

**Міністерство освіти і науки України**  
**Херсонський державний університет**  
**Інститут природознавства**

“Затверджено ”  
Вченою радою ХДУ  
Протокол № від 2011 р.  
Голова вченої ради, ректор  
університету  
професор Ю.І.Беляєв

**Лановенко О.Г.**

**ЗБІРНИК ЗАДАЧ З ГЕНЕТИКИ**

**Посібник для вчителів середніх загальноосвітніх  
навчальних закладів**

“Узгоджено”  
Перший проректор,  
професор  
О.В.Мішуков

**Херсон – 2011**

Лановенко О.Г. Збірник задач з генетики: Посібник для вчителів середніх загальноосвітніх навчальних закладів

**Укладач :** *Лановенко Олена Геннадіївна* – доцент кафедри фізіології людини і тварин Херсонського державного університету

**Рецензенти:**

**Нежлукченко Т.І.** – доктор с.г. наук, професор, завідувач кафедри генетики та розведення тварин Херсонського державного аграрного університету

**Щербина Т.І.** - кандидат біологічних наук, доцент кафедри фізіології людини і тварин Херсонського державного університету

Обговорено на засіданні кафедри фізіології людини і тварин  
Протокол № 9 від 4 квітня 2011 р.

Розглянуто на засіданні науково-методичної ради інституту природознавства  
Протокол № від 2011 р.

Схвалено науково-методичною радою ХДУ  
Протокол № від 2011 р.

Рекомендовано до друку Вченою радою ХДУ  
Протокол № від 2011 р.

ВСТУП .....	5
РОЗДІЛ 1. Молекулярні основи спадковості .....	7
1.1. Структура та властивості нуклеїнових кислот. Генетичний код та його реалізація під час трансляції	
Приклади розв'язання задач .....	10
Задачі для самостійного розв'язання .....	13
1.2. Екзонно-інтронна організація геному еукаріотів	
Приклади розв'язання задач .....	18
Задачі для самостійного розв'язання .....	19
Розділ 2. Цитологічні основи розмноження .....	22
2.1.    Цитологічні основи нестатевого розмноження. Мітоз	
Задачі для самостійного розв'язання .....	22
2.2.    Цитологічні основи статевого розмноження. Мейоз. Гаметогенез	
Задачі для самостійного розв'язання .....	23
Розділ 3. Моногенне успадкування ознак	
3.1. Взаємодія алельних генів при моногібридному схрещуванні .....	26
Приклади розв'язання задач .....	29
Задачі для самостійного розв'язання .....	32
3.2. Аналіз родоводів .....	35
Приклади розв'язання задач .....	38
Задачі для самостійного розв'язання .....	41
Розділ 4. Аналіз причин порушення менделівських закономірностей розщеплення при моно генному успадкуванні ознак .....	47
Приклади розв'язання задач .....	53
Задачі для самостійного розв'язання .....	56
Розділ 5. Незалежне комбінування ознак .....	62
Приклади розв'язання задач .....	65
Задачі для самостійного розв'язання .....	68
Розділ 6. Аналіз причин порушення менделівських закономірностей розщеплення при незалежному успадкуванні ознак .....	76
6.1. Взаємодія неалельних генів	
Приклади розв'язання задач .....	76
Задачі для самостійного розв'язання .....	83
6.2. Особливості успадкування ознак, зчеплених із статтю .....	90
Приклади розв'язання задач .....	91
Задачі для самостійного розв'язання .....	99
6.3. Зчеплення генів і кросинговер .....	106
Приклади розв'язання задач .....	107
Задачі для самостійного розв'язання .....	115
Розділ 7. Мінливість та її форми .....	123
7.1. Вплив генотипу і середовища на формування фенотипу .....	124
Приклади розв'язання задач .....	124
Задачі для самостійного розв'язання .....	125

7.2. Механізми генних та хромосомних мутацій .....	126
Приклади розв'язання задач .....	127
Задачі для самостійного розв'язання .....	128
7.3. Статистичний аналіз модифікаційної мінливості .....	129
Задачі для самостійного розв'язання .....	131
7.4. Механізми геномних мутацій. Анеуплоїдія. Поліплоїдія .....	132
Приклади розв'язання задач .....	132
Задачі для самостійного розв'язання .....	136
Розділ 8. Генетичні процеси у популяціях .....	138
8.1. Генетична структура ідеальних менделівських популяцій	
Приклади розв'язання задач .....	139
Задачі для самостійного розв'язання .....	143
8.2. Генетична структура реальних популяцій .....	146
Задачі для самостійного розв'язання .....	146
Список використаної літератури .....	148
Відповіді на задачі збірника .....	149
Додатки .....	168

## ВСТУП

Найважливіша задача школи – надавати підростаючому поколінню глибокі та міцні біологічні знання, допомогти набути навичок і вмінь їх використання на практиці при рішенні завдань багатьох сучасних галузей виробництва, медицини, екології. Одним із шляхів реалізації цієї мети є розв’язування генетичних задач. Роздуми при розв’язанні задач розвивають логіку мислення та кмітливість, дають можливість якісно проводити контроль і самоконтроль знань.

Основна частина задач цього посібника ґрунтується на теоретичному матеріалі, викладеному в підручниках, і відповідає розділам шкільної програми з біології. Головними завданнями посібника є: запропонувати задачі з різних тем шкільного розділу “Спадковість і мінливість організмів” ; показати алгоритми розв’язання типових задач; навести правильні відповіді рішення задач у кінці збірника з метою закріплення навчального матеріалу, контролю і самоконтролю знань.

У більшості задач, представлених у збірнику, наведені результати схрещувань у ряду поколінь, на основі яких пропонується визначити генетичну основу проявлення ознаки або ознак і характер їх успадкування. Такі задачі розв’язуються на основі логіки генетичного аналізу та знання основних закономірностей успадкування. Кількість генів, за якими відбувається розщеплення, тип їх взаємодії, характер успадкування слід встановлювати на основі аналізу розщеплення. Кількість та співвідношення фенотипових класів при розщепленні визначаються кількістю та співвідношенням типів гамет, утворених батьками, їх життєздатністю та ймовірністю їх зустрічей (сполучень). Крім того, характер розщеплення залежить від типу взаємодії генів та їх локалізації у хромосомах, а також від життєздатності різних генотипів нащадків.

Після встановлення характеру успадкування кожної ознаки аналізується розщеплення за парами ознак і, нарешті, загальне розщеплення за всіма ознаками, що вивчаються. Суттєву роль у розв’язанні задач відіграє знання елементарних (стандартних) формул розщеплення та причин, що викликають відхилення в розщепленні, вміння правильно виписувати гамети, утворені особинами різних генотипів, знання формул, за якими знаходять кількість типів гамет, фено- та генотипів у розщепленні, кількість можливих сполучень, а також метода статистичної обробки даних розщеплення - метода  $\chi^2$ .

### **Розв’язання задач має включати:**

1. Короткий запис умови задачі за допомогою генетичної символіки (P, F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, F<sub>a</sub>, F<sub>b</sub>, знак схрещування- ×, стать- ♀, ♂ тощо). Назви ознак можна записувати скорочено.

2. Аргументоване пропонування нульової гіпотези ( $H_0$ ) на основі відомих стандартних розщеплень. Нульова гіпотеза передбачає відповідність теоретично розрахованих і дослідних даних.
3. Визначення розщеплення у досліді на основі нульової гіпотези. Для цього величину кожного класа в досліді ділять на величину одного теоретично очікуваного (за  $H_0$ ) сполучення гамет. Наприклад, розщеплення у досліді складає : 114 : 30 : 9 ( $\Sigma$  153). Нульова гіпотеза ( $H_0$ ) припускає розщеплення за двома генами. Теоретично очікувана величина одного класа у розщепленні дорівнює  $153 : 16 = 9,6$  (де 16 - кількість можливих генотипів в потомстві від схрещування двох дигетерозигот). Розщеплення в досліді приблизно відповідає розщепленню:  $114 : 9,6 = 11,9$  ( $\sim 12$ );  $30 : 9,6 = 3,1$  ( $\sim 3$ );  $9 : 9,6 = 0,9$  ( $\sim 1$ ). Отже, одержане співвідношення 12:3:1 доводить, що фенотипове проявлення ознак контролюється двома генами у гетерозиготному стані.
4. Перевірку відповідності результатів досліду теоретично очікуваному значенню при цій нульовій гіпотезі за методом  $\chi^2$ .
5. Аргументоване встановлення позначень генів та визначення генотипів.
6. Відповідь на усі поставлені в задачі питання.

В інших задачах наведені дані про успадкування ознак, що вивчаються (про кількість генів, тип їх взаємодії, характер успадкування). У цих задачах необхідно визначити генотипи особин, що досліджуються. При їх рішенні коротко записують те, що відомо в умові задачі, аргументовано (з посиланням на відомості про успадкування) визначають генотипи та записують їх у генетичній символіці. Задачі, помічені символом \*, відрізняються більшою складністю і можуть використовуватися під час проведення вікторин та олімпіад з біології.

Задачі тематично згруповані у підрозділи за темами. Широкий спектр біологічних об'єктів та ознак, на прикладі яких складені задачі, дозволяє оцінити інтегральну роль генетики в системі біологічних наук. Поряд із традиційними типами в збірник включені задачі з визначення структури та функції гена, успадкування ознак у поліплоїдів, аналізу генетичних процесів у популяціях. Тому посібник може використовуватися також студентами та викладачами біологічних, медичних, педагогічних та сільськогосподарських спеціальностей університетів, академій та інститутів.

Сподіваємося, що цей посібник буде корисним вчителям біології середніх загальноосвітніх шкіл при проведенні шкільних занять, факультативів, занять біологічного гуртка, а також школярам старших класів загальноосвітніх шкіл, ліцеїв, гімназій для самостійної роботи при підготовці до вступу до вищих навчальних закладів біологічного, медичного, аграрного профілів.

## РОЗДІЛ I. МОЛЕКУЛЯРНІ ОСНОВИ СПАДКОВОСТІ

Для розв'язання задач з молекулярної генетики пропонуємо користуватися наступними правилами:

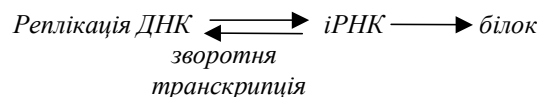
**Правило Чаргаффа** – фундаментальне положення молекулярної генетики, за яким в будь-яких молекулах ДНК сума пуринових основ дорівнює сумі піримідинових основ:

$$A + G = T + C \qquad \frac{A+G}{T+C} = 1$$

Дійсно, внаслідок комплементарності азотистих основ в молекулі ДНК молярна кількість аденіна дорівнює молярній кількості тиміна:  $A=T$  або  $A/T=1$ . Так само  $C=G$ , або  $C/G=1$ .

Отже, нуклеотидний склад ДНК різних видів організмів може варіювати тільки по відношенню до сум комплементарних основ.

**Центральна догма молекулярної біології** – встановлене в результаті фундаментальних досліджень основне положення теорії спадковості; згідно з яким потік генетичної інформації (з урахуванням зворотної транскрипції) відбувається в напрямку:



При виконанні розрахунків слід пам'ятати такі константи:

$M_r$  (середня) нуклеотиду = 300 або 345 (за різними даними),

$M_r$  (середня) амінокислоти = 100

Відстань ( $\Delta L$ ) між двома сусідніми нуклеотидами = 0,34 нм; 1 нанометр (нм) =  $10^{-9}$  м,

Відстань ( $\Delta R$ ) між амінокислотами (АК) = 0,35 нм

Довжина ( $L$ ) гена =  $\Delta L_{\text{нукл.}} \cdot (N_{\text{нукл.}} - 1)$ , де  $N$  – загальна кількість нуклеотидів

Час однієї операції трансляції = 1/5 або 1/6 сек

Швидкість елонгації (ріст ланцюгу і-РНК) - 50 нуклеотидів за секунду.

Екзони – кодуючі ділянки гена, інтрони – некодуючі ділянки.

Транскрипція (переписування інформації з гена на і-РНК) завжди йде тільки на одному (матричному) ланцюзі ДНК у напрямку від 5' до 3' через пентози розміщених поруч нуклеотидів.

Редуплікація (реплікація) ДНК завжди йде в напрямку від 3' до 5' положення цукру в дезоксирибозі.

Основними типами задач з даної теми є завдання, спрямовані на засвоєння:

1) особливостей генетичного коду та закономірностей його реалізації під час трансляції;

2) екзонно-інтронної організації геному еукаріотів.

Головні етапи реалізації генетичної інформації на шляху від гена до ознаки представлені на рис.1.

