

Урок 10. Законы Менделя

Законы наследования и решение генетических задач

Теория

Содержание урока

01. Генетические понятия и язык задач · 70+
02. Гибридологический метод Менделя · 70+
03. Моногибридное скрещивание · 70+
04. Анализирующее и возвратное скрещивание · 80+
05. Неполное доминирование и кодоминирование · 80+
06. Дигибридное скрещивание и третий закон · 80+
07. Цитологическая основа законов Менделя · 90+
08. Правила вероятностей · 80+
09. Анализ данных и проверка расщепления · 90+
10. Алгоритм решения и типичные ловушки · 70+
11. Генетическое дерево и вывод генотипов · 80+
12. Условная вероятность и повторные рождения · 90+
13. Почему менделевские соотношения отклоняются · 90+
14. Экспериментальная генетика и статистическая проверка · 90+

Как работать с уроком

70+ — обязательное ядро; 80+ — объяснение механизмов и применение; 90+ — углубление, эксперимент и перенос знаний. Это ориентиры сложности, а не обещание экзаменационного балла.

После урока: Записывать скрещивания, выводить расщепления и проверять условия вероятностного расчёта.

01. Генетические понятия и язык задач

70+

Ген — участок ДНК, продуктом которого является функциональная РНК; аллели — варианты одного гена в одинаковом локусе гомологичных хромосом. Генотип можно понимать как совокупность аллелей организма или как запись исследуемых локусов, фенотип — совокупность проявляющихся признаков, зависящих от генотипа и среды. Гомозигота имеет одинаковые аллели данного гена, например AA или aa; гетерозигота — разные, Aa. Доминантный аллель проявляется в гетерозиготе при полном доминировании, рецессивный — обычно только в соответствующей гомозиготе.

Запись задачи должна однозначно связывать буквы и признаки. Сначала формулируют: A — аллель жёлтых семян, a — зелёных; затем записывают родителей P, их гаметы G и потомство F. Знак подчёркивания A_ означает неизвестный второй аллель при доминантном фенотипе: возможны AA и Aa. Понятия «доминантный» и «распространённый» не равны; доминантный аллель может быть редким и не обязательно полезным.

На что обратить внимание в ЕГЭ

Перед расчётом проверьте ploидность и тип наследования. Одна гамета несёт один аллель каждого аутосомного локуса. Генотип $2n$ -клетки нельзя записывать как набор всех четырёх гамет. В ответе различайте вероятность отдельного потомка и ожидаемое число в большой выборке: вероятность $1/4$ не гарантирует ровно одного рецессивного ребёнка из четырёх, а означает долю при большом числе независимых событий.

02. Гибринологический метод Менделя

70+

Мендель выбрал горох с чёткими альтернативными признаками, получал чистые линии самоопылением, контролировал скрещивания, анализировал признаки каждого поколения и считал большое число потомков. Чистая линия по исследуемому гену гомозиготна и при самоопылении не даёт расщепления. Использование нескольких независимых пар признаков позволило отличить закономерность от случайности. Статистические соотношения не видны в единичной семье, поэтому объём выборки был принципиальной частью метода.

В первом поколении от скрещивания $AA \times aa$ все потомки Aa и имеют доминантный фенотип — закон единообразия гибридов F_1 . При скрещивании $Aa \times Aa$ аллели расходятся в гаметы и снова сочетаются случайно; получаются генотипы $1AA:2Aa:1aa$ и при полном доминировании фенотипы $3:1$. Закон чистоты гамет в современной формулировке означает, что два аллеля пары разделяются в мейозе и каждая гамета получает один из них.

На что обратить внимание в ЕГЭ

Метод Менделя работает при корректно выбранной модели: один локус, понятное взаимодействие аллелей, жизнеспособные классы и отсутствие факторов, искажающих доли. Небольшая выборка случайно отклоняется от $3:1$; это не опровержение закона. Для проверки сравнивают наблюдаемые и ожидаемые числа, например критерием χ^2 . Нельзя округлять ожидаемые классы до целых до окончания расчёта.



Рисунок 1. Признаки гороха: Nefronus, CC BY-SA 4.0,

https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Mendel_pea_traits.svg. Фотография: Kolfor, CC BY-SA 4.0,

[https://commons.wikimedia.org/wiki/File:-2020-06-24_Forming_garden_pea_pods_\(Pisum_sativum\),_Trimingham.JPG](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:-2020-06-24_Forming_garden_pea_pods_(Pisum_sativum),_Trimingham.JPG).

Компоновка исходного курса.

