции. Частоты генотипов в инбредной популяции можно представить следующим образом:

Генотип	AA	Aa	aa
Частота	$p^2AA + pA \cdot qa \cdot F$	$2 \cdot pA \cdot qa -$ $- 2 \cdot pA \cdot qa \cdot F$	$q^2aa + pA \cdot qa \cdot F$

При отсутствии инбридинга ( $F = 0$ ) частоты генотипов удовлетворяют закону Харди – Вайнберга.

Если в популяции есть равновесие между самоопылением и перекрестным опылением, то связь коэффициента инбридинга с частотой самоопыления выражается формулой

$$F = \frac{S}{2 - S}, \quad (64)$$

где  $S$  – частота самоопыления.

Эффективный размер инбредной популяции определяется с помощью формулы

$$N_e = \frac{N}{1 + F}, \quad (65)$$

где  $N$  – численность особей;

$F$  – коэффициент инбридинга.

Амплитуда изменений  $F$  находится в пределах от 0 до 1. В предельном случае, когда  $F = 1$ , эффективная численность популяции равна половине ее фактической численности.

**Пример.**

Установлено, что в популяции овса бородатого частота самоопыления составляет 98,6 %. Численность особей в данной популяции равна 10000.

Определите эффективную численность популяции.

**Решение.**

$$\begin{aligned} &\underline{\text{Овес бородатый}} \\ &S = 98,6 \% ; \\ &N = 10000. \end{aligned}$$

1. Определяем коэффициент инбридинга по формуле (64):

$$F = \frac{S}{2 - S} = \frac{0,986}{2 - 0,986} = 0,972.$$

2. Определяем эффективный размер инбредной популяции по формуле (65):

$$N_e = \frac{N}{1 + F} = \frac{10000}{1 + 0,972} = \frac{10000}{1,972} = 5071.$$

Расчеты эффективного размера популяции имеют важное прикладное значение в селекции и семеноводстве. Они необходимы для прогнозов вероятности сохранения редких и исчезающих видов растений.

**Задание 2.** Изучить эффект случайного дрейфа генов из одного поколения в другое.

**Генетико-автоматические процессы** (по Н. П. Дубинину), или **дрейф генов** (по терминологии С. Райта), отражают случайные изменения концентраций аллелей в популяциях при передаче генов от одного поколения к следующему.

В больших популяциях ошибка при передаче концентраций аллелей по поколениям невелика. В малых популяциях она становится заметной и ведет к тому, что нейтральный аллель или завоюет популяцию, или будет элиминирован.

Дрейф генов осуществляется в той части популяции, которая дает начало следующему поколению, т. е. в той части популяции, которая получила название **эффективной численности популяции**.

Зависимость скорости протекания процесса дрейфа генов от размера популяции определяется следующим образом:

$$K = \frac{1}{2 \cdot N_e}, \quad (66)$$

где  $K$  – доля, на которую изменяется концентрация аллеля;

$N_e$  – эффективная численность популяции.

Если численность популяции равна 50, то за поколение частота гетерозигот может снизиться из-за дрейфа генов на 0,01, так как

$$K = \frac{1}{2 \cdot 50}, \text{ т. е. на } 1 \%.$$

При эффективной численности 500 это снижение составит только 0,001 (или 0,1 %).

Если же эффективная численность популяции достигает 5000, то  $K = \frac{1}{2 \cdot 5000}$ , т. е. частота гетерозигот снизится на 0,01 % – величину очень незначительную.

Таким образом, в малых популяциях случайные сдвиги в концентрациях аллелей по поколениям будут так велики, что вскоре наступают заметные изменения. В каждой из них возникает генетическое своеобразие, не имеющее адаптивного значения.

Так, если отбираем 1000 семян кукурузы из исходной популяции и выращиваем из них 1000 растений, то частота аллеля А в семенах, полученных от выросших растений, будет очень близка к  $1/2$ , хотя может оказаться и чуть больше, и чуть меньше.

Если известно число родителей в исходном поколении и частота аллелей в нем, то можно рассчитать **вероятность получения в следующем поколении тех или иных частот аллелей**. Для этого требуется знать дисперсию (дисперсию) частот аллелей в следующем поколении.