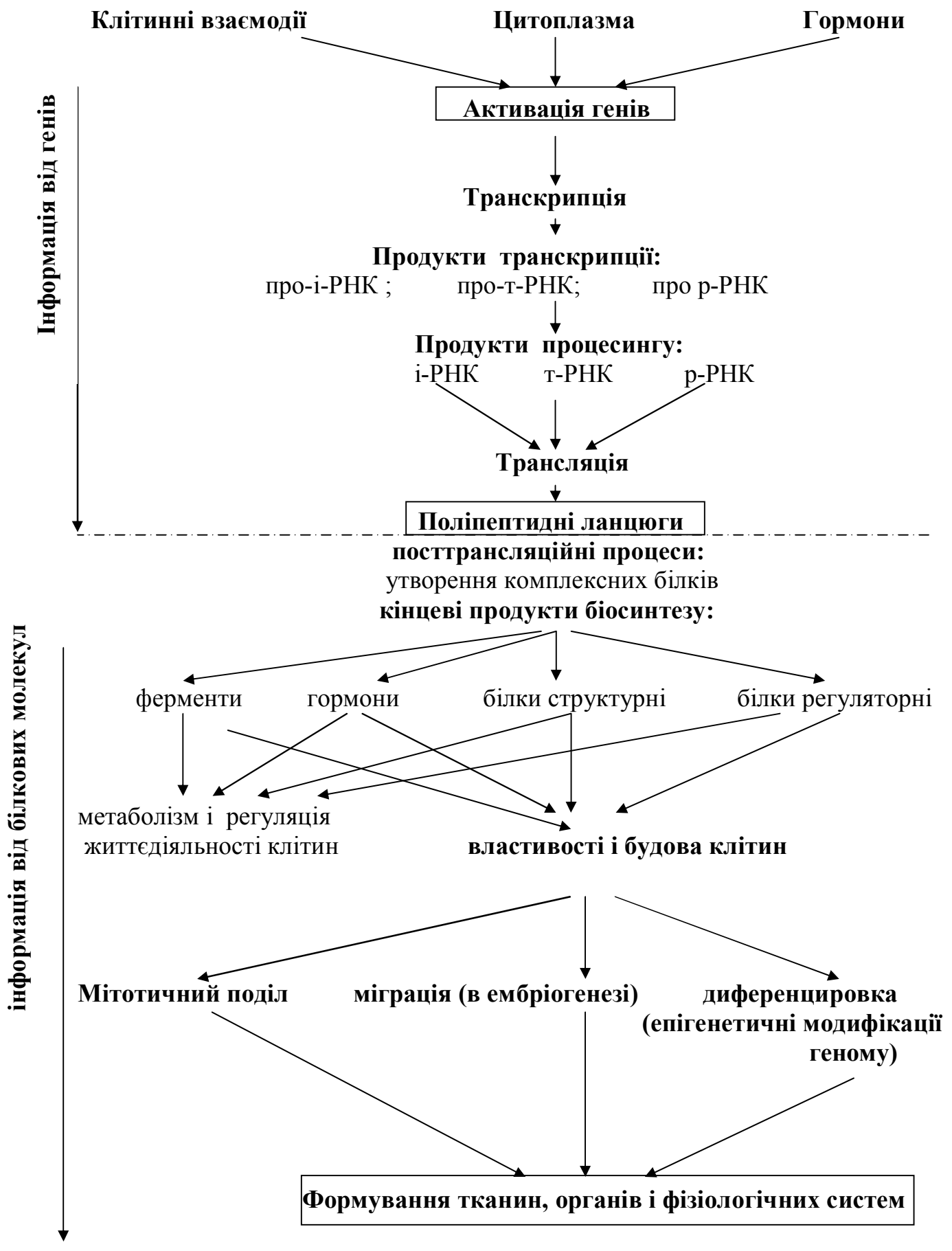


Рис. 1.- Головні етапи реалізації генетичної інформації



Особливості структурно-функціональної організації геному людини наведені на рис.2.

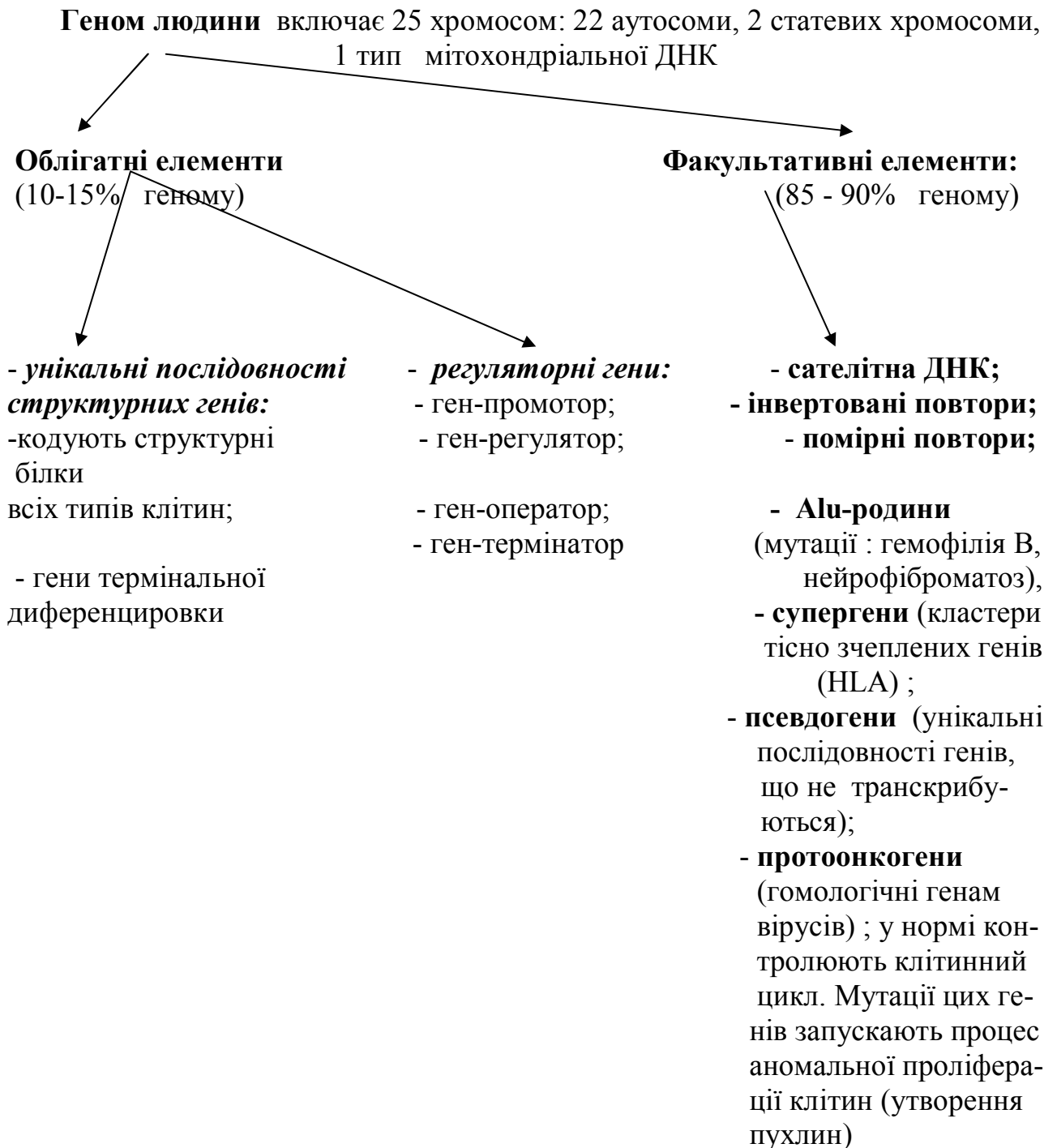


Рис.2. - Структурно-функціональна організація геному людини

## 1.1. Структура та властивості нуклеїнових кислот Генетичний код та його реалізація під час трансляції

### Приклади розв'язання задач

#### Задача 1.

У молекулі ДНК з відносною молекулярною масою 69000 на аденілові нуклеотиди припадає 8625 а.о.м. (відносна молекулярна маса одного нуклеотида становить у середньому 345). Скільки міститься у складі цієї ДНК нуклеотидів аденілових, гуанілових, цитидилових, тимідилових кожного окремо? Яка довжина цієї ДНК?

<b>Дано:</b>	<b>Розв'язання:</b>
Mr (ДНК) = 69000	1) Визначаємо загальну кількість нуклеотидів у складі ДНК: $N_{\text{загальна}} (\text{нукл.}) =$
Mr (А) = 8625	$Mr (\text{ДНК}) : Mr (\text{нукл.}) =$
Mr (нукл.) = 345	$69000 : 345 = 200$
L (ДНК) - ?	2) Визначаємо кількість аденілових нуклеотидів:
N (нукл.) - ?	$n (\text{А}) = 8625 : 345 = 25 (\text{нукл.})$
n (А) - ?	За правилом Чаргаффа, кількість тимідилових нуклеотидів буде такою ж: $n (\text{Т}) = n (\text{А}) = 25.$
n (Т) - ?	$n (\text{А}) + n (\text{Т}) = 25 + 25 = 50.$
n (Г) - ?	Тоді $n (\text{Г}) + n (\text{Ц}) = 200 - 50 = 150;$
n (Ц) - ?	$n (\text{Ц}) = n (\text{Г}) = 150 : 2 = 75.$
	3) Визначаємо довжину ДНК:
	$L (\text{ДНК}) = N_{\text{заг}} (\text{нукл.}) : 2 \times 0,34 \text{ нм} =$
	$200 : 2 \times 0,34 \text{ нм} = 34 \text{ нм}$

**Відповідь:** довжина ДНК дорівнює 34 нм,  $n (\text{Т}) = n (\text{А}) = 25$  нуклеотидів,  $n (\text{Г}) = n (\text{Ц}) = 75$  нуклеотидів.

#### Задача 2.

Фрагмент молекули ДНК містить 440 гуанілових нуклеотидів, що становить 22% їх загальної кількості. Визначити масу цього фрагмента ДНК, якщо молекулярна маса одного нуклеотиду становить 345. Визначити довжину та молекулярну масу і-РНК, яка є транскрипційною копією цього фрагмента.

<b>Дано:</b>	<b>Розв'язання:</b> 1) Визначаємо загальну кількість нуклеотидів у ДНК:
$n (\text{Г}) = 440 - 22 \%$	$X - 100 \%$
$440 = 22 \%$	$X = 44000 : 22 = 2000;$
Mr (нукл.) = 345	Отже, загальна кількість усіх нуклеоти-

<p>Mr (ДНК)- ?</p> <p>L (і-РНК) -?</p> <p>Mr (і-РНК)- ?</p>	<p>дів молекули ДНК складає 2 000.</p> <p>3) Визначаємо молекулярну масу ДНК: Mr (ДНК)= 2 000 x 345= 690 000.</p> <p>4) Визначаємо молекулярну масу і-РНК: Mr (і-РНК) = 690 000 :2 = 345 000</p> <p>5)Визначаємо довжину і-РНК: L (і-РНК) = 0,34 нм x 1000 = 340 нм</p>
---	---

**Відповідь:** Mr (ДНК) = 690 000; L (і-РНК) = 340 нм; Mr (і-РНК) = 345 000

### Задача 3.

Молекула ДНК в одному ланцюзі містить 125 аденілових і 310 гуанілових нуклеотидів, в іншому – 278 аденілових і 115 гуанілових нуклеотидів. Визначте довжину ДНК.

<p><b>Дано:</b></p> <p>1<sup>й</sup> ланцюг ДНК::</p> <p>n (А) =125</p> <p>n (Г) = 310</p> <p>2<sup>й</sup> ланцюг ДНК :</p> <p>n (А) =278</p> <p>n (Г) =115</p> <hr/> <p>L (ДНК) -?</p> <hr/> <p>Δ l (нукл.) = 0,34 нм</p>	<p><b>Розв`язання:</b></p> <p>1) Визначаємо за принципом комплементарності кількість нуклеотидів в обох ланцюгах ДНК:</p> <p>Перший ланцюг ДНК:</p> <p>n (А) =125   n (Г) = 310   n (Т) = 278   n (Ц) = 115</p> <p>Другий ланцюг ДНК:</p> <p>n (Т) =125   n (Ц) = 310   n (А) = 278</p> <p>n (Г) = 115</p> <hr/> <p>2) Довжина ДНК дорівнює добутку довжини одного її ланцюгу на відстань між двома нуклеотидами.</p> <p>Оскільки кількість нуклеотидів в обох ланцюгах є однаковою, то L (ДНК) = Δ l (нм) x Σ нукл. = 0,34 нм x (125 + 278 + 310 + 115) - 1)) = 0,34 нм x 827 =281,18 нм</p>
---	---

**Відповідь:** довжина молекули ДНК становить 281,18 нм.

### Задача 4.

За даними біохімічного аналізу, 22% загальної кількості нуклеотидів і-РНК припадає на аденілові, 12% - на урицилові, 26% - на гуанілові азотисті основи. Визначте нуклеотидний склад ДНК, з якої транскрибована ця і-РНК.