03. Моногибридное скрещивание

70+

Моногибридным называют скрещивание с анализом одной пары альтернативных признаков, обусловленной одним локусом. Родители AA и aa образуют по одному типу гамет A и a, поэтому F₁ единообразно Aa. Гибрид F₁ образует гаметы A и a в равных долях, если мейоз нормален и гаметы равно жизнеспособны. Решётка Пеннета Aa × Aa содержит четыре равновероятных сочетания: AA, Aa, Aa и aa.

Генотипическое расщепление 1:2:1 отражает сочетания аллелей, фенотипическое 3:1 возникает только при полном доминировании. Вероятность доминантного фенотипа равна $P(AA)+P(Aa)=1/4+1/2=3/4$, рецессивного — $1/4$. При скрещивании Aa × aa потомство делится 1Aa:1aa, потому что гетерозигота даёт два типа гамет, а рецессивная гомозигота — один.

На что обратить внимание в ЕГЭ

Решётка — инструмент, а не обязательная цель. Для нескольких локусов удобнее правила вероятностей. Всегда подписывайте гаметы: ошибка чаще возникает до решётки. Гамета от Aa несёт A или a, но не Aa. Если родители имеют доминантный фенотип и рождается рецессивный потомок, оба должны передать a и поэтому оба родители гетерозиготны Aa при простой аутосомной модели.

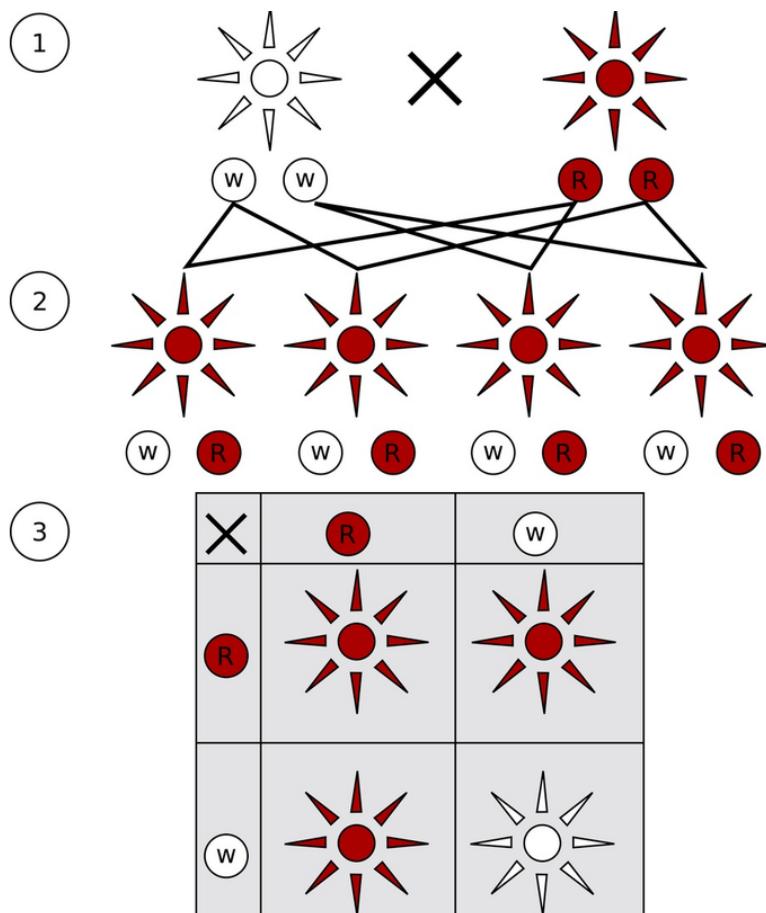


Рисунок 2. Моногибридное скрещивание. Обозначения исходной схемы: R — доминантный аллель окраски, r — рецессивный. RR × rr даёт одинаковых гетерозигот Rr. В Rr × Rr образуются RR, Rr, Rr и rr: генотипы 1 : 2 : 1, фенотипы 3 : 1. Magnus Manske, общественное достояние. Исходная схема курса. [Источник изображения](#).

04. Анализирующее и возвратное скрещивание

80+

Особа с доминантным фенотипом имеет генотип AA или Aa. Чтобы определить его, проводят анализирующее скрещивание с рецессивной гомозиготой aa. Анализатор образует только гаметы a, поэтому фенотип потомка прямо показывает аллель исследуемой особи. Если все многочисленные потомки доминантны, наиболее вероятен AA; если наблюдается расщепление примерно 1:1, исследуемая особь Aa.

Конечная выборка не даёт абсолютного доказательства гомозиготности: гетерозигота теоретически может случайно дать только гаметы A в небольшом числе потомков. Вероятность этого после k доминантных потомков от Aa × aa равна $(1/2)^k$. Чем больше потомков без рецессивного класса, тем сильнее поддержка AA. Возвратное скрещивание — скрещивание гибрида с одним из родителей или генотипом родительского типа; оно не всегда является анализирующим.