**Варианса** служит мерой изменчивости, обнаруживаемой при сравнении различных выборок. Если имеются два аллеля с частотами  $p_A$  и  $q_a$ , причем число родителей равно  $N$  (так что число генов в исходном поколении равно  $2N$ ), то вариантса  $S^2$  частоты аллеля в следующем поколении составляет:

$$S^2 = \frac{p_A \cdot q_a}{2N}. \quad (67)$$

Стандартное отклонение может быть выражено следующим образом:

$$S = \sqrt{S^2}. \quad (68)$$

Эти формулы отражают обратную зависимость между величиной выборки  $2N$  и теоретически ожидаемой изменчивостью частот аллелей.

### **Лабораторная работа 10. Определение разброса частоты аллеля в следующем поколении при различных численностях популяции**

**Цель:** определить разброс частоты аллеля в следующем поколении при различных численностях популяции.

**Материалы и оборудование:**

- 1) данные о численности популяций;
- 2) данные о частоте аллеля в исходной популяции.

### **Ход работы:**

- 1) определите дисперсию (дисперсию) для популяций разного размера;
- 2) определите стандартное отклонение для популяций разного размера;
- 3) определите разброс частоты аллеля, ожидаемый с 68-, 95- и 99%-ной вероятностью, для популяций разного размера. Все данные внесите в табл. 23;
- 4) по полученным данным постройте графики вероятностного разброса аллельных частот ( $p_A$ ) в дочернем поколении для трех популяций разного размера;
- 5) сформулируйте выводы об устойчивости генетической структуры популяции в зависимости от ее размера.

### **Пример.**

Частота аллелей в исходном поколении составляет:  $p_A = 0,5$  и  $q_a = 0,5$ .

Определите разброс частоты аллеля  $A$  ( $p_A$ ) в дочерних популяциях при их разной эффективной численности:  $N_1 = 5$ ,  $N_2 = 50$ ,  $N_3 = 500$ .

### **Решение.**

1. *Определяем дисперсию (дисперсию) по формуле (67) для трех разных численностей популяции:*

$$S_1^2 = \frac{p_A \cdot q_a}{2N_1} = \frac{0,5 \cdot 0,5}{10} = 0,025;$$
$$S_2^2 = \frac{p_A \cdot q_a}{2N_2} = \frac{0,5 \cdot 0,5}{100} = 0,0025;$$
$$S_3^2 = \frac{p_A \cdot q_a}{2N_3} = \frac{0,5 \cdot 0,5}{1000} = 0,00025.$$

2. *Определяем стандартное отклонение по формуле (68) для трех разных численностей популяции:*

$$S_1 = \sqrt{S_1^2} = \sqrt{0,025} = 0,16;$$
$$S_2 = \sqrt{S_2^2} = \sqrt{0,0025} = 0,05;$$
$$S_3 = \sqrt{S_3^2} = \sqrt{0,00025} = 0,02.$$

3. *Определяем разброс частоты аллеля  $p_A$  в следующем поколении.*

Размах колебаний частоты аллеля вправо и влево от указанной величины (частота  $p_A$  в исходном поколении) зависит от величины  $S$  и

укладывается в основном в пределах трех стандартных отклонений (3S):

- в области  $pA \pm S$  лежит 68,26 % всех наблюдений;
- внутри пределов  $pA \pm 2S$  находится 95,46 % всех значений;
- интервал  $pA \pm 3S$  охватывает 99,73 %, т. е. практически все значения.

Определяем разброс частоты аллеля *A* в следующем поколении с 68%-ной вероятностью:

$$pA \pm S_1 = 0,5 \pm 0,16 = 0,32 \div 0,66;$$

$$pA \pm S_2 = 0,5 \pm 0,05 = 0,45 \div 0,55;$$

$$pA \pm S_3 = 0,5 \pm 0,02 = 0,48 \div 0,52.$$

Таким же образом определяем разброс частоты аллеля *A* в следующем поколении с 95- и 99%-ной вероятностью. Все данные вносим в табл. 23.