<p><b>Дано:</b></p> <p>n (А) = 22 %</p> <p>n (У) = 12 %</p> <p>n (Г) = 26 %</p>	<p><b>Розв`язання:</b></p> <p>1) Знаходимо частку цитидилових нуклеотидів:</p> <p>n (Ц) = 100 % - (22% + 12 % + 26%)= 40%.</p>
---	--

ДНК:  
n (A) – ?  
n (T) - ?  
n (Г) - ?  
n (Ц) - ?

2) Визначаємо нуклеотидний склад кодуєчого та комплементарного ланцюгів ДНК:

Ланцюги ДНК:		
i-РНК:	1-ий:	2-ий:
12 % У	A = 12%	T = 12%
22 % А	T = 22%	A = 22%
40 % Ц	Г = 40 %	Ц = 40%
26 % Г	Ц = 26 %	Г = 26%

Отже, у молекулі ДНК (дволанцюгової) процентний вміст нуклеотидів такий:

$$\begin{aligned}n(A) &= 12 \% + 22 \% : 2 = 17 \% \\n(T) &= 22 \% + 12 \% : 2 = 17 \% \\n(Г) &= 40 \% + 26 \% : 2 = 33 \% \\n(Ц) &= 26 \% + 40 \% : 2 = 33 \%\end{aligned}$$

**Відповідь:** n (A) = n (T) = 17 %; n (Г) = n (Ц) = 33 %; n (A) + n (T) + n (Г) + n (Ц) = 34 % + 66 % = 100 %.

#### Задача 5.

У фрагменті ланцюга молекули ДНК нуклеотиди розміщені у такій послідовності: ТТГ АГЦ АЦГ ГТА ААТ ЦГА. Якою буде послідовність нуклеотидів у протилежному ланцюзі цієї ж ДНК? Визначте довжину фрагмента та його масу. (Відстань між нуклеотидами – 0,34 нм, молекулярна маса нуклеотида – 345 а.о.м.).

#### Розв'язання:

1) Визначаємо за принципом комплементарності послідовність розміщення нуклеотидів у протилежному ланцюзі фрагмента ДНК:

ТТГ АГЦ АЦГ ГТА ААТ ЦГА  
ААЦ ТЦГ ТГЦ ЦАТ ТТА ГЦТ

2) Визначаємо довжину фрагмента ДНК. Оскільки довжина дволанцюгового фрагмента дорівнює довжині одностанцюгового (останній містить 18 нуклеотидів: 6 триплетів x 3 нуклеотиди), то довжина фрагмента дорівнює 0,34 нм x 18 = 6,12 нм.

3) Молекулярна маса фрагмента ДНК визначається з урахуванням кількості нуклеотидів в обох ланцюгах молекули. Тому вона становить: 345 а.о.м. x (18 x 2) = 12 420 а.о.м.

**Відповідь:** послідовність нуклеотидів у протилежному ланцюзі цієї ж ДНК: ААЦ ТЦГ ТГЦ ЦАТ ТТА ГЦТ. Довжина фрагмента ДНК – 6,12 нм, його маса – 12 420 а.о.м.

**Задача 6.** Визначте молекулярну масу і довжину гена, якщо у ньому закодована молекула поліпептиду з молекулярною масою 28 000 а.о.м. Що має більшу масу і в скільки разів – білок чи ген, який його кодує? (Молекулярна маса однієї амінокислоти дорівнює 100 а.о.м., одного нуклеотида – 345 а.о.м., відстань між сусідніми нуклеотидами – 0,34 нм).

### **Розв'язання:**

- 1) Визначаємо кількість амінокислот, що входить до складу молекули поліпептида:  $N(\text{АК}) = 28\ 000 \text{ а.о.м.} : 100 \text{ а.о.м.} = 280$
- 2) Ця молекула поліпептида кодується одним з ланцюгів фрагмента ДНК (тобто гена), який служить транскрипційною матрицею. Визначаємо, скільки нуклеотидів містить цей фрагмент, при цьому враховуємо, що одну амінокислоту кодує один триплет (три нуклеотида). Отже, кількість нуклеотидів, що кодує цей поліпептид, складає:  $N(\text{нукл.}) = 280 \times 3 = 840$ .
- 3) Ген – дволанцюговий фрагмент ДНК. Визначаємо молекулярну масу гена, що кодує цей поліпептидний ланцюг:  $M_r(\text{гена}) = 345 \text{ а.о.м.} \times 840 \times 2 = 579\ 600 \text{ а.о.м.}$
- 4) Довжина гена завжди дорівнює довжині одного з ланцюгів фрагмента ДНК. Визначаємо довжину гена:  $L(\text{гена}) = 0,34 \text{ нм} \times (840 - 1) = 285,26 \text{ нм}$
- 5) Порівнюємо масу гена і масу поліпептиду:  $M_r(\text{гена}) : M_r(\text{поліпептиду}) = 579\ 600 \text{ а.о.м.} : 28\ 000 \text{ а.о.м.} = 20,7$  (разів). Отже, ген у 20,7 разів важчий за білок, який він кодує.

**Відповідь:** молекулярна маса гена становить 579 600 а.о.м.; його довжина – 285,26 нм; ген у 20,7 разів важчий за поліпептид, який він кодує.

### **Задачі для самостійного розв'язання**

1. Фрагмент ланцюгу ДНК має склад: ГГЦ-АТА-АЦГ-ААГ. Визначте: а) довжину гена; б) відсотковий вміст нуклеотидів у цьому ланцюзі.
2. У молекулі ДНК одного виду тварин тимін складає 18 % від загальної кількості нуклеотидів. Відносна молекулярна маса цієї молекули 600000. Відносна молекулярна маса одного нуклеотида  $\approx 300$ . Визначте кількість усіх нуклеотидів молекули ДНК.
3. Один з ланцюгів молекули ДНК має таку послідовність нуклеотидів: АГА-ЦЦА-ГАТ-АЦТ. Визначте: а) довжину даної молекули; б) склад іншого ланцюга ДНК.
4. Визначте тривалість елонгації ланцюгу і-РНК, транскрипційною матрицею якого є ділянка ланцюга ДНК, який містить 9000 нуклеотидів.
5. Фермент РНК-полімераза каталізує синтез і-РНК на ДНК-матриці. Визначте послідовність азотистих основ у синтезованій молекулі і-РНК, виходячи з такої послідовності пуринів і піримідинів у ланцюзі ДНК: АТГ-ТТГ-ААА-ТГЦ-АТЦ-. Яка послідовність амінокислот буде у синтезованому внаслідок трансляції поліпептидному ланцюзі?
6. Довжина ланцюгу і-РНК 3,4 нм. Визначте відносну молекулярну масу молекули і-РНК. Відносна молекулярна маса одного нуклеотида  $\approx 300$ .

7. Кількість нуклеотидів у молекулі і-РНК: У=300, А=170, Г=250, Ц=150. Визначте довжину ланцюгу ДНК, який кодує цю і-РНК.

8. У молекулі ДНК аденілових нуклеотидів налічується 23% від загальної їх кількості. Загальна довжина молекул ДНК в людській клітині становить близько 1м. Кожний нуклеотид має довжину  $3,4^{-4}$  мкм (0,34 нм).. Визначте кількість тимідилових і цитидилових нуклеотидів. Визначте загальну кількість залишків фосфорної кислоти, азотистих основ, дезоксирибози в молекулах ДНК однієї клітини.

9. Маса макромолекули ДНК до редуплікації становила 10 мг, обидва її ланцюги містили мічені атоми фосфору. Визначте, яку масу буде мати продукт реплікації і в яких ланцюгах дочірних молекул ДНК не будуть міститися мічені атоми фосфору.

10. Визначте молекулярну масу та довжину гена, який складається з 510 нуклеотидів.

11. У молекулі ДНК, що складається з 372 нуклеотидів, міститься 86 нуклеотидів з аденіном. Скільки тимідилових, гуанілових, цитидилових азотистих основ міститься в цій ДНК?

12. Фермент рибонуклеаза складається з 124 амінокислотних залишків. Скільки нуклеотидів у молекулі ДНК кодує цей білок? Скільки часу триватиме трансляція поліпептиду?

13. Середня молекулярна маса одного нуклеотиду дорівнює 300. Чому дорівнює молекулярна маса кодуючої частини і-РНК, що містить інформацію про білкову молекулу, яка складається із 150 амінокислот?

14. У молекулі ДНК міститься 24 000 нуклеотидів, з яких 8 000 припадає на тимін. Визначити, скільки цитозину міститься в цій молекулі.

15. Молекула ДНК складається з 1500 нуклеотидів. Співвідношення А + Т:Г + Ц становить 2: 3. Скільки аденілових та гуанілових нуклеотидів у цій молекулі?

16. Яку кількість нуклеотидів містить кодуюча частина гена прокаріотичного організму, яка містить інформацію про білкову молекулу, що складається з 45 амінокислотних залишків? Яка молекулярна маса цієї молекули?

17. У молекулі ДНК кількість гуанілових нуклеотидів становить 880 (або 22%). Знайти кількість решти нуклеотидів у складі цієї молекули.

18. Скільки нуклеотидів необхідно для кодування поліпептидного ланцюга з молекулярною масою 23 100 ? (Молекулярна маса однієї амінокислоти – 110).

19. У молекулі ДНК міститься 35 000 нуклеотидів. Співвідношення Ц + Г : А + Т = 2: 3 . Якою буде кількість нуклеотидів з цитозином у цій молекулі?

20. Молекулярна маса кодуючої частини і-РНК становить 360 000, молекулярна маса одного нуклеотида – 300. Скільки амінокислот входить до складу білкової молекули, закодованої в і-РНК?

- 21.** Відносна молекулярна маса одного нуклеотида - 300. Чому дорівнює молекулярна маса білкової молекули, синтезованої на матриці і-РНК, кодуєча частина якої має молекулярну масу 90 000 ?
- 22.** Скільки нуклеотидів та скільки триплетів кодують фермент рибонуклеазу, що складається з 124 амінокислот? Скільки молекул води утворюється під час синтеза цього фермента?
- 23.** У молекулі ДНК міститься 12 000 дезоксирибоз, 2 000 аденілових нуклеотидів. Визначити, скільки водневих зв'язків, залишків фосфорної кислоти, цитозину міститься в цій молекулі?
- 24.** Кількість водневих зв'язків між нуклеотидами А і Т дорівнює 18 000. Ця кількість у три рази більша за кількість водневих зв'язків між нуклеотидами Г і Ц. Скільки нуклеотидів входить до складу ділянки ланцюга ДНК?
- 25.** Ділянка лівого ланцюга ДНК: ЦЦТ ТГТ ГАТ ЦАТ ЦАА. Яка первинна структура білка, що синтезується за генетичною інформацією, закодованою у правому ланцюзі ДНК? Як зміниться структура білка, що синтезується, якщо у лівому ланцюзі ДНК відбудеться делеція (випадіння) 8-го нуклеотиду? До яких біологічних наслідків це може призвести ? Чи успадковуватиметься нова послідовність нуклеотидів у складі ДНК?
- 26.** У віруса тютюнової мозаїки (ВТМ) носієм спадкової інформації є одноланцюгова молекула РНК, що виконує функцію ДНК і складається з 6 500 нуклеотидів. Одна білкова молекула ВТМ складається з 158 амінокислот. Визначити: а) довжину гена, що кодує структуру цієї білкової молекули; б) що має більшу масу (і в скільки разів) – молекула білка ВТМ чи відповідний ген? (середня молекулярна маса нуклеотида становить 345, амінокислоти – 100); в) скільки видів білка (якщо кожний з них складається з 200 мономерів) закодовано в РНК ВТМ; г) який білок – рослини тютюна чи вірусний – синтезується на рибосомі тютюна, зараженого РНК віруса?
- 27.** У молекулі ДНК одного виду тварин тимін становить 18% від загальної кількості нуклеотидів. Враховуючи комплементарність поєднання азотистих основ у молекулі ДНК, визначте їх вміст (у %).
- 28.** Первинна структура більшості білків еукаріотів починається з метіоніну, який пізніше, як правило, відокремлюється. 1) Як називається кодон, що стоїть на початку структурного гена і кодує метіонін? 2) Яка послідовність азотистих основ у ньому? 3) Укажіть напрямок транскрипції і трансляції цих триплетів. 4) Визначити нуклеотидний склад антикодону Met т-РНК.
- 29.** Фрагмент молекули адренкортикотропного гормону передньої частки гіпофіза має будову: сер – тир – сер – мет. Визначити черговість антикодонів т-РНК, що беруть участь у біосинтезі цього фрагмента.