На что обратить внимание в ЕГЭ

Для двух локусов анализирующее скрещивание AaBb × aabb особенно информативно: генотипы потомков отражают гаметы гетерозиготы. При независимом наследовании ожидается 1:1:1:1. Превышение родительских сочетаний над рекомбинантными указывает на сцепление; этот случай будет подробно изучаться позже, но уже здесь важно понимать, почему рецессивный анализатор «не скрывает» аллели партнёра.

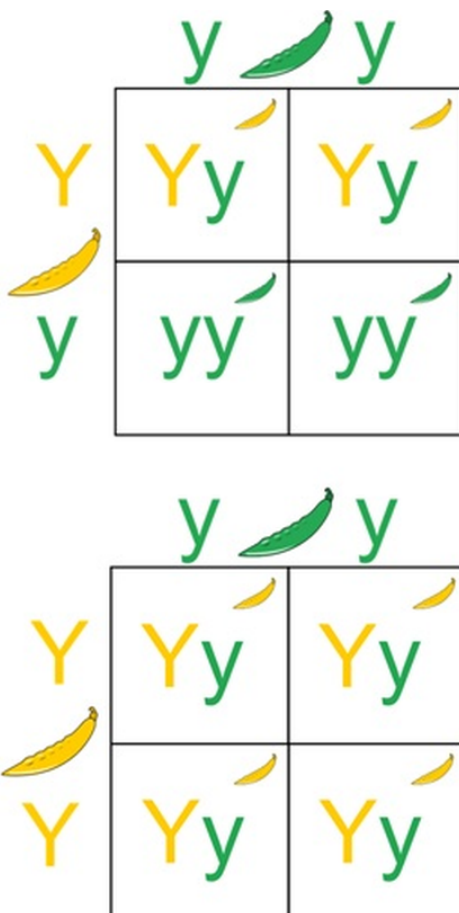


Рисунок 3. Два результата анализирующего скрещивания. Верхняя решётка: Yy × yy, потомство Yy и yy в отношении 1 : 1. Нижняя: YY × yy, всё потомство Yy. В обоих случаях проверяемую особь скрещивают с рецессивной гомозиготой. Из согласованной программы по биологии ЕГЭ. [Источник изображения.](#)

05. Неполное доминирование и кодоминирование

80+

При неполном доминировании фенотип гетерозиготы промежуточен между фенотипами гомозигот. Например, у некоторых растений красная и белая окраска дают розовую гетерозиготу. В F_2 генотипы 1:2:1 и фенотипы тоже 1:2:1, потому что все три генотипа различимы. Это не «смешивание аллелей»: аллели сохраняются и в следующем поколении могут снова дать исходные фенотипы.

При кодоминировании продукты обоих аллелей проявляются одновременно. В системе АВ0 аллели I^A и I^B кодируют разные варианты фермента и создают антигены А и В; в генотипе $I^A I^B$ оба антигена присутствуют. Аллель i обычно не создаёт функциональный антиген и рецессивен по отношению к I^A и I^B . Множественный аллелизм означает, что в популяции существует больше двух аллелей локуса, хотя у диплоидной особи их только два.

На что обратить внимание в ЕГЭ

Сначала определите взаимодействие аллелей, затем выводите фенотипические доли. Соотношение 3:1 нельзя автоматически применять к любому $Aa \times Aa$. При неполном доминировании гетерозигота имеет собственный фенотип; при кодоминировании видны оба продукта. Различие с полигенным признаком: там один фенотип формируют несколько локусов и часто возникает непрерывная изменчивость.