$$pA \pm 2S_1 = 0,5 \pm 2 \cdot 0,16 = 0,16 \div 0,82;$$

$$pA \pm 2S_2 = 0,5 \pm 2 \cdot 0,05 = 0,40 \div 0,60;$$

$$pA \pm 2S_3 = 0,5 \pm 2 \cdot 0,02 = 0,46 \div 0,54;$$

$$pA \pm 3S_1 = 0,5 \pm 3 \cdot 0,16 = 0,02 \div 0,98;$$

$$pA \pm 3S_2 = 0,5 \pm 3 \cdot 0,05 = 0,35 \div 0,65;$$

$$pA \pm 3S_3 = 0,5 \pm 3 \cdot 0,02 = 0,44 \div 0,56.$$

Таблица 23. Эффект случайного дрейфа генов из одного поколения в другое

Численность популяции N	Число гамет 2N	Варианса S <sup>2</sup>	Стандартное отклонение S	Разброс pA, ожидаемый с		
				68%-ной вероятностью (pA ± S)	95%-ной вероятностью (pA ± 2S)	99%-ной вероятностью (pA ± 3S)
5	10	0,025	0,16	0,32 ÷ 0,66	0,16 ÷ 0,82	0,02 ÷ 0,98
50	100	0,0025	0,05	0,45 ÷ 0,55	0,40 ÷ 0,60	0,35 ÷ 0,65
500	1000	0,00025	0,02	0,48 ÷ 0,52	0,46 ÷ 0,54	0,44 ÷ 0,56

4. Строим графики вероятностного разброса аллельных частот *pA* в дочернем поколении для трех популяций разного размера.

Для этого по оси ординат откладываем вероятность, а по оси абсцисс – частоту соответствующего аллеля для каждой изучаемой популяции (рис. 12).

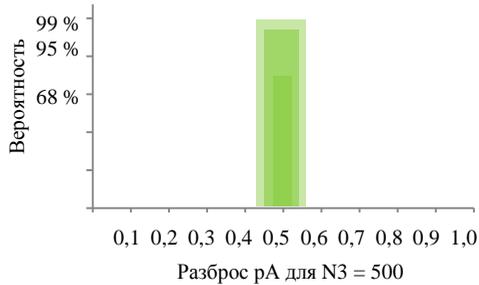
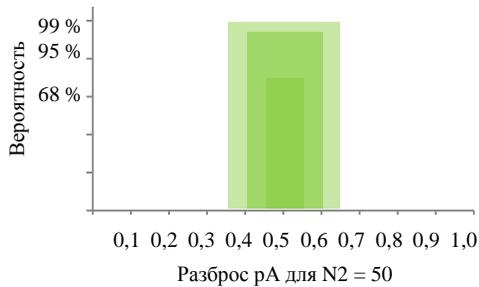
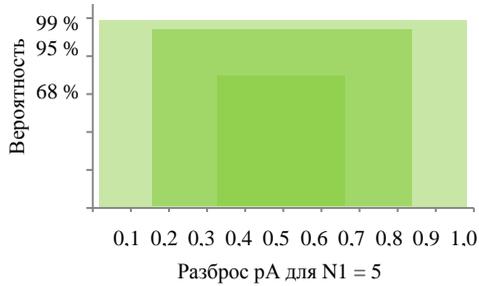


Рис. 12. Вероятностный разброс частот в дочернем поколении в популяциях разного размера

*5. Формулируем выводы об устойчивости генетической структуры популяции в зависимости от ее размера.*

В практике агрономических исследований пользуются вероятностями 0,95 (95 %) и 0,99 (99 %), которым соответствуют риски сделать

ошибку 5 % (или 1 случай из 20) и 1 % (или 1 случай из 100). Реально наблюдаемая частота аллеля  $pA$  укладывается в интервал  $pA \pm 2S$  с 95%-ной вероятностью.

Таким образом, в малых популяциях с эффективной численностью 5 растений интервал ожидаемых значений  $pA$  в следующем поколении лежит между 0,18 и 0,82. Чем больше численность популяции, тем более узкие пределы варьирования частоты аллеля: 0,40–0,60 при численности 50 растений и 0,46–0,54 при численности 500 растений.

В соответствии с вариантами, приведенными в табл. 24, рассчитайте разброс частоты аллеля  $pA$  или  $qa$  в дочерней популяции в зависимости от частоты аллеля и размера исходной популяции.