**30.** Молекулярна маса одного з ланцюгів ДНК – 119 025 а.о.м. Визначити кількість мономерів білка, закодованого в ланцюзі ДНК. Скільки часу потрібно для трансляції?

**31.** Відносна молекулярна маса білка – 100 000, молекулярна маса однієї амінокислоти (АК) – 100. Визначити довжину відповідного гена, що кодує поліпептидний ланцюг (відстань між двома нуклеотидами - 0,34 нм).

**32.** Молекула білка має 280 амінокислотних залишків. Визначити довжину і масу гена, що кодує білкову молекулу. Скільки часу триватиме біосинтез цієї білкової молекули?

**33.** Скільки амінокислотних залишків (у середньому) містить білкова молекула, якщо у фрагменті ДНК розміром 10 200 нм закодовано 20 білкових молекул?

**36.** Скільки амінокислотних залишків (у середньому) містить 4 білкових молекули, якщо фрагмент ДНК, що їх кодує, має молекулярну масу  $4 \times 10^6$  а.о.м.?

**34.** Скільки нуклеотидів містить ген, в якому закодовано первинну структуру білка, що складається з 145 амінокислотних залишків? Яка молекулярна маса і довжина цього гена? Скільки кодонів матиме і-РНК? Скільки часу необхідно для синтезу цього поліпептиду?

**35.** Бактерія *E. coli* містить одну молекулу ДНК з молекулярною масою  $2 \times 10^9$ , а бактеріофаг, що паразитує у кишковій паличці, містить також одну молекулу ДНК з масою  $3 \times 10^7$ .

а) скільки видів білкових молекул може бути закодовано в ДНК бактерії, якщо припустити, що типова білкова молекула складається з 200 мономерів? Скільки видів білкових молекул закодовано в ДНК фага?

б) що має більшу масу і в скільки разів – одна молекула білка (складається з 200 мономерів) бактерії чи ген, що її кодує?

в) чому ДНК бактерії довше за ДНК фага? У скільки разів?

г) порівняти довжину молекули ДНК бактерії з довжиною всієї бактеріальної клітини (1 мкм). У скільки разів ДНК довше за саму клітину? Як така ДНК може вміститися у клітині?

**36.** Визначити співвідношення (А+Т/Г+Ц), довжину і масу фрагмента молекули ДНК, який кодує поліпептид лей – іле – мет – ала – сер – три – гіс – глі – тир. Скільки часу триватиме синтез поліпептиду на рибосомі?

**37.** Збудник СНІДу – ВІЛ – ретровірус, спадкова інформація якого міститься в РНК, яка складається з 9 213 нуклеотидів. Ця РНК містить 7 генів: 3 структурних і 4 – регуляторних. 1) Перелічити основні етапи реалізації спадкової інформації, закодованої в РНК ВІЛ. 2) Укажіть основні ферменти, які каталізують ці етапи. 3) Визначте молекулярну масу регуляторних генів, якщо на структурні гени ВІЛ припадає 4 000 нуклеотидів. 4) Визначте сумарну молекулярну масу білкових молекул, закодованих у геномі вірусу.



**38.** Дана ділянка ланцюгу ДНК: АЦА-ААА-АТА. Визначте: а) первинну структуру білка, що кодується цим геном; б) триплети (антикодони) т-РНК, які беруть участь у синтезі цього білка; в) загальну кількість т-РНК, що приймають участь у цьому процесі.

**39.** Початкова ділянка ланцюгу  $\beta$ -інсуліна складена наступними 10-ма амінокислотами: фенілаланін – валін – аспарагінова кислота – глутамін – гістидін – лейцин – цистеїн – гліцин – серін – гістидін. Визначте кількісне співвідношення аденін + тимін і гуанін + цитозин в ланцюгу ДНК, який кодує цю ділянку інсуліна.

**40.** У людини, хворої на цистинурію (вміст в сечі більшої за норму кількості амінокислот) з сечею виділяються амінокислоти, яким відповідають такі триплети і-РНК: Ц-У-У, Г-У-У, Ц-У-Г, Г-У-Г, У-Ц-Г, Г-У-Ц, А-У-А. У здорової людини в сечі знайдено: аланін, серін, глутамінова кислота, гліцин. Визначте: а) виділення яких амінокислот з сечею характерно для хворих цистинурією? б) які триплети і-РНК відповідають амінокислотам, що знаходяться в сечі здорової людини.

**41.** Одна макромолекула білка-гемоглобіна, що складається з 574 амінокислот, синтезується в рибосомі протягом 90 секунд. Визначте: а) час однієї операції трансляції, б) масу цього білка.

**42.** Скільки нуклеотидів містить ген (один ланцюг ДНК), в якому записана інформація про білок, що складається з 500 амінокислот? Яка його довжина?

**43.** Визначте антикодони т-РНК, які приймають участь в синтезі білка складу : асп – ала – глі – ліз – ала.

**44.** Білок містить 400 амінокислот. Яку довжину має ген, під контролем якого білок синтезується, якщо відстань між двома нуклеотидами в молекулі ДНК складає 0,34 нм?

**45.** Визначте первинну структуру і молекулярну масу білка, якщо кодуєчий його ген має склад:  $\underbrace{T-T-T}_{\text{1}}-\underbrace{T-A-C}_{\text{2}}-\underbrace{A-C-A}_{\text{3}}-\underbrace{T-G-T}_{\text{4}}-\underbrace{C-A-G}_{\text{5}}$

## 1.2. Екзонно-інтронна організація геному еукаріотів

### Приклади розв'язання задач

#### Задача 1.

Ген курячого овальбуміну містить 7 екзонних ділянок, приблизна довжина яких за різними даними складає 185-189, 45-53, 129-134, 116-119, 140-144, 152-158, 1030-1034 нуклеотидних пар. Скільки амінокислот входить до складу курячого овальбуміну?

**Дано:**

Білок-курячий  
овальбумін;  
 $n$  (екзонів) = 7

$L$  (екзонів):

1) 185-189

2) 45-53

3) 129-134

4) 116-119

5) 140-144

6) 152-158

7) 1030-1034

нуклеотидних пар

$n$  (АК)-?

**Розв'язання**

1) Генетичний код триплетний. Виходячи з цього, визначимо загальну кількість амінокислот у білковій молекулі за формулою:

$$n(\text{АК}) = \frac{n(\text{нукл.})}{3}$$

2) Загальна кількість нуклеотидів в одному ланцюгу ДНК дорівнює кількості нуклеотидних пар у двох його ланцюгах:

$$n^{\text{заг.}}(\text{нукл.}) = \underbrace{185-189}_{5+}; \underbrace{45-53}_{9+}; \underbrace{129-137}_{6+}; \underbrace{116-119}_{4+}; \underbrace{140-144}_{5+};$$

$$\underbrace{152-158}_{7+}; \underbrace{1030-1034}_{5+} = 41$$

Звідси  $n(\text{АК}) = \frac{41}{3} \approx 13$ .

**Відповідь:** у курячому овальбуміні кількість амінокислот 13.

#### Задача 2.

Структурний ген містить 384 цитидилових нуклеотиди, що становить 20% їхньої загальної кількості. В екзонних ділянках цього гена закодовано білок, який складається з 120 амінокислотних залишків. 1) Визначте нуклеотидний склад гена. 2) Яка молекулярна маса інтронних ділянок гена? 3) Наскільки зріла і-РНК коротша за про-і-РНК?

**Дано:**

$n$  (Ц) = 384

= 20 %

$n$  (АК) = 120

**Розв'язання:** 1) Визначаємо загальну кількість нуклеотидів у складі фрагменту ДНК (гена):

$$384 - 20 \%$$

$$X - 100 \%$$

n (Г) - ?	X = 38400 : 20 = 1 920 (нуклеотидів).
n (А) - ?	2) Визначаємо нуклеотидний склад гена.
n (Т) - ?	За принципом комплементарності, кіль-
Mr(інтронів)- ?	кість гуанілових нуклеотидів дорівнює
<u>L (про-і- РНК) - ?</u>	кількості цитидилових; їх сума стано-
L (і-РНК)-?	вить: 384 + 384 = 768. Тоді кількість
Δ l (нукл.) = 0,34 нм	аденілових нуклеотидів дорівнюватиме
Mr (нукл.) = 345	кількості тимідилових і складатиме: n (А) = n (Т) = 1920 – 768 = 1152 : 2 = 576 (нукл.)
	3) Знаходимо кількість нуклеотидів у ек-
	зонних ділянках гена:
	N (екзонів) = n (АК) x 3 (нукл.) x 2 (ла-
	нцюги) =
	120 x 3 x 2 = 720 (нуклеотидів)
	4) Знаходимо кількість нуклеотидів в ін-
	тронних ділянках гена:
	N (інтронів) = 1 920 – 720 = 1200 (нукле-
	отидів)
	5) Визначаємо молекулярну масу ін-
	тронних ділянок: Mr (інтронів) = 345 x
	1200 = 414 000 (а.о.м.)
	6) Визначаємо довжину про- і-РНК. Во-
	на дорівнює довжині структурного гена.
	Загальна кількість нуклеотидів у складі
	структурного гена в обох ланцюгах ДНК
	складає 1 920. Тоді в одному ланцюзі –
	1920 : 2 = 960 (нукл.)
	L (про-і-РНК) = 0,34 x 960 = 326,4 (нм)
	7) Визначаємо довжину зрілої і-РНК.
	Остання складається лише з екзонів, от-
	же, в одному ланцюзі міститься 720 : 2 =
	360 нуклеотидів.
	L (і-РНК) = 0,34 нм x 360 = 122,4 нм
	8) Визначаємо різницю в довжині про-і-
	РНК та і-РНК: 326,4 – 122,4 = 204 (нм)

**Відповідь:** а) n (Г) = n (Ц) = 384; n (А) = n (Т) = 576; Mr (інтронів) = 414 000 (а.о.м.); зріла і-РНК коротша за про-і-РНК на 204 нм.

### Задачі для самостійного розв'язання

**46.** Оперон ( сукупність структурних генів і гена-оператора) містить 10 800 нуклеотидів. У ньому закодовано три поліпептидних ланцюги, кожен з яких складається з 560 амінокислотних залишків. Визначте молекулярну масу і довжину гена-оператора.

- 47.** Як відомо, IX фактор зсідання крові – антигемофільний білок, що складається з 415 амінокислотних залишків. Локус гена, який кодує цей білок, міститься в одній з аутосом. Скільки нуклеотидів міститься в інтронах цього гена, якщо маса гена дорівнює 1 431 750 а.о.м.? Як називається хвороба, спричинена мутацією даного гена?
- 48.** Молекула про-і-РНК складається з 900 нуклеотидів, причому на інтронні ділянки припадає 300 нуклеотидів. Яку кількість амінокислотних залишків містить поліпептид, закодований відповідною і-РНК? Визначте довжину і масу молекули і-РНК, яка братиме участь у трансляції.
- 49.** У молекулі про-і-РНК на інтронні ділянки припадає 800 нуклеотидів. Визначити молекулярну масу і довжину структурного гена, якщо в ньому закодовано поліпептид, маса якого становить 20 000 а.о.м.
- 50.** Оперон містить 10 800 нуклеотидів. У ньому закодовано три поліпептидні ланцюги, кожен з яких складається з 360 амінокислотних залишків. На інтронні ділянки структурних генів припадає 3 600 нуклеотидів. Визначити лінійні розміри та молекулярну масу гена-оператора.
- 51.** Оперон містить 9300 нуклеотидів. У ньому закодовано три поліпептидні ланцюги, кожен з яких складається з 250 амінокислотних залишків. Молекулярна маса інтронних фрагментів така ж сама, як і екзонних. Визначити лінійні розміри гена-оператора.
- 52.** In vitro вдається синтезувати білок, використовуючи для цього готові, вилучені з клітин організмів компоненти (і-РНК, рибосоми, амінокислоти, АТФ, ферменти). Який – овечий чи кролячий – білок буде синтезуватися, якщо для штучного синтезу взяті рибосоми кроля, а і-РНК – з клітин вівці? Чому?
- 53.** Бактерія кишкова паличка містить всього одну молекулу ДНК з молекулярною масою  $2 \cdot 10^9$ . Скільки видів білків може бути закодовано в ДНК бактерії, якщо прийняти, що типовий білок складається з 200 мономерів?
- 54.** Структурний ген фермента РНК-полімерази містить 9 450 пар нуклеотидів. Відомо, що РНК-полімераза складається з 329 амінокислотних залишків. Скільки кодуючих і некодуючих нуклеотидних пар міститься в гені РНК-полімерази? Яка молекулярна маса зрілої і-РНК?
- 55.** Відомо, що  $\beta$ -глобінний ланцюг гемоглобіну людини складається з 146 амінокислотних залишків. Скільки нуклеотидів містять екзони гена даного поліпептиду?
- 56.** Молекула про-і-РНК складається з 1 800 нуклеотидів, причому на інтронні ділянки припадає 600 нуклеотидів. Яка кількість амінокислотних залишків містить поліпептид?