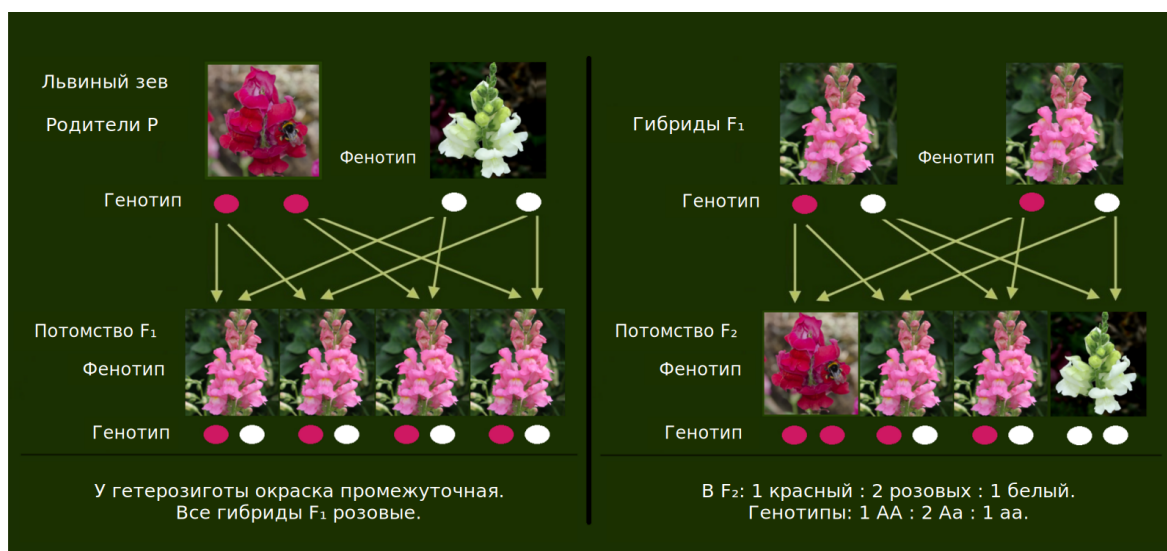


Рисунок 4. Неполное доминирование у львиного зева. Красная и белая родительские формы дают розовых гетерозигот F_1 . При скрещивании гибридов F_1 фенотипическое и генотипическое расщепления F_2 совпадают: 1 : 2 : 1. Исходный рисунок программы; подписи переведены, схема скрещивания сохранена. [Источник изображения](#).

06. Дигибридное скрещивание и третий закон

80+

В дигибридном скрещивании анализируют два локуса. Особь $AaBb$ при независимом наследовании образует четыре типа гамет AB , Ab , aB и ab , каждый с вероятностью $1/4$. Это следует из независимых событий: A или a — по $1/2$, B или b — по $1/2$; вероятность конкретного сочетания равна произведению $1/4$. Решётка 4×4 для $AaBb \times AaBb$ содержит 16 равновероятных сочетаний.

При полном доминировании фенотипы группируются как 9 $A_B_$: 3 A_bb : 3 $aaB_$: 1 $aabb$. Соотношение можно получить без решётки: по каждому локусу $3/4$ доминантных и $1/4$ рецессивных; $P(A_B_)=3/4 \times 3/4=9/16$, $P(A_bb)=3/4 \times 1/4=3/16$ и так далее. Закон

независимого наследования справедлив для генов в разных хромосомах или достаточно далеко в одной, когда рекомбинация делает их поведение практически независимым.

На что обратить внимание в ЕГЭ

Четыре гаметы не возникают потому, что у клетки «четыре аллеля». Каждый мейоз отдельной клетки даёт ограниченный набор продуктов, а доли гамет рассматриваются среди большого числа мейозов. Если гены сцеплены, вероятности гамет зависят от фазы аллелей и частоты кроссинговера, поэтому 9:3:3:1 нарушается. Также его меняют неполное доминирование, эпистаз, летальность и разная жизнеспособность.