Таблица 24. Задания для лабораторной работы 10

Вариант	Частота аллеля в исходной популяции		Численности популяции		
	$pA$	$qa$	$N_1$	$N_2$	$N_3$
1	0,3		10	100	1000
2		0,6	55	550	5500
3	0,5		15	150	1500
4		0,4	60	600	6000
5	0,7		20	200	2000
6		0,7	65	650	6500
7	0,4		25	250	2500
8		0,5	70	700	7000
9	0,6		30	300	3000
10		0,3	75	750	7500
11	0,3		35	350	3500
12		0,6	80	800	8000
13	0,5		40	400	4000
14		0,4	85	850	8500
15	0,7		45	450	4500
16		0,7	90	900	9000
17	0,4		50	500	5000
18		0,5	95	950	9500
19	0,6		100	1000	10000
20		0,3	105	1050	10500

### Вопросы для самоконтроля

1. У особей какого пола больше шансов на оставление потомства и почему?
2. Что такое эффективный размер популяции?

3. Как определить эффективный размер популяции при неравном участии в размножении самок и самцов?
4. Как определить эффективный размер популяции при периодических колебаниях ее численности?
5. Как определить эффективный размер популяции при инбридинге?
6. Что такое генетико-автоматические процессы, или дрейф генов?
7. От чего зависит скорость протекания дрейфа генов?
8. Как определить дисперсию и стандартное отклонение для популяции с указанной численностью?
9. Как рассчитать разброс частоты аллеля с 68-, 95- и 99%-ной вероятностью?
10. В популяциях какой численности отмечается наибольший разброс частоты аллеля?

### **Задачи**

#### **Задача 91.**

Предположим, что в группе свободно скрещивающихся особей морского льва имеется 1020 самок и только 200 самцов.

1. Определите соотношение по полу в данной популяции.
2. Определите эффективный размер популяции.
3. Определите количество самок в популяции в случае ее эффективной численности.
4. Определите количество самцов в популяции в случае ее эффективной численности.
5. Определите соотношение по полу в популяции в случае ее эффективной численности.

#### **Задача 92.**

Эффективная численность одной из популяций зайца-беляка в течение ряда последовательных поколений составила приблизительно: 5000, 130, 4000, 5500, 8000, 8500.

1. Определите количество поколений.
2. Определите усредненную эффективную численность данной популяции.
3. Изменение численности какого поколения популяции отразилось на итоговом результате?
4. Определите количество самок в данной популяции.
5. Определите количество самцов в данной популяции.

**Задача 93.**

Установлено, что в популяции овса посевного коэффициент инбридинга составляет 0,985. Численность особей в данной популяции равна 15000.

1. Определите эффективную численность данной популяции.
2. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 0,9.
3. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 1.
4. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 0,9 и численности особей 10000.
5. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 1 и численности особей 10000.

**Задача 94.**

Предположим, что в группе свободно скрещивающихся особей лабораторных мышей имеется 502 самки и только 300 самцов.

1. Определите соотношение по полу в данной популяции.
2. Определите эффективный размер популяции.
3. Определите количество самок в популяции в случае ее эффективной численности.
4. Определите количество самцов в популяции в случае ее эффективной численности.
5. Определите соотношение по полу в популяции в случае ее эффективной численности.

**Задача 95.**

Эффективная численность одной из популяций бурого медведя в течение ряда последовательных поколений составила приблизительно: 1000, 500, 120, 4000, 8000.

1. Определите количество поколений.
2. Определите усредненную эффективную численность данной популяции.
3. Изменение численности какого поколения популяции отразилось на итоговом результате?
4. Определите количество самок в данной популяции.
5. Определите количество самцов в данной популяции.

**Задача 96.**

Установлено, что в популяции яровой пшеницы коэффициент инбридинга составляет 0,961. Численность особей в данной популяции равна 20000.

1. Определите эффективную численность данной популяции.
2. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 0,85.
3. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 1.
4. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 0,85 и численности особей 10000.
5. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 1 и численности особей 10000.

**Задача 97.**

Предположим, что в группе свободно скрещивающихся особей КРС имеется 1000 самок и только 40 самцов.