**57.** Гемоглобін дорослої людини є білком-тетрамером, який складається з двох  $\alpha$ - та двох  $\beta$ - поліпептидних ланцюгів.  $\alpha$ - ланцюг містить 141 амінокислотний залишок,  $\beta$ - ланцюг – 146. Скільки пар нуклеотидів міститься у складі екзонів генів  $\alpha$ - та  $\beta$ - ланцюгів гемоглобіну?

**58.** У білка-димера кожен з  $\alpha$ - та  $\beta$ -ланцюгів складається з 250 амінокислотних залишків. Ген  $\alpha$ - ланцюга містить 2 інтрони, ген  $\beta$ -ланцюга – 3 інтрони. Кожен з інтронів складається з 3 000 пар нуклеотидів. Ген  $\alpha$ - ланцюга містить 3 екзони, ген  $\beta$ -ланцюга – 2 екзони. 1) Скільки пар нуклеотидів міститься у складі гена  $\alpha$ - ланцюга та гена  $\beta$ -ланцюга білка? 2) Скільки нуклеотидів міститься в про-і-РНК кожного поліпептидного ланцюга? 3) Скільки всього нуклеотидів міститься в зрілих і-РНК білка-димера?

**59.** Ген, який кодує білок-мономер, містить 5 інтронів по 10 000 пар нуклеотидів та 4 екзони, кожен з яких складається з 270 пар нуклеотидів. 1) Скільки всього пар нуклеотидів (екзонів та інтронів) міститься у складі цього гена? 2) Скільки нуклеотидів міститься у складі кодуючої частини і-РНК цього білка? 3) Скільки амінокислотних залишків має даний білок?

**60.** Молекула поліпептиду складається з 150 амінокислотних залишків. Чому дорівнює приблизна молекулярна маса зрілої і-РНК, якщо середня молекулярна маса нуклеотиду – 300 а.о.м.?

**61.** Ген бактерії кодує білкову молекулу, яка складається з 45 амінокислотних залишків. Яку кількість нуклеотидів містить цей ген? Яка молекулярна маса синтезованого білка?

**62.** Відносна молекулярна маса одного нуклеотиду складає 300 а.о.м. Чому дорівнює молекулярна маса білка, синтезованого на матриці і-РНК з молекулярною масою 90 000?

**63.** Яка максимальна кількість різновидів амінокислотних залишків може прийняти участь у побудові білкової молекули, якщо б їхній генетичний код був представлений лише одним нуклеотидом?

**64.** Скільки амінокислотних залишків входить до складу поліпептидного ланцюга з молекулярною масою 500 000, який синтезується за 25 секунд?

**65.** Якою є максимальна довжина молекули поліпептиду з молекулярною масою 5 500? 2) Скільки нуклеотидів кодує цей ланцюг? 3) За який час поліпептидний ланцюг синтезується? (Відстань між двома амінокислотами – 0,35 нм; молекулярна маса однієї амінокислоти -110).

## Розділ 2. Цитологічні основи спадковості

### 2.1. Цитологічні основи нестатевого розмноження. Мітоз

#### Задачі для самостійного розв'язання

1. Під час аномального мітозу в культурі тканини людини в клітині з 46 хромосомами дочірні хромосоми однієї з коротких хромосом (21-ої) не розійшлися в дочірні ядра, а потрапили в одне ядро. Це явище називається нерозходженням хромосом. Скільки хромосом стало в ядрах після такого поділу?
2. Під час мітозу в культурі тканини людини відбулося елімінація однієї хромосоми. Скільки хромосом буде в двох клітинах, які утворилися?
3. Якщо на клітину, яка має 14 хромосом, подіяти колхіцином (речовиною, яка заважає розходженню хромосом до полюсів, але не впливає на реплікацію хромосом), скільки хромосом буде мати клітина?
4. Загальна маса всіх молекул ДНК в 46 хромосомах однієї соматичної клітини людини складає близько  $6 \cdot 10^{-9}$  мг. Пояснити, чому дорівнюватиме маса всіх хромосом в одній вихідній та в двох дочірніх клітинах, які утворюються шляхом мітозу.
5. Перед мітозом кількість хромосом у клітині дорівнює  $x$ , кількість хроматид –  $m$ , кількість ДНК –  $d$ . Якими будуть ці параметри в одній утвореній поділом клітині?
6. Каріотип дрозофіли складається з 4 пар гомологічних хромосом. Скільки хромосом налічуватиметься на стадії анафази мітозу у ядрі соматичної клітини?
7. Скільки хромосом буде у ядрі соматичної клітини дрозофіли на стадії завершення телофази мітозу? Чи зміниться маса ДНК та обсяг генетичної інформації в ній?
8. У бугая в ядрі соматичної клітини на стадії профазі мітозу міститься  $13,68 \times 10^{-9}$  мг ДНК. Яка кількість ДНК буде в ядрі соматичної клітини одразу після завершення мітозу?
9. У ядрі соматичної клітини однодольної рослини лілії міститься  $232 \times 10^{-9}$  мг ДНК, а в ядрі соматичної клітини прісноводної риби коропа кількість ДНК становить  $6,56 \times 10^{-9}$  мг. У якого з організмів більше генетичної інформації? У кого вона різноманітніша? Які додаткові дослідження слід провести для підтвердження вашої гіпотези?
10. Ядро соматичної клітини людини містить 46 хромосом. Скільки хромосом містить первинна статеві клітина в зоні розмноження статевої залози під час анафази?

## 2.2. Цитологічні основи статевого розмноження. Мейоз. Гаметогенез

При розв'язанні задач з даної теми необхідно пам'ятати, що:

1) У більшості рослин і тварин у мейозі перший поділ (I) є **редукційним** (у результаті з однієї диплоїдної клітини ( $2n$ ) утворюються дві клітини з гаплоїдним набором хромосом – ( $n$ )), а другий поділ (II) – **екваційним**, який проходить за типом мітозу (в анафазі до полюсів клітини розходяться не хромосоми, а хроматиди, які виконують роль самостійних хромосом; у результаті кількість хромосом в клітинах, що утворилися, залишається гаплоїдною ( $n$ )). Таким чином, продуктом мейозу завжди є чотири статевих клітини (гамети) з гаплоїдним набором хромосом ( $n$ ).

2) У диплотені профазі редукційного поділу мейозу може відбуватися **кросинговер** – явище, в результаті якого після кон'югації несестринські хроматиди гомологічних хромосом обмінюються гомологічними (подібними) ділянками. Зовнішнім проявом кросинговеру є **хіазми** – фігури перехрещених хромосом, які нагадують грецьку літеру  $\chi$  ( $xi$ ). Отже, після мейозу в гаметах містяться не лише ідентичні батьківським хромосоми, які не обмінялися ділянками, але й хромосоми з новою комбінацією генетичного матеріалу. Це явище разом із випадковим розподіленням материнських і батьківських хромосом в анафазі I мейозу по гаметах та їх випадковим сполученням у зиготі обумовлює комбінаційну спадкову різноманітність генотипів.

### Задачі для самостійного розв'язання

11. У ядрі одного бластомера корови є 30 пар двохроматидних хромосом ( $2n$ , 4 с), що містять  $13,68 \times 10^{-9}$  мг ДНК. Яка кількість ДНК міститиметься в одній хромосомі ядра яйцеклітини корови за умови однакових лінійних розмірів хромосом?

12. На початку профазі мітозу в ядрі соматичної клітини лілії міститься  $232 \times 10^{-9}$  мг ДНК. Який вміст ДНК у зрілому пилковому зерні цієї рослини?

13. Під час аномального мейозу у вихідній клітині людини з 46 хромосомами одна пара гомологічних хромосом не розійшлася (нерозходження) до різних полюсів. Скільки хромосом буде в кожній клітині, що утворилася в результаті мейозу?

14. Якщо вихідна клітина має 14 хромосом, то скільки хромосом йде до кожного полюсу в анафазі редукційного поділу? Скільки хроматид йде до кожного полюсу?

15. Якщо клітина має 28 хромосом, то скільки хроматид йде до кожного полюсу в анафазі екваційного (другого мейотичного) поділу?

16. Скільки бівалентів утворюються в клітині, якщо  $2n = 14$ ; 28?

17. У результаті елімінації однієї хромосоми в мейоз вступає клітина типу  $XO$ , де  $O$  означає відсутність хромосоми. Які клітини утворюватимуться в результаті мейозу?
18. У профазі мітозу в ядрі макроспори лілії міститься  $116 \times 10^{-9}$  мг ДНК. Який вміст ДНК в яйцеклітині цієї рослини? Чи зміниться кількість генетичної інформації в яйцеклітині порівняно з макроспорою?
19. У коропа в ядрі первинного ооцита кількість ДНК становить  $6,56 \times 10^{-9}$  мг. Яка кількість ДНК буде в зиготі відразу ж після запліднення?
20. Якщо диплоїдна клітина містить 8 хромосом, а в процесі мейозу між гомологічними хромосомами однієї пари відбудеться обмін ділянками, то скільки типів клітин (за якістю хромосом, які в них містяться) утвориться в результаті мейозу?
21. У зоні росту сім'яника міститься 10 000 сперматоцитів I порядку. Скільки з них утвориться сперматозоїдів?
22. Скільки сперматозоїдів і з якою кількістю хромосом утвориться з одного сперматогонію, який має 46 хромосом?
23. Скільки типів сперми з різними комбінаціями отцовських і материнських хромосом утвориться з одного дозріваючого сперматогонію, який має 2, 4, 46 хромосом?
24. Якщо загальна кількість сперматозоїдів, що утворюється твариною, дорівнює 1000, а кількість хромосом в диплоїдних клітинах дорівнює 2, то скільки типів сперматозоїдів і в якій кількості буде в цій 1000?
25. У ядрі материнської клітини спорангія дводомної рослини моху міститься 16 хромосом. Яка мінімальна кількість спор має утворитися у спорангії, щоб були наявні всі можливі генетично різні типи спор?
26. Якщо самка, що має одну пару хромосом, продукує 100 яйцеклітин, то скільки типів їх буде? По скільки яйцеклітин кожного типу?
27. Скільки типів яйцеклітин утвориться, якщо організм має 2, 4, 46 хромосом?
28. Скільки типів пилку утвориться, якщо вихідна клітина мала одну пару хромосом? Чотири пари хромосом?
29. Скільки типів яйцеклітин утвориться в пиляку, якщо вихідна клітина має одну пару хромосом? Дванадцять пар хромосом?
30. У дрозофіли в диплоїдному наборі соматичних клітин 8 хромосом. Плодючість самки в середньому складає 320 яєць. Скільки типів яйцеклітин та скільки



яець кожного типу утворюватиметься у дрозофіли без врахування кросинговеру?

**31.** Скільки типів мікроспор утвориться з однієї материнської клітини, яка має 4 хромосоми?

**32.** Скільки типів ядер може бути в типовому восьмиядерному зародковому мішку, якщо вихідна клітина мала одну пару хромосом? Чотири пари хромосом?

**33.** В ядрі клітини моху печіночника (домінуюче покоління) міститься 8 хромосом. Скільки генетично різних типів гамет продукуватиме одна рослина моху?

**34.** Скільки яйцеклітин можуть дати 6000 ооцитів першого порядку в оогенезі?

**35.** У рослини в процесі мікроспорогенеза утворилося 100 пилкових зерен. Скільки материнських клітин пилку брало участь в їх утворенні?

**36.** В клітинах корніця рису (*Oryza sativa*) міститься 24 хромосоми. Скільки хромосом містить: а) материнська клітина пилку б) мікроспора, в) зародок, г) яйцеклітина, д) полярне ядро, є) мегаспора, ж) ядро пилкової трубки, з) ендосперм, і) генеративне ядро, ї) материнська клітина мегаспори?

**37.** У даної рослини утворилося 40 насінин. Скільки материнських клітин мегаспор приймало участь в їх утворенні?

**38.** Археспоріальна клітина мегаспор покритонасінної дводомної рослини містить 8 хромосом. Яка теоретично можлива кількість спадково різних типів ядер може бути в одному восьмиядерному зародковому мішку?

**39.** Ядра клітин ендосперму квіткової рослини містять 54 хромосоми. Скільки типів яйцеклітин за комбінацією батьківських і материнських хромосом утворюватиме ця рослина?

**40.** Соматичні клітини бджоли медоносною містять 32 хромосоми. Скільки різних генотипів трутнів можуть з'явитися у бджолиній сім'ї? Скільки сперматозоїдів утворюватимуться з одного сперматогонію у трутнів під час мейозу?