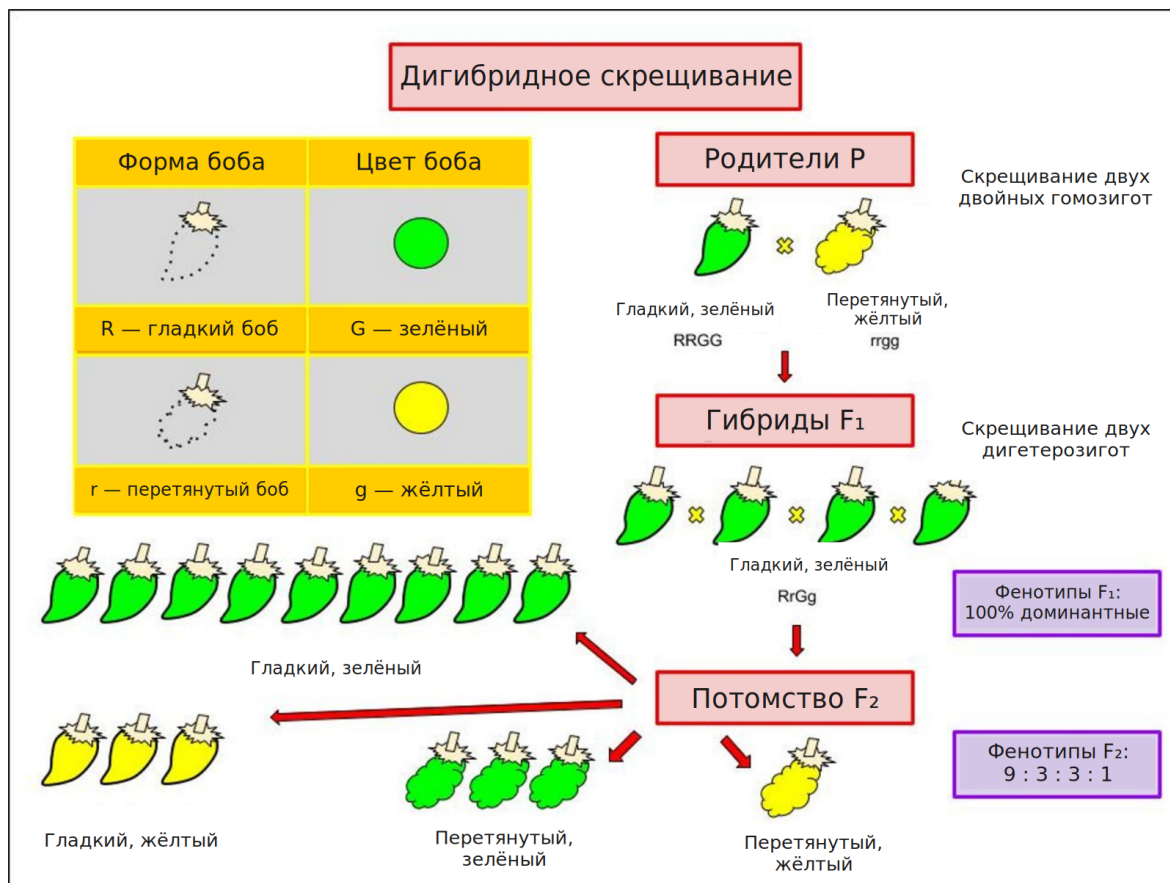


Рисунок 5. Независимое наследование двух признаков. В этой схеме рассматриваются форма и цвет боба. При независимом наследовании RrGg × RrGg четыре фенотипических класса имеют вероятности 9/16, 3/16, 3/16 и 1/16. Не переносите обозначения на цвет семян без новой легенды. FriedChicken051820, CC BY-SA 4.0. Рисунок программы; подписи русифицированы. [Источник изображения](#).

07. Цитологическая основа законов Менделя

90+

Аллели одного гена расположены в одинаковых локусах пары гомологичных хромосом. Перед мейозом хромосомы реплицируются, но сестринские хроматиды обычно несут одинаковый аллель. В анафазе I гомологи расходятся к разным полюсам, поэтому A и a оказываются в разных клетках; после мейоза II каждая гамета получает один аллель. Это цитологическая основа расщепления и чистоты гамет.

Разные пары гомологов ориентируются на метафазной пластинке I независимо. Если локус A находится в одной паре хромосом, а B — в другой, направление материнского гомолога A никак не задаёт направление материнского гомолога B. Возможны ориентации, дающие AB/ab или Ab/aB, и в большой популяции все четыре гаметы равновероятны. Случайное слияние гамет создаёт решётку вероятностей потомства.

Связывайте символы с реальными объектами: буквы — аллели в ДНК, их расхождение — движение гомологичных хромосом. Если произошло нерасхождение, гамета может получить два аллеля или ни одного, и простые доли нарушатся. Если кроссинговер произошёл между локусом и центромерой, сестринские хроматиды могут перестать быть идентичными по сочетанию соседних генов, но по конкретному аллелю локуса закон расхождения сохраняется при нормальном мейозе.