1. Определите соотношение по полу в данной популяции.
2. Определите эффективный размер популяции.
3. Определите количество самок в популяции в случае ее эффективной численности.
4. Определите количество самцов в популяции в случае ее эффективной численности.
5. Определите соотношение по полу в популяции в случае ее эффективной численности.

**Задача 98.**

Эффективная численность одной из популяций медведя гризли в течение ряда последовательных поколений составила приблизительно: 1500, 100, 4500, 7000.

1. Определите количество поколений.
2. Определите усредненную эффективную численность данной популяции.
3. Изменение численности какого поколения популяции отразилось на итоговом результате?
4. Определите количество самок в данной популяции.
5. Определите количество самцов в данной популяции.

**Задача 99.**

Установлено, что в популяции ячменя коэффициент инбридинга составляет 0,954. Численность особей в данной популяции равна 1000.

1. Определите эффективную численность данной популяции.
2. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 0,8.
3. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 1.

4. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 0,8 и численности особей 500.

5. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 1 и численности особей 500.

**Задача 100.**

Гарем морского котика состоит из 1 самца и 30 самок.

1. Определите соотношение по полу в данной популяции.

2. Определите эффективный размер популяции.

3. Определите количество самок в популяции в случае ее эффективной численности.

4. Определите количество самцов в популяции в случае ее эффективной численности.

5. Определите соотношение по полу в популяции в случае ее эффективной численности.

**5.2. Популяционные волны и дрейф генов  
как элементарные факторы динамики популяций**

**План занятия**

1. Эффективный размер популяции.
2. Периодические и непериодические колебания численности организмов в природных популяциях.
3. Популяционные волны в качестве эффективного фактора преодоления генетической инертности природных популяций.
4. Изменение генных частот в популяции под действием случайных (стохастических) факторов.
5. Дрейф генов (Р. Фишер, С. Райт, Дж. Холдейн), или генетико-автоматические процессы (Н. П. Дубинин, Д. Д. Ромашов).
6. «Эффект основателя» в определении генетической структуры популяции (Э. Майр).
7. «Эффект бутылочного горлышка» в определении генетической структуры популяции (Э. Майр).
8. Мейотический и молекулярный драйв (А. Доувер).
9. Роль генетико-автоматических процессов в селекции растений.

## 6. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ГЕТЕРОГЕННОСТЬ И ПОЛИМОРФИЗМ ПОПУЛЯЦИЙ

**Задание 1.** Ознакомьтесь с методом белковых маркеров для оценки полиморфизма популяции зерновых культур.

**Белок** – первичный продукт гена. Каждая молекула белка кодируется соответствующим геном молекулы ДНК, поэтому наиболее точное представление о генотипе сорта могут дать спектры соответствующих, специфичных для него молекул белка. Белок может служить маркером генотипа сорта и хромосомы, в которой данный ген локализован.

Сорта и линии соответствующей культуры могут маркироваться группами полипептидов сложного белка, которые получили название **спектра белка**.

Для идентификации сорта, линии, биотипа и отдельного растения наиболее широко используют электрофоретический метод анализа запасного белка зерновки – проламина.

Проламины (глиадин пшеницы, гордеин ячменя) экстрагируются из семян и разделяются в полиакриламидном геле (ПААГ) в кислой среде. На компонентный состав электрофоретического спектра проламина не влияют ни условия выращивания сорта, ни сроки хранения его семян.

Электрофоретические спектры проламина специфичны не только для сорта, но и для отдельных линий внутри сорта. Большинство сортов имеет уникальные спектры, но есть сорта с близкими или одинаковыми по компонентному составу спектрами. В основном это сорта, полученные отбором из одной и той же гибридной популяции.

Идентификация сортов электрофоретическим методом, как правило, проводится путем анализа единичных зерен с растений или в случайной выборке из партии семян. Для сортов самоопыляющихся культур рекомендуется выборка из 100 семян. Размеры выборки и число необходимых повторностей зависят от степени требуемой точности. Для очень точного определения сортовой чистоты или детального анализа на биотипный состав сложного сорта может потребоваться последовательный анализ 2–3 выборок.