## РОЗДІЛ 3. МОНОГЕННЕ УСПАДКУВАННЯ ОЗНАК

### 3.1. Взаємодія алельних генів при моногібридному схрещуванні

Моногібридне схрещування – це схрещування особин, що розрізняються за однією парою альтернативних (контрастних) ознак. Два гени, локалізовані в ідентичних ділянках (локусах) гомологічних хромосом, які визначають альтернативні ознаки, називаються **алельними**. Наприклад, мухи однієї лінії дрозофіли (*Drosophila melanogaster*) мають сіре забарвлення тіла, іншої – чорне. Схрещування чорнотілої гомозиготної самки із сіротілим самцем із іншої лінії є моногібридним. У першому поколінні від цього схрещування з'являються звичайно гібридні мухи із сірим забарвленням тіла. Отже, ця ознака є домінантною.

Алельні гени взаємодіють за принципом домінування. Гомозиготні домінантні ( $AA$ ) або рецесивні ( $aa$ ) батьківські форми в процесі мейозу утворюють гамети лише одного типу ( $A$  та  $a$  відповідно). Сполучення цих гамет при моногібридному схрещуванні дає зиготу  $F_1$  з генотипом  $Aa$ . Домінантні алелі проявляють свою дію як в гомозиготному ( $AA$ ), так і в гетерозиготному ( $Aa$ ) станах. Рецесивні алелі проявляються фенотипово лише в гомозиготному стані ( $aa$ ).

У процесі мейозу гібриди першого покоління ( $Aa$ ) формують яйцеклітини та спермії двох типів –  $A$  та  $a$ , тобто вони несуть по одному алелю з кожної алельної пари (правило чистоти гамет). Сполучення чоловічих і жіночих гамет при самозапиленні або схрещуванні між собою особин  $F_1$  дає три типи зигот  $F_2$  ( $AA$ ,  $Aa$ ,  $aa$ ):

	♂	A	a
♀	A	AA	Aa
	a	Aa	aa

Отже, співвідношення генотипів зигот  $F_2$  (або розщеплення за генотипом в  $F_2$ ) при моногібридному схрещуванні відповідатиме формулі  $1:2:1$  –  $\frac{1}{4}$  частина домінантних гомозигот ( $AA$ ),  $\frac{1}{4}$  частина рецесивних гомозигот ( $aa$ ) та  $\frac{1}{2}$  частина гетерозигот ( $Aa$ ). Таким чином, у випадку повного домінування зиготи  $AA$  та  $Aa$  фенотипово не розрізняються, отже розщеплення за фенотипом відбуватиметься у співвідношенні  $3:1$  ( $3A-:1aa$ ).

Закони Менделя – встановлені Г. Менделем (1865) основні генетичні закономірності успадкування ознак, які проявляються при схрещуваннях.

#### 1. Закон одноманітності гібридів $F_1$ :

При схрещуванні двох гомозиготних батьківських форм, які розрізняються парою альтернативних ознак, гібриди  $F_1$  є повністю генотипово і фенотипово одноманітними, причому ця одноманітність не залежить від напрямку схрещування (при аутосомному ядерному успадкуванні):

$$P: \quad \text{♀ } AA \times \text{♂ } aa$$
$$F_1: \quad Aa$$

$$P: \quad \text{♀ } aa \times \text{♂ } AA$$
$$F_1: \quad Aa$$

## 2. Закон розщеплення:

У другому поколінні ( $F_2$ ), яке походить від самоzapліднення рослин  $F_1$  або від схрещування  $F_1$  сестринських особин, відбувається розщеплення на гомозиготні та гетерозиготні особини.

У залежності від кількості генів, за якими розрізнялися вихідні батьки, та від відношень домінантності-рецесивності алелів, існують різні кількісні співвідношення розщеплення за генотипом і фенотипом. Наприклад, 3:1 – розщеплення за фенотипом при моногібридному схрещуванні і повному домінуванні; 1:2:1 – розщеплення за фенотипом при моногібридному схрещуванні і неповному домінуванні, а також розщеплення за генотипом:

$$F_1: \text{♀ } Aa \times \text{♂ } Aa$$

$$F_2: 1AA : 2Aa : 1aa$$

За дигібридного схрещування розщеплення в  $F_2$  за фенотипом 9:3:3:1 і т.д.

## 3. Закон незалежного комбінування генів:

У нащадків від схрещування батьківських форм, що розрізняються двома або більшою кількістю пар ознак, кожна пара ознак підкоряється закону розщеплення незалежно від інших пар. У результаті в  $F_2$  виникають нові комбінації ознак, які не зустрічалися у батьків.

Наприклад,

$$P: AABB \times aabb$$

$$F_1: AaBb \times AaBb$$

$$F_2: 9A-B- : 3A-bb : 3aaB- : 1aabb$$

$\underbrace{\hspace{10em}}$   
нові комбінації генів і ознак

Цей закон справедливий для генів, які знаходяться у різних групах зчеплення.

З наведених законів успадкування, встановлених Г. Менделем, походять основні **принципи спадковості**:

1. дискретної (генної) спадкової детермінації ознак. Цей закон лежить в основі теорії гена.
2. відносної стабільності спадкової одиниці (гена).
3. алельного стану гена (домінантність і рецесивність).

**Правило чистоти гамет** встановлене Г. Менделем експериментальним шляхом: у гібридних організмів ( $Aa$ ) кожна гамета може нести тільки один з двох алелів гена ( $A$  або  $a$ ). Отже, гамета не може бути гібридною: алельні гени надходять в різні гамети під час їх утворення.

Матеріальною основою забезпечення алельного стану гамет у диплоїдних організмів є процес мейозу.

При розв'язанні генетичних задач необхідно користуватися загальновизнаною символікою для позначення алелів та генотипів, чоловічих (♂) та жіночих (♀) особин, батьківських форм ( $P$  – від лат. “parentale” – батьки), гібридного покоління  $F$  (лат. – “filii” – діти). Цифра у літери  $F$  позначає порядковий номер покоління особин, одержаних від схрещування двох батьківських форм :  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_3$  і т.д. Якщо генотип особин певного фенотипу є невідомим (наприклад  $AA$  чи  $Aa$ ), останній позначають, користуючись **фенотиповим радикалом**: ( $A -$ ). Для визначення генотипу гібридної особини її схрещують з рецесивною батьківською формою: 1)  $AA \times aa \rightarrow Aa$  (зворотнє схрещування); 2)  $Aa \times aa \rightarrow 1Aa :$

*Iaa* (аналізуюче схрещування). Отже, якщо у всіх особин наступного покоління проявляється лише домінантна ознака, то генотип особини, що аналізується, є гомозиготним *AA* (схрещування 1). Якщо ж половина потомства має фенотип рецесивної батьківської форми, а половина материнської, то генотип вихідної особини буде гетерозиготним *Aa* (схрещування 2).

Частка гомозиготних особин за парою алелів у потомстві від самозапилення або самоzapліднення з кожним поколінням збільшується (табл.1).

**Таблиця 1.- Частка гомозигот і гетерозигот за двома алелями гена при самозапиленні або самоzapлідненні вихідної гетерозиготи**

Покоління	Співвідношення генотипів			Процент	
	<i>AA</i>	<i>Aa</i>	<i>aa</i>	гетерозигот	гомозигот
<i>F</i> <sub>1</sub>	-	1	-	100	0
<i>F</i> <sub>2</sub>	1	2	1	50	50
<i>F</i> <sub>3</sub>	6	4	6	25	75
<i>F</i> <sub>4</sub>	28	8	28	12,5	87,5

У загальному вигляді, частка гомозигот в *n*-ному гібридному поколінні (*F*<sub>*n*</sub>) визначається за формулою:  $F_n = 1 - (1/2)^{n-1}$ , де  $(1/2)^{n-1}$  – частка гетерозигот в *n*-ному гібридному поколінні.

Однією з важливих моногенно детермінованих ознак людини, яка враховується у медичній практиці, є успадкування резус-фактора крові. На поверхні еритроцитів може бути присутній антиген, який називається **резус-фактором** (уперше виявлений у макаки-резуса) Кров осіб, в яких еритроцити містять резус-фактор, позначають **Rh<sup>+</sup>**, якщо ж цей антиген відсутній - **rh-**. Дитина від шлюбу резус-позитивного чоловіка і резус-негативної жінки може бути резус-позитивною. У цьому випадку під час пологів, коли кров матері і дитини змішується, В-лімфоцити матері почнуть виробляти антитіла на резус-фактор дитини. У разі другої вагітності, якщо плід знову буде резус-позитивним, антитіла до резус-фактору проникатимуть крізь плаценту і викликать аглютинацію (склеювання) еритроцитів плода. Унаслідок цього у дитини виникає дефіцит кисню і розвиток гемолітичної жовтяниці, яка звичайно спричинює порушення внутрішньоробного розвитку або смерть плода. Знання особливостей успадкування цієї моногенної ознаки дає можливість передбачити негативні наслідки резус-конфлікту.

При розв'язанні задач з даної теми найчастіше зустрічаються наступні їх типи:

1. Визначення генотипу або фенотипу потомства за відомим генотипом або фенотипом батьків.
2. Визначення результатів проведення аналізуючого схрещування.
3. Визначення генотипів батьків за розщепленням у потомстві.
4. Визначення генотипу вихідної рослини за результатами розщеплення за фенотипом при самозапиленні.
5. Визначення типу успадкування ознаки.
6. Визначення кількості або ймовірності появи особин певного генотипу в гібридному потомстві.
7. Визначення генотипів батьків за відомим фенотипом потомства.

## Приклади розв'язання задач

### 1. Визначення кількості або ймовірності появи особин певного генотипу в гібридному потомстві

**Задача 1.** У пацюків відома красива мутація сріблястої шерсті. За схрещування з нормальними самцями особини із сріблястою шерстю завжди народжують нормальних нащадків, У зворотньому схрещуванні нормального самця  $F_1$  із сріблястою самицею одержали 38 сріблястих та 40 нормальних нащадків. Далі вирішили перевірити, яким буде розщеплення в  $F_2$  від схрещування потомства  $F_1$ . У результаті одержали 128 пацюків. Скільки з них матиме сріблясту шерсть?

#### Дано:

A – ген сірого забарвлення шерсті

a – ген сріблястої шерсті

P: ♀aa x ♂A-

$F_1$  100% A-

P<sub>1</sub>: ♀aa x ♂A-

F<sub>зв</sub>: 38aa : 40A-

$F_1$ : ♀A-x ♂A-

n( $F_2$ ) = 128

n  $F_2$  (aa) - ?

#### Розв'язання:

1) Оскільки в  $F_1$  спостерігалася одноманітність за забарвленням шерсті, батьківські форми були гомозиготними.

Отже,

P: ♀aa x ♂AA

Тоді  $F_1$ : Aa (100%)-сіре забарв.

2) Оскільки в  $F_{зв}$  - розщеплення на два фенотипових класи у рівному співвідношенні, припускаємо моногенне успадкування ознаки. Визначаємо генотипи батьків при аналізуючому схрещуванні:

P<sub>1</sub>: ♀aa x ♂Aa

F<sub>зв</sub>:  $\frac{1}{2}$  Aa :  $\frac{1}{2}$  aa (40 Aa : 38 aa)

3) При моногенному успадкуванні ознаки та при повному домінуванні

$F_1$ : ♀Aa x ♂Aa

	♂	A	a
♀	A	AA	Aa
	a	Aa	aa

$F_2$ : 1AA : 2Aa : 1aa (розщеплення за генотипом).

Розщеплення за фенотипом  $F_2$ :  $\frac{3}{4}$ A-(нормальні) :  $\frac{1}{4}$ aa (сріблясті).

n  $F_2$  (aa) = 128 ·  $\frac{1}{4}$  = 32 пацюка.

**Відповідь:** 32 пацюка потомства  $F_2$  буде мати сріблясту шерсть.

### 2. Визначення типу успадкування ознаки

**Задача 2.** У коней є спадкова хвороба гортані. Коли кінь біжить, він видає характерний хрип. Від хворих батьків часто народжується здорове потомство. Визначити, домінантна чи рецесивна хвороба.

**Розв'язання.**

1) Якщо прийняти припущення, що хвороба рецесивна, то у хворих батьків ніколи не з'явиться здорове потомство:

$P: ♀aa \times ♂aa$

$F_1: aa$

За фенотипом – 100% хворі особини. Таким чином, це припущення відкидається. Тоді визначаємо, що хвороба гортані у коней є домінантною ознакою і батьківські особини гетерозиготні. Тоді при схрещуванні двох хворих коней з ймовірністю  $\frac{1}{4}$  або 25% може народитися здорове лоша:

Складаємо схему схрещування:

$P: ♀Aa \times ♂Aa$

$F_1:$

♀ \ ♂	A	a
A	AA	Aa
a	Aa	Aa

Розщеплення за генотипом  $F_1: \frac{1}{4} AA : \frac{2}{4} Aa : \frac{1}{4} aa$

За фенотипом:  $\frac{3}{4}$  хворі :  $\frac{1}{4}$  здорові.