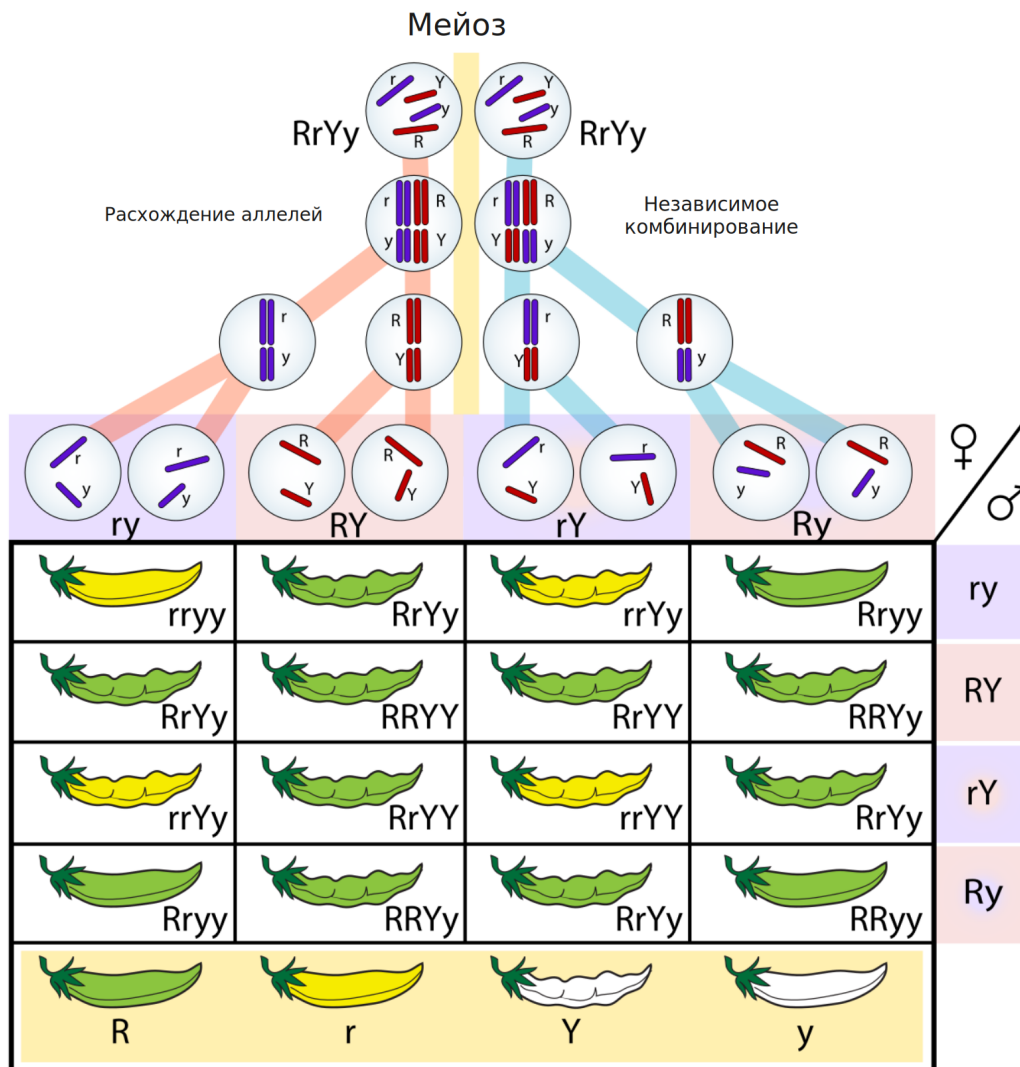


Рисунок 6. Хромосомная основа независимого наследования. Разные ориентации двух бивалентов приводят к четырём типам гамет. Решётка показывает случайное сочетание гамет двух родителей. Буквы относятся к признакам боба на исходном рисунке. LadyofHats; итальянская версия Gias83, общественное достояние. Подписи переведены. [Источник изображения](#).

08. Правила вероятностей

80+

Правило произведения применяют к совместному наступлению независимых событий: слово «и». Вероятность aa и bb при $AaBb \times AaBb$ равна $1/4 \times 1/4 = 1/16$. Правило суммы применяют к несовместимым альтернативным исходам: слово «или». Вероятность AA или Aa равна $1/4 + 1/2 = 3/4$. Если события не независимы или могут пересекаться, формулы требуют поправок; в базовых менделевских задачах независимость задаётся условием.

Для нескольких детей пол каждого рождения рассматривают как новое независимое событие при идеализированной вероятности $1/2$. Вероятность заданной

последовательности, например девочка–мальчик–девочка, равна $(1/2)^3=1/8$. Вероятность ровно двух рецессивных потомков из трёх включает три возможных порядка, поэтому равна $C(3,2)(1/4)^2(3/4)$. Это биномиальная модель.

На что обратить внимание в ЕГЭ

Фраза «хотя бы один» удобнее решается через дополнение: $1 - P(\text{ни одного})$. Для двух детей при риске болезни $1/4$ вероятность хотя бы одного больного $= 1 - (3/4)^2 = 7/16$. Не складывайте вероятности событий, которые могут происходить одновременно, без вычитания пересечения. Всегда записывайте, что именно считается событием и для какого потомка.

Вероятности при независимом наследовании

Событие в AaBb × AaBb	Расчёт	Вероятность
Оба рецессивных признака	$1/4 \times 1/4$	$1/16$
Доминантный A и рецессивный b	$3/4 \times 1/4$	$3/16$
Оба доминантных признака	$3/4 \times 3/4$	$9/16$

Наследование групп крови: AB × O

	Группа крови	Генотип
Мать	AB	AB
Отец	O	OO
Ребёнок	A или B	AO или BO

A
B

O
O

— AO: 50%

— BO: 50%

В каждой клетке решётки вероятность 1/4. Две клетки дают AO, две клетки дают BO.

Итого:
группа A — 50%;
группа B — 50%.

Группы AB и O в этой модели не возникают.