### **Лабораторная работа 11. Электрофоретический анализ проламина семян и составление белковых формул**

#### **Цель:**

1) отобрать из средней пробы 50–100 зерновок изучаемого сорта, измельчить их и экстрагировать проламин;

- 2) овладеть методикой приготовления полиакриламидного геля;
- 3) провести электрофоретическое разделение белка в ПААГ;
- 4) окрасить и сфотографировать спектры проламина;
- 5) идентифицировать компоненты проламина и составить белковую формулу изучаемого сорта.

**Материалы и оборудование:**

- 1) 50–100 зерен каждого изучаемого сорта;
- 2) 5 г/моль водного раствора мочевины для извлечения проламина;
- 3) плексигласовые пластины с лунками для извлечения проламина;
- 4) фарфоровая ступка;
- 5) кассета с пластинами геля размером 120×120×1 мм;
- 6) гелевый раствор;
- 7) электродный буфер;
- 8) прибор для электрофореза и источник питания;
- 9) раствор для фиксации и окрашивания белков;
- 10) фотоустановка;
- 11) эталонные спектры.

**Ход работы:**

- 1) выделите проламин;
- 2) приготовьте гель;
- 3) проведите электрофорез;
- 4) проведите фиксацию и окрашивание;
- 5) определите компоненты электрофоретического спектра проламина и составьте сортовые формулы.

**1. Методика выделения проламина.**

Проламины извлекают из эндосперма отдельных зерновок или даже из небольшого кусочка одной зерновки массой 15 мг. В этом случае из оставшейся части зерновки с зародышем можно вырастить растение.

Тщательно измельчают зерновки и переносят их в отдельную лунку плексигласовой пластины.

Глиадин пшеницы экстрагируют 5М водным раствором мочевины, гордеин ячменя – 6М раствором мочевины. Время экстракции – 2 ч при комнатной температуре, но для удобства выделения белка ее проводят в течение ночи на холоде (4 °С).

**2. Методика приготовления геля для электрофореза.**

Электрофорез глиадина проводят в полиакриламидном геле, имеющем довольно сложный состав. Для приготовления 100 мл раствора 24 г мочевины смачивают небольшим количеством дистиллированной воды, добавляют 30 мл ледяной уксусной кислоты и перемешивают.

Затем в раствор последовательно вносят 6,5 г акриламида, 0,17 г биоакриламида и 0,32 г персульфата аммония. Все тщательно перемешивают до полного растворения и доводят объем до 100 мл дистиллированной водой. Полученный раствор содержит 6,5%-ный акриламид, 30%-ную уксусную кислоту, 4М мочевины. К нему приливают 0,5 мл ГЕМЕДа, раствор фильтруют.

Кассеты для полимеризации геля (трубочки или пластины) собирают в соответствии с инструкцией, прилагаемой к приборам. Залитый в кассеты раствор помещают в термостат. Полимеризация геля проходит в течение 1 ч при температуре 50–60 °С.

### **3. Методика проведения электрофореза.**

После окончания полимеризации кассеты с гелем охлаждают до комнатной температуры и помещают в прибор. Электродные отсеки прибора заполняют буфером – 0,013 моль/л раствора уксусной кислоты (рН 3,1). Для приготовления 1 л электродного буфера берут 0,75 мл ледяной уксусной кислоты и доводят объем ее дистиллированной водой до 1 л. Перед использованием буфер охлаждают до 4 °С.

Для удаления из геля персульфата аммония, препятствующего вхождению белка в гель, проводят предварительный электрофорез при силе тока 20 мА на 1 пластину или 3 мА на 1 трубочку геля в течение 1,5–2 ч.

После предварительного электрофореза буфер заменяют на свежий и прибор в собранном виде помещают на ночь в холодильник. Утром, не вынимая кассеты из прибора, буфер сливают. С помощью микрошприца на гель наслаивают белковый экстракт: 10–15 мкл для пшеницы или 25–30 мкл для ячменя. Электродные отсеки заполняют буфером. Прибор подключают к источнику питания. При этом средний электрод служит анодом (+), боковые – катодом (–).

Разделение белка идет 5,5–6 ч с охлаждением. В течение первого часа величина силы тока составляет 20 мА на 1 пластину или 3 мА на 1 трубочку. При этом устанавливается напряжение в 220 В для трубочек и 300 В для пластин. В оставшееся время электрофорез идет при 2-кратном увеличении силы тока и напряжения. Увеличение силы тока свыше 50 мА на пластину нежелательно.