**Відповідь:** хвороба гортані у коней є домінантною.

### **3. Визначення генотипу або фенотипу потомства за відомим генотипом або фенотипом батьків**

**Задача 3.** Від схрещування курей з розоподібним та простим гребнями одержали 117 курчат з розоподібним гребнем; а від схрещування гібридів  $F_1$  між собою - 146 з розоподібним та 58 з простим. Від схрещування гібридів  $F_1$  з курками з простим гребнем одержано 790 з розоподібним и 798 з простим. Як успадковується ознака? Визначити генотипи вихідних батьківських форм і гібридів  $F_1$ .

**Розв'язання :** 1). Оскільки в  $F_1$  спостерігається одноманітність за домінантною ознакою ( розоподібний гребінь), то вихідні батьки були гомозиготними.

2) Оскільки в  $F_2$  спостерігається розщеплення на два класи з переважанням розоподібної форми гребеня над простим, припускаємо моногенне успадкування і присутність чотирьох можливих генотипів в  $F_2$  . Визначаємо величину одного можливого сполучення гамет:  $204 (146 + 58) : 4 = 51$ . Знаходимо розщеплення в досліді :  $146 : 51 = 2,9$  та  $58 : 51 = 1,1$ , тобто приблизно 3:1. Перевірка нульової гіпотези про моногібридне розщеплення у співвідношенні 3 : 1 за методом  $\chi^2$  (див. розділ 3) не заперечує це припущення ( $\chi^2 = 1,28$ ;  $p > 0,20$ ).

3) Наводимо позначення алелів : А – ген розоподібного гребеня ; а – ген простого гребеня. Генотипи вихідних особин: АА и аа, гібридів F<sub>1</sub> - Аа. Схрещування гібридів F<sub>1</sub> з птахами, що мають простий гребінь - аналізуюче схрещування – дає розщеплення на два рівні фенотипові і генотипові класи:

F<sub>1</sub>: Аа х аа; F<sub>a</sub>: ½ Аа : ½ аа . У досліді розщеплення в F<sub>a</sub> : 790 А-: 798 аа добре відповідає розщепленню 1 : 1 ( $\chi^2 = 0,065$ ; p > 0,70).

**Відповідь:** форма гребеня успадковується моногенно з повним домінуванням розоподібного гребеня над простим.

#### 4. Визначення кількості або ймовірності появи особин певного генотипу в гібридному потомстві

**Задача 4.** Чорна кішка з білими плямами на шиї і на череві (S) схрещується з подібним за фенотипом котом такого ж генотипу. Визначити ймовірність народження у цієї пари чорного акошеня без плям на тілі.

**Дано:**

S – ген плямистого забарвлення

s – ген суцільного забарвлення

P: ♀S- х ♂S-

% F<sub>2</sub> (ss) - ?

**Розв'язання:**

1) Чорна кішка з білими плямами може мати два варіанти генотипа – SS або Ss. Якщо вона буде гомозиготною за геном S (генотип SS), ймовірність появи у неї чорного кошеня

без плям при схрещуванні з котом подібного генотипа дорівнює нулю, тому що батьки будуть продукувати тільки гамети, що несуть домінуючий алель:

P: ♀SS х ♂SS

F<sub>1</sub>: SS; за фенотипом всі з плямами.

2) В іншому випадку гетерозиготна кішка буде давати два типи гамет в рівному співвідношенні: ті, що несуть алель S, і ті, що несуть алель s, оскільки при мейозі гомологічні хромосоми надходять в різні гамети. Кіт має однаковий з кішкою генотип і теж утворює два типи гамет – S і s. У такої пари гетерозиготних особин можливе народження кошеня без білих плям на тілі.

Складаємо схему схрещування. P(F<sub>1</sub>): ♀Ss х ♂Ss

F<sub>2</sub>:

	♂	S	s
♀		SS	Ss
		Ss	ss

Розщеплення за генотипом: ¼ SS : 2/4 Ss : ¼ ss.

Розщеплення за фенотипом: ¾ плямистих : ¼ без плям

3) % F<sub>2</sub> (плямисте забарвлення) = ¾ x 100% = 75%

% F<sub>2</sub> (суцільне забарвлення) ¼ x 100% = 25%

**Відповідь:** імовірність народження у цієї пари чорного акошеня без плям на тілі складає 25% ( або  $\frac{1}{4}$  всього потомства).

### Задачі для самостійного розв'язання

- 1 У вівса імунність до іржі домінує над ураженістю цією хворобою. Якими мають бути гібриди  $F_1$  від схрещування ураженого іржею вівса з гомозиготним імунним? Яким буде друге покоління? Які форми можуть виникати при схрещуванні гібридів  $F_1$  з вихідними батьківськими рослинами?
2. У томатів нормальний зріст рослини домінує над карликовим. Якими за зростом будуть рослини  $F_1$  від схрещування гомозиготних високих рослин з карликовими? Що одержимо від схрещування гібридів  $F_1$  між собою?
- 3\*. У курей породи віадонт за стандарт прийнятий трояндоподібний гребінь. Всі птахи з листкоподібними гребнями вибраковуюються, але іноді у деяких курей він з'являється. Чому? Як найбільш ефективно позбавитися від небажаного листкоподібного гребня? Аргументувати відповідь.
- 4\*. У великої рогатої худоби вирізка вуха визначається домінантним геном  $N$ , а аномалія вимені – рецесивним геном  $a$ . В стаді у деяких корів є вирізка на вусі, у деяких – аномалія вимені. Як найшвидше очистити стадо від цих спадкових дефектів?
5. У собак жорстка шерсть домінантна, м'яка – рецесивна. Два жорсткошерстих батька мають жорсткошерстого цуценя. Як перевірити, чи має він в генотипі алель м'якошерстності?
6. Дрозофіла дикої раси має добре розвинені крила, у особин з рецесивною мутацією *Vestigial* крила нерозвинені. 1) Гетерозиготна муха з нормальними крилами схрещена з мухою *Vestigial*. Яке потомство очікується в першому поколінні? 2) Дві гетерозиготних особини з нормальними крилами схрещені між собою. Яке кількісне співвідношення особин з нормальними та нерозвиненими крилами очікується в потомстві?
- 7\*. Стійкі до дії ДДТ самці тарганів схрещувались із самками, чутливими до даного інсектицида. В  $F_1$  всі особини опинилися стійкими до ДДТ, а в  $F_2$  відбулося розщеплення 5768 стійких і 1919 чутливих до ДДТ. При схрещуванні самок, чутливих до ДДТ, з гібридними самцями, вивелося 3583 стійких і 3615 чутливих тарганів. Яка з ознак домінує? Яка частина стійких особин з  $F_2$  при схрещуванні між собою буде завжди вищепляти чутливих нащадків? Як вивести тарганів?
8. При схрещуванні двох сортів томатів з жовтими та червоними плодами гібриди  $F_1$  мали червоні плоди, а в другому поколінні -58 червоних та 14 жовтих плодів. Як успадковується забарвлення плодів? Визначити генотипи вихідних сортів і гібридів  $F_1$ . Яке схрещування можна поставити для перевірки вашої гіпотези і який результат ви очікуєте одержати при цьому для 125 рослин?



9. У курей нормальне оперіння домінує над шовковистим. Від двох нормальних за фенотипом гетерозигот отримано 98 курчат. Скільки серед них буде нормальних, а скільки шовковистих?
10. У великої рогатої худоби комолість домінує над рогатістю. Комолий бугай схрещений з двома коровами. Від схрещування з рогатою короною одержано комолого теля і від схрещення з комолою короною одержано рогате теля. Визначити ймовірні генотипи всіх батьків. Яке потомство слід очікувати далі від кожного з цих схрещувань?
11. За схрещування білих мишей із сірими в першому поколінні усі мишата опинилися сірими, а в другому – 129 сірих та 34 білих. Як успадковується ознака? Визначити генотипи батьків. Що одержимо, якщо гібридних мишей з  $F_1$  зворотньо схрестити з вихідними батьками? Яка частина сірих мишей з  $F_2$  є гомозиготною?
12. Є півень з нормальним оперінням невідомого походження. Як легше всього визначити його генотип?
13. Ірландські сеттери бувають сліпими в результаті дії рецесивного гена *bl*. Нормальний алель цього гена можна позначити знаком +. Пара тварин з нормальним фенотипом мала потомство з 5 цуценят. Два з них були сліпими. Встановити генотипи батьків і генотипи цуценят. Одне нормальне цуценя з цього помету має бути проданим для подальшого розмноження. Яка ймовірність того, що воно є гетерозиготним за геном сліпоты?
14. Від схрещування рослин ротиків з червоними та білими квітками одержані гібриди з червоними квітками, а в  $F_2$  відбулося розщеплення – 119 рослин мали червоні і 41 – білі квіткі. Як успадковується забарвлення квіток у ротиків? Визначити генотипи вихідних форм. Що одержимо в результаті аналізуючого схрещування і яку форму ви будете використовувати в якості аналізатора?
- 15\*. Якщо дві сестри іоднойцеві близнюки, вийдуть заміж за двох братів – ідентичних близнюків і у них будуть діти, чи будуть ці діти схожі один на одного, як ідентичні близнюки? Аргументувати відповідь.
16. Як легше всього перевірити, чи є півень з домінантним горохоподібним гребінцем гомо- або гетерозиготним (рецесивна ознака – листкоподібний гребінь)?
17. Чоловік із полідактилією (шестипалість) жениться на нормальній п'ятипалій жінці. Вони мають п'ятеро дітей, і всі з полідактилією. Один з них жениться на нормальній жінці і вони мають вісім дітей. Скільки їхніх дітей будуть з полідактилією?
18. При схрещуванні коричневої норки з сірою – потомство коричневе. Одержано 47 коричневих та 15 сірих. Яка ознака домінує? Скільки буде гомозигот серед 47 коричневих та 15 сірих? Як це визначити?

**19.** У людини доміантний ген детермінує ахондроплазію - карликовість за рахунок різкого вкорочення скелету кінцівок. Його рецесивний алель зумовлює нормальну будову скелета. Жінка, яка має нормальну будову скелета, вийшла заміж за чоловіка, гетерозиготного за ахондроплазією. Яка ймовірність того, що їх дитина буде страждати ахондроплазією?

**20\***. Від чого легше позбавитись в стаді курей: від рецесивної ознаки листкоподібного гребеня, або від доміантної – оперених ніг? Відповідь аргументувати.

**21.** У вівса рання стиглість домінує над пізностиглістю. На дослідній ділянці від схрещування пізностиглого вівса з гетерозиготним ранньостиглим одержано 69134 рослини раннього дозрівання. Визначте кількість пізностиглих рослин.

**22.** У Норвегії відомий випадок, коли матір дитини, яка страждає брахідактилією (короткопалість) пред'явила позов до суду чоловіку, який заперечував своє батьківство. Суд попросив чоловіка показати руки і опинилося, що в нього брахідактилія. Суд визнав його батьком дитини. На основі чого суд зміг зробити подібний висновок? Доміантна чи рецесивна брахідактилія? Відповідь аргументувати.

**23\***. У сім'ї народилося двоє безчерепних дітей, які померли відразу ж після народження, і одна нормальна дитина. У подальшому у неї народилася безчерепна дитина. Дати генетичне пояснення цьому явищу.

**24.** Велетенський зріст рослин вівса – рецесивна ознака. Що можна сказати про генотипи батьківської пари, якщо половина потомства має нормальний, а половина – велетенський зріст? А якщо тільки чверть потомства відрізняється гігантизмом? Які форми вівса треба схрестити, щоб потомство було однорідним за доміантною ознакою?

**25.** Сірий колір тіла дрозофіли домінує над чорним. У серії дослідів при схрещуванні сірої мухи з чорною одержано 117 сірих особин та 120 чорних. 1) Визначити генотипи батьківських форм. 2) При схрещуванні сірих мух у потомстві опинилися 1392 особини сірого кольору та 467 особин чорного кольору. Якими були генотипи батьківських форм?

**26.** Анірідія (відсутність райдужної оболонки ока, яка звичайно супроводжується помутнінням рогівки й кришталика і зниженням гостроти зору), успадковується як аутосомна доміантна ознака. Яка ймовірність народження здорових дітей в сім'ї, де один з батьків страждає анірідією, а інший нормальний, якщо відомо, що у хворого батька цю аномалію мав лише його батько?