Рисунок 7. Вероятности на примере групп крови ABO. У матери $I^A I^B$, у отца $i i$. Мать образует гаметы I^A и I^B , отец — только i . Поэтому $I^A i$ и $I^B i$ равновероятны: по 50%. Сокращения AO и BO в рисунке обозначают эти генотипы. IsabelG2020!, CC BY-SA 4.0. Из исходной программы; переведены подписи и исправлен ошибочный вывод исходного изображения. [Источник изображения](#).

09. Анализ данных и проверка расщепления

90+

Теоретические доли проявляются приблизительно. Если в F_2 получено N потомков, при гипотезе 3:1 ожидают $3N/4$ и $N/4$. Отклонение может быть случайным, но также указывать на ошибку учёта, разную жизнеспособность, неверную модель наследования или сцепление. Критерий χ^2 суммирует $(\text{наблюдаемое} - \text{ожидаемое})^2 / \text{ожидаемое}$ по классам и сравнивается с критическим значением для заданного числа степеней свободы.

Большая выборка уменьшает относительные случайные колебания. Но увеличение числа потомков не исправляет систематическую ошибку, например неверное определение фенотипа или разные условия выращивания классов. Эксперимент должен предусматривать слепой учёт, одинаковые условия и заранее заданные категории. Если часть генотипов погибает до учёта, среди выживших доли меняются; летальный рецессивный генотип часто даёт 2:1 среди живых потомков гетерозигот.

На что обратить внимание в ЕГЭ

На базовом уровне не требуется вычислять p -значение без таблицы, но нужно уметь посчитать ожидаемые числа и объяснить смысл. Нельзя утверждать, что любое несовпадение с целыми 3:1 опровергает Менделя. Если выборка мала, укажите необходимость повторить скрещивание и объединить независимые данные. Если отклонение устойчиво и велико, предложите альтернативную гипотезу и проверяющий кросс.

10. Алгоритм решения и типичные ловушки

70+

Алгоритм: 1) выписать признак и тип наследования; 2) обозначить аллели; 3) определить возможные генотипы по фенотипам и потомству; 4) записать P ; 5) построить гаметы с учётом независимости или сцепления; 6) получить потомство решёткой или вероятностями; 7) ответить именно на вопрос в долях, процентах или числе; 8) проверить сумму вероятностей и биологическую допустимость. Для обратной задачи начинают с редкого/рецессивного фенотипа, потому что его генотип часто однозначен.

Типичные ошибки: записать у гаметы два аллеля одного локуса; спутать генотипическое и фенотипическое расщепление; применить 3:1 при неполном доминировании; забыть, что доминантный фенотип имеет два генотипа; считать разные рождения зависимыми; использовать 9:3:3:1 без проверки независимого наследования. Ещё одна ошибка — давать только число без обозначения события и единиц.

На что обратить внимание в ЕГЭ

Проверка здравого смысла: вероятность не выходит за 0–1, все классы складываются в единицу, рецессивный фенотип требует соответствующих аллелей, а каждый потомок получает по одному аллелю от каждого родителя. Решётку полезно прочесть двумя способами — по генотипам и по фенотипам. При оценке результата учитывайте неопределённость: теоретическая вероятность не гарантирует результат маленькой семьи.

11. Генетическое дерево и вывод генотипов

80+

Родословная позволяет восстанавливать тип наследования и вероятные генотипы. При аутосомно-рецессивном признаке больные обычно aa , здоровые родители больного ребёнка обязательны носители Aa , мужчины и женщины встречаются сходно. Аутосомно-доминантный признак обычно появляется в каждом поколении, а у больного гетерозиготного родителя половина потомков с нормальным партнёром ожидаемо наследует признак. Эти признаки являются подсказками, а не абсолютными правилами при малых семьях, новой мутации или неполной пенетрантности.

Алгоритм начинается с однозначных генотипов: рецессивный фенотип, ребёнок, по которому родители обязаны передать аллель, или потомство анализирующего типа. Затем ограничения распространяют по связям. Нельзя назначать всем здоровым при рецессивной болезни AA : многие могут быть Aa . Вероятность носительства для здорового ребёнка $Aa \times Aa$ после исключения aa равна $(1/2)/(3/4) = 2/3$, то есть условная вероятность отличается от исходной.

На что обратить внимание в ЕГЭ

В каждой задаче учитывайте условие о редкости аллеля и посторонних супругах только если оно дано. Родословная показывает совместимость модели, но разные типы могут выглядеть похоже в маленькой семье. Для проверки нужны дополнительные потомки, молекулярный тест или скрещивание в модельном организме. В ответе перечислите наблюдения, которые поддерживают и опровергают выбранный тип.