### **4. Методика фиксации и окрашивания.**

После окончания электрофореза кассеты вынимают из прибора, пластину геля снимают со стекла, отделяя осторожно скальпелем.

Гель из трубочек достают с помощью медицинского шприца, подслаивая иглой воду по краям геля.

Извлеченный гель помещают в емкость, содержащую раствор для фиксации и окрашивания белков: 6 мл 0,25%-ного раствора Ку-масси G-250 в 200 мл 10%-ного ТХУ. Окрашивание проводится в течение ночи.

### 5. Методика идентификации компонентов электрофоретического спектра проламина и составления сортовых формул.

В основе идентификации компонентов электрофоретического спектра глиаина пшеницы, гордеина ячменя и составления сортовых формул лежит эталонный спектр проламина (рис. 13).

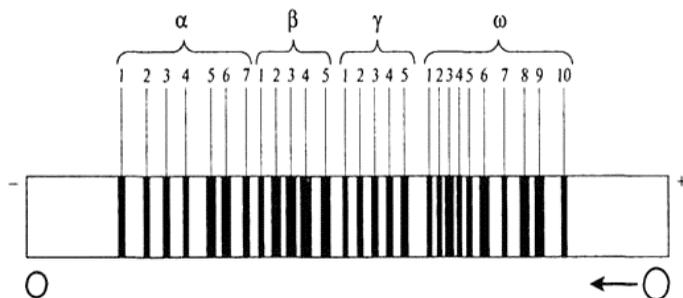


Рис. 13. Сортная формула

Эталонный спектр составлен на основе сравнительного изучения электрофоретических спектров глиаина большого числа сортов и биотипов пшеницы и ее сородичей, полученных в столбиках полиакриламидного геля. Он содержит 30 основных позиций, распределенных по 4 фракциям (рис. 14).

Сортным признаком в спектре является и относительная интенсивность компонентов. В формулах проламина интенсивные компоненты подчеркивают, слабые отмечают чертой над номером позиции, очень слабые (следы полос) – двумя чертами.

Используя эталонный спектр, составленный для культуры, можно записать спектр любого сорта, биотипа, образца в виде так называемых белковых формул. В первую очередь это было осуществлено для большого числа родов злаков, включающих важнейшие зерновые и кормовые культуры.



### Вопросы для самоконтроля

1. Что такое спектр белка?
2. Для чего составляют электрофоретические спектры запасных белков?
3. Расскажите о методике выделения проламина.
4. Расскажите о методике приготовления геля для электрофореза.
5. Расскажите о методике проведения электрофореза.
6. Расскажите о методике фиксации и окрашивания геля.
7. Расскажите о методике составления сортовых формул на основе эталонного спектра проламина.
8. Как был составлен эталонный спектр проламина?
9. Сколько фракций входит в состав эталонного спектра проламина?
10. Как обозначают в сортовых формулах интенсивные, слабые и очень слабые компоненты?

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Айала, Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику / Ф. Айала. – Москва : Мир, 1984. – 232 с.
2. Алтухов, Ю. П. Генетические процессы в популяциях / Ю. П. Алтухов. – Москва : Наука, 2013. – 431 с.
3. Гаевский, Н. А. Знакомство с эволюционной генетикой / Н. А. Гаевский. – Красноярск, 2002. – 53 с.
4. Генетика популяций : метод. пособие / Е. К. Меркурьева [и др.]. – Москва : ФГОУ ВПО МГАВМиБ, 2004. – 55 с.
5. Дубинин, Н. П. Генетика популяций и селекция / Н. П. Дубинин, Я. Л. Глембоцкий. – Москва : Наука, 1967. – 591 с.
6. Кайданов, Л. З. Генетика популяций / Л. З. Кайданов. – Москва : Высш. шк., 1996. – 320 с.
7. Картавцев, Ю. Ф. Молекулярная эволюция и популяционная генетика / Ю. Ф. Картавцев. – Владивосток : Изд-во Дальневост. гос. ун-та, 2008. – 307 с.
8. Ли, Ч. Введение в популяционную генетику / Ч. Ли. – Москва : Мир, 1978. – 556 с.
9. Майр, Э. Популяции, виды и эволюция / Э. Майр. – Москва : Мир, 1974. – 460 с.
10. Петрова, Н. Н. Практикум по генетике популяций / Н. Н. Петрова, В. А. Двойнишников. – Горки : БГСХА, 2004. – 60 с.
11. Солбриг, О. Популяционная биология и эволюция / О. Солбриг, Д. Солбриг. – Москва : Мир, 1982. – 488 с.
12. Ульянова, М. В. Основы популяционной генетики / М. В. Ульянова. – Кемерово, 2004. – 54 с.

## СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ .....	3
1. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ. ЗАКОН ХАРДИ – ВАЙНБЕРГА .....	4
1.1. Определение частот аллелей и генотипов в популяции .....	4
Лабораторная работа 1. Составление искусственных популяций сортов сахарной свеклы и других культур .....	11
1.2. Определение генетической структуры моногенной популяции .....	15
Лабораторная работа 2. Определение генетической структуры популяции озимой ржи, кукурузы, подсолнечника по признакам семян.....	18
1.3. Определение генетической структуры популяции при наличии генов, сцепленных с полом.....	27
Лабораторная работа 3. Определение изменения частот аллелей по генам, сцепленным с полом, у раздельнополых растений .....	30
1.4. Определение генетической структуры дигенной популяции.....	39
Лабораторная работа 4. Определение изменения частот генотипов в дигенной популяции.....	44
2. ИЗМЕНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ПОД ВЛИЯНИЕМ ОТБОРА .....	51
2.1. Изменение генетической структуры популяции под действием отбора .....	51
Лабораторная работа 5. Определение давления отбора на доминантные аллели .....	57
2.2. Изменение генетической структуры популяции при неполной элиминации рецессивных гомозигот.....	62
Лабораторная работа 6. Определение изменения частот генотипов в поколениях озимой ржи при неполной элиминации рецессивных гомозигот .....	65
2.3. Динамика генетической структуры популяции при полной элиминации рецессивных гомозигот.....	74
Лабораторная работа 7. Определение изменения частот генотипов в поколениях озимой ржи при полной элиминации рецессивных гомозигот.....	77
3. ИЗМЕНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ПОД ВЛИЯНИЕМ МУТАЦИЙ.....	86
3.1. Изменение генетической структуры популяции при мутационном процессе .....	86
Лабораторная работа 8. Изучение темпов мутирования (оценка совместного действия отбора и мутации).....	92
3.2. Мутационный процесс в популяции .....	99
4. ИЗМЕНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ПОД ВЛИЯНИЕМ МИГРАЦИЙ.....	100
Лабораторная работа 9. Определение изменения частот аллелей и генотипов в результате миграции .....	106
5. ИЗМЕНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ПОД ВЛИЯНИЕМ ДРУГИХ ФАКТОРОВ ЭВОЛЮЦИИ.....	113
5.1. Изменение генетической структуры популяции при нарушении панмиксии.....	113
Лабораторная работа 10. Определение разброса частоты аллеля в следующем поколении при различных численностях популяции .....	118
5.2. Популяционные волны и дрейф генов как элементарные факторы динамики популяций.....	126
6. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ГЕТЕРОГЕННОСТЬ И ПОЛИМОРФИЗМ ПОПУЛЯЦИЙ .....	127
Лабораторная работа 11. Электрофоретический анализ проламина семян и составление белковых формул.....	127
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	133

Учебное издание

**Витко** Галина Ивановна

ГЕНЕТИКА ПОПУЛЯЦИЙ

ПРАКТИКУМ

Учебно-методическое пособие

Редактор *Н. Н. Пьянусова*  
Технический редактор *Н. Л. Якубовская*

Подписано в печать 06.04.2022. Формат 60×84 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага офсетная.  
Ризография. Гарнитура «Таймс». Усл. печ. л. 7,90. Уч.-изд. л. 6,12.  
Тираж 50 экз. Заказ .

УО «Белорусская государственная сельскохозяйственная академия».  
Свидетельство о ГРИРПИ № 1/52 от 09.10.2013.  
Ул. Мичурина, 13, 213407, г. Горки.

Отпечатано в УО «Белорусская государственная сельскохозяйственная академия».  
Ул. Мичурина, 5, 213407, г. Горки.