**27.** У курей розоподібний гребінь визначається геном  $R$ , листкоподібний –  $r$ . Півень з розоподібним гребнем схрещений з двома курками теж з розоподібним гребнем. Перша дала 14 курчат, всі з розоподібним гребнем; друга – 9 курчат, з них 7 з розоподібним і 2 з листкоподібним гребінцем. Визначити генотипи всіх трьох батьків.

**28.** Кров більшості людей містить білок - антиген *Rh*, який успадковується як домінантна ознака (резус-позитивні люди). Які групи крові можуть з'явитися у дітей, що народилися від шлюбу двох резус-негативних батьків? У випадку, якщо один з батьків резус-негативний, а інший – резус-позитивний? Від шлюбу двох резус-позитивних батьків?

**29.** Резус-фактор – це особливий білок, який міститься в крові. Якщо він є, таких осіб називають резус-позитивними, якщо нема – резус-негативними. У випадку, коли плід резус-позитивний, а мати резус-негативна, виникає резус-конфлікт, який здебільшого не проявляється за першої вагітності, а тільки за наступних. Резус-негативна жінка виходить заміж за гетерозиготного резус-позитивного чоловіка. Визначити ймовірність резус-конфлікту між організмами матері та плоду при другій вагітності.

**30\*.** Рослина-самозапилювач гетерозиготна (генотип *Cc*) і має забарвлені квітки (ген *C* домінує над геном *c*). Яке співвідношення генотипів і співвідношення нащадків із забарвленими і білими квітками буде в  $F_5$ ? в  $n$ -ному поколінні?

### 3.2. Аналіз родоводів

Основним методом вивчення характеру успадкування ознак є гібридологічний аналіз. Але в антропогенетиці його не можна використовувати, оскільки проведення спланованого парування осіб для вивчення успадкування ознаки для людини є неприйнятним. Тому застосовують специфічний метод-аналіз родоводів, або генеалогічний метод. Для складання родоводу використовуються спеціальні символи, запропоновані К.Юостом у 1931 році (рис.1):

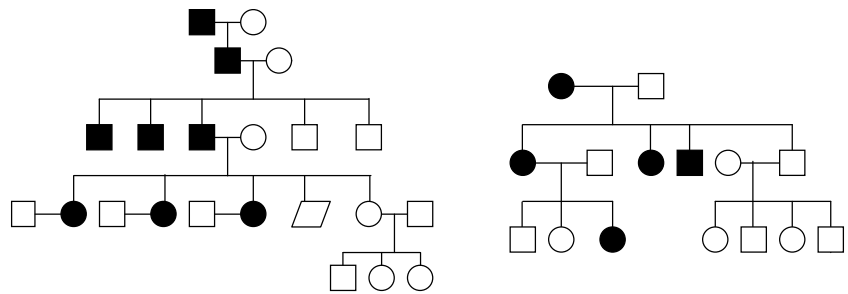
	Чоловік
	Жінка
	стать не в'ясна
	Власник ознаки, що вивчається
	дизиготні (різноїцеві) близнюки
	монозиготні (однойцеві) близнюки
	шлюб чоловіка з двома жінками
	гетерозиготний носій рецесивного гена
	Шлюб
	родинний шлюб
	батьки,
	діти і порядок їх народження

◊	Інтерсекс
■	Дитина з вадами розвитку.

*Рис. 3.- Символи, які найчастіше використовуються при складанні родоводів людини*

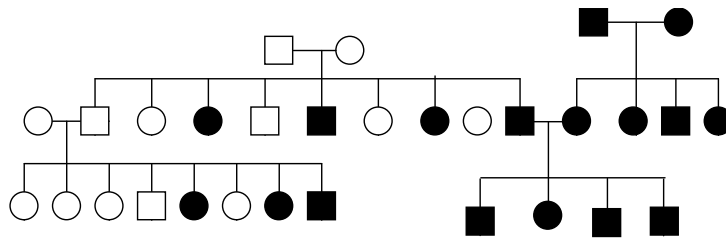
Особу, з якої починають складання родоводів, називають **пробандом**. Якщо ж родовід складається таким чином, що від пробанда спускаються до потомства, то його називають **генеалогічним древом** (генеалогією). Якщо ж від пробанда простежують успадкування до батьків та інших більш віддалених предків, такий родовід називається **таблицею предків**. Генеалогії більш зручні для генетичного аналізу, тому що в цьому випадку все потомство походить від однієї подружньої пари. При аналізі родоводів можна визначити, чи успадковується певна ознака, і, якщо успадковується, то як – за домінантним чи рецесивним типом. Для визначення кількісних співвідношень розщеплення та розрахунку генетичного ризику появи патологічної генної ознаки в потомстві аналізують декілька подібних за даною ознакою родоводів.

Дуже часто в якості ознаки, що вивчається, у людини фігурує те чи інше захворювання. На рис. 2 зображені родоводи, в кожній з яких пробанд – носій певної аномалії, спричиненої генною мутацією. В усіх випадках захворювання спостерігається в кожному поколінні; кожний хворий має хоча б одного родича з тією ж самою ознакою. Це характерні риси **успадкування домінантних ознак**.



*Рис. 4. – Приклади родоводів з домінантною ознакою*

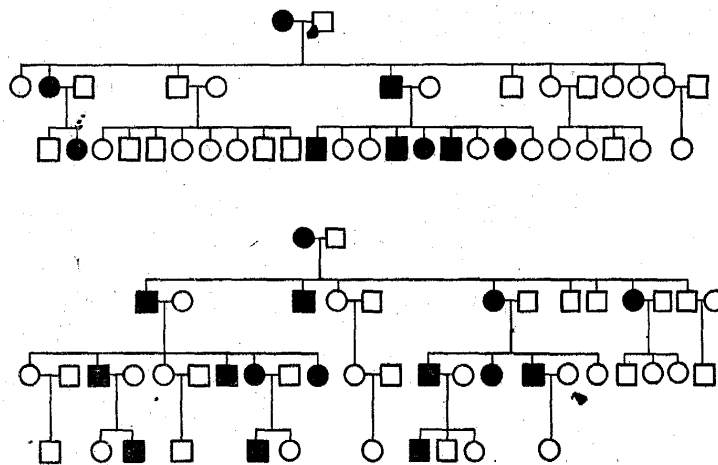
На рис. 3 зображені родоводи, для яких характерний інший тип успадкування. Ознаки, які аналізуються, в деяких поколіннях не зустрічаються, хоча у попередніх вони мали місце. Відбувається немов би “перестрибування” ознаки через покоління. Діти, які мають ознаку, що аналізується, можуть з’явитися у батьків, які такої ознаки не мали. Це характерні риси **успадкування рецесивних ознак**.



**Рис. 5. – Приклади родоводів з рецесивною ознакою**

Поява однієї або двох здорових дітей в сім'ї ще не виключає можливості появи хворої, якщо батьки є гетерозиготними. Це змушує одночасно аналізувати декілька родоводів з тією ж самою ознакою.

Складання й аналіз родоводів використовують у практиці медико-генетичних консультацій (МГК) для складання генетичних прогнозів та розрахунку ризику появи хворої дитини у родині пробанда. Для визначення генотипів батьків за кількісними співвідношеннями розщеплення у потомстві та розрахунку генетичного ризику появи хворої дитини у родині звичайно об'єднують декілька генеалогій. На відміну від рослин і тварин, походження яких відомо, для людини труднощі складаються у доказі генотипової однорідності батьків – родоначальників генеалогій. Наприклад, на рис. 6 зображені 2 генеалогії:



**Рис. 6. - Родоводи людини, на яких можна провести статистичний аналіз успадкування ознаки**

При вивченні їх помітно, що в потомстві хворих батьків майже завжди з'являються хворі діти, причому у кожного хворого хоча б один з батьків обов'язково є хворим. Отже, хвороба, що аналізується, успадковується як домінантна ознака. Для визначення генотипу батьків при складанні генетичного прогнозу необхідно знайти сумарну кількість нащадків у шлюбах хворого та здорового батьків. У представлених генеалогіях таких шлюбів 11. Але у двох родоначальних шлюбах невідомо, чи були батьки засновників родоводів хворими або здоровими, тому для вирівнювання матеріалу їх із генетичного аналізу виключають.

У дев'яти шлюбах, де точно відомо, що хворий батько походить від шлюбу хворої та здорової людини (тобто є гетерозиготним), налічується 16 хворих та 16 здорових дітей (співвідношення 1 : 1)(рис. 6). Тому генотипи батьків були Аа х аа, ризик появи у потомстві хворої дитини (А-) складає 50%.

Аналіз успадкування рецесивних ознак більш складний, оскільки можливе “перестрибування” ознаки через покоління, тобто складається враження раптової її появи у родоводі. Зручні для цієї мети генеалогії з родинними шлюбами. Ймовірність того, що родичі мають в гетерозиготному стані однакові гени, є значно більшою, ніж у неродичів. Отже, ймовірність появи рецесивних гомозигот у родинних шлюбах також збільшується.

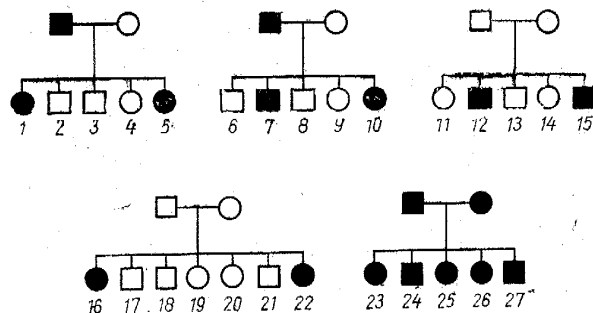
Таким чином, за родоводами встановлюють: 1) тип успадкування ознак людини, що контролюються моногенно; 2) генотипи членів родини; 3) ймовірність народження нащадка з певною ознакою.

При аналізі родоводів слід враховувати, що:

1. успадкування домінантної ознаки простежується у кожному поколінні;
2. дитина з рецесивною ознакою може народитися в родині, де батьки цієї ознаки не мали;
3. ознаки, що контролюються генами аутосом, зустрічаються з однаковою імовірністю в осіб незалежно від статі;
4. ознаки, що контролюються генами статевих хромосом, спостерігаються у осіб тільки однієї статі;
5. гени, зчеплені з Х-хромосою, матір передає і дочкам, і синам, а батько – лише дочкам;
6. успадкування цитоплазматичних генів відбувається лише від материнського організму.

### Приклади розв'язання задач

**Задача 1.** У наступних сімейних родоводах людини (рис.7) наведено успадкування ознаки здатність визначати смак фенілтіосечовини (ФТС). Цю ознаку легко визначити у кожної людини: одні скажуть, що ФТС гірка, інші – без смаку. Визначити, як успадковується ця ознака за кожним окремим родоводом, а потім перевірити за всіма п'ятьма родоводами. Після цього вказати генотипи всіх персон.



**Рис. 7. - Родоводи людини за ознакою здатність визначити смак фенілтіосечовини (до задач 1-3)**

**Розв'язання:**

Аналізуючи родоводи, розмірковуємо таким чином. Ознака, яка досліджується, не може бути домінантною, тому що вона з'являється у дітей батьків, які цю ознаку не мали (родоводи 3 і 4). Ознака не зчеплена із статтю, оскільки вона спостерігається в осіб обох статей. Отже, ген, що контролює здатність розрізняти смак фенілтіосечовини, є рецесивним аутосомним.

Тепер аналізуємо кількісні закономірності розщеплення в потомстві за подібними родоводами. Спочатку знаходимо сумарну кількість нащадків з ознакою та без неї у перших двох родоводах, де один з батьків розрізняє смак ФТС, а інший – ні. Внаслідок нечисельності цих родин можна говорити лише про приблизне співвідношення розщеплення за цією ознакою, яке дорівнює 6 : 4 або  $\approx 1 : 1$ .

**Відповідь:** генотипи осіб в двох перших родоводах, де один з батьків є власником досліджуваної ознаки, є:  $P: aa \times Aa$ . У двох наступних родоводах батьки не розрізняли смак ФТС, а в їх потомстві з'явилися діти з альтернативною ознакою. Кількість нащадків, які не розрізняли смак ФТС, дорівнює 8, а осіб, які цей смак розрізняли – 4, що приблизно дорівнюватиме співвідношенню 3:1. Таким чином, батьки були гетерозиготними за цією ознакою  $Aa \times Aa$ . В останньому родоводі і батьки, і діти розрізняли смак ФТС, тобто вони були рецесивними гомозиготними за цією ознакою:  $aa \times aa$ .

**Задача 2.** Якщо жінка № 9 вийде заміж за чоловіка № 18, то які діти у них будуть? (див. задачу 1 та рис. 7).

**Розв'язання:**

Жінка не відчуватиме смак ФТС і є гетерозиготною за даною ознакою ( $Aa$ ). Чоловік може бути гомо- і гетерозиготним за цією ознакою ( $AA$  або  $Aa$ ). При шлюбі цих людей у