12. Условная вероятность и повторные рождения

90+

Условная вероятность обновляет оценку после новой информации. В анализирующем скрещивании априорные вероятности AA и Aa могут быть одинаковы, но серия доминантных потомков делает AA более вероятным. Если исследуемая особь Aa , вероятность k доминантных потомков подряд равна $(1/2)^k$; если AA — единица. Для точного обновления нужны исходные вероятности генотипов, но даже без формулы видно, что каждый новый доминантный потомок уменьшает поддержку Aa вдвое.

Повторные рождения независимы при постоянных генотипах: рождение больного ребёнка не «израсходовало» риск следующего. Однако информация о первом ребёнке может раскрыть неизвестные генотипы родителей и тем самым изменить нашу оценку. Например, два фенотипически доминантных родителя до рождения aa могли быть AA или Aa ; появление aa доказывает, что оба Aa , и для следующего ребёнка риск aa становится $1/4$.

На что обратить внимание в ЕГЭ

Для «ровно k из n » используют биномиальный коэффициент, учитывающий разные порядки исходов. Для «хотя бы одного» удобно вычесть вероятность ни одного. События разных локусов можно перемножать только при независимом наследовании. Условная формулировка «среди здоровых» требует исключить больной класс и перенормировать оставшиеся вероятности, иначе ответ будет систематически неверен.

Разбор 90+: вероятность среди отобранных потомков

В скрещивании $Aa \times Aa$ распределение генотипов: $1/4 AA$, $1/2 Aa$, $1/4 aa$. Если выбран потомок с доминантным фенотипом, класс aa уже исключён.

Среди оставшихся трёх равновероятных долей одна соответствует AA и две — Aa . Поэтому $P(Aa \mid \text{доминантный фенотип}) = (1/2) / (3/4) = 2/3$. Для случайного потомка без

отбора вероятность Аа была бы 1/2.

13. Почему менделевские соотношения отклоняются

90+

Расщепление меняют не только случайность и сцепление. Летальный аллель удаляет генотип до учёта, эпистаз объединяет фенотипические классы двух локусов, пенетрантность делает часть носителей без признака, экспрессивность меняет степень проявления, среда перекрывает различия генотипов. Мейотический драйв нарушает равенство гамет, а разная жизнеспособность гамет или зигот меняет доли после оплодотворения. Поэтому наблюдаемое отношение — результат образования гамет, их слияния, выживания и классификации.

При рецессивном эпистазе генотип аа может блокировать проявление локуса В, и классы 9:3:3:1 объединяются, например в 9:3:4. При комплементарности признак требует хотя бы одного доминантного аллеля в обоих локусах, давая 9:7. Эти отношения не нужно применять без условия, но они показывают принцип: гены работают в одной биохимической сети, поэтому фенотипические категории не обязаны соответствовать каждому генотипу отдельно.

На что обратить внимание в ЕГЭ

Диагностика начинается с полного списка генотипических классов, затем их объединяют по модели фенотипа. Если исчез один класс, проверяют летальность; если объединены несколько — взаимодействие генов; если родительские сочетания избыточны — сцепление. Альтернативу проверяют анализирующим скрещиванием, учётом ранних эмбрионов или молекулярными маркерами.



Рисунок 8. Горох посевной как объект исследования. Наблюдаемая окраска и форма должны учитываться отдельно. По фотографии растения нельзя установить его генотип: нужны происхождение и результаты скрещиваний. Фотография из исходного Word-комплекта.

14. Экспериментальная генетика и статистическая проверка

90+

Для проверки менделевской гипотезы выбирают родителей с известными фенотипами, получают достаточное число независимых потомков и заранее определяют категории. Условия выращивания одинаковы, учёт по возможности слепой. Ожидаемые числа получают умножением общей выборки на теоретические доли. Критерий χ^2 оценивает суммарное относительное отклонение; число степеней свободы обычно равно числу категорий минус число независимых ограничений/оценённых параметров.

Статистическое соответствие не доказывает уникальность модели: разные механизмы могут дать близкие доли. Поэтому скрещивания проектируют так, чтобы модели предсказывали разные результаты. Анализирующее скрещивание раскрывает гаметы, реципрокные скрещивания проверяют связь с полом или цитоплазмой, потомство отдельных F_2 различает гомозигот и гетерозигот. Молекулярные маркеры показывают генотип независимо от внешнего проявления.

На что обратить внимание в ЕГЭ

Если χ^2 велик, сначала проверяют данные и допущения: правильность фенотипирования, жизнеспособность классов, случайное оплодотворение, независимость локусов. Затем формулируют альтернативу и новый эксперимент. На экзамене ценится не фраза «результат не по Менделю», а конкретная причина и предсказание: какой класс увеличится/уменьшится и какой кросс это различит.

[Пройти тест по этому уроку: 60 заданий с ответами](#)

[Все материалы курса «Биология ЕГЭ»](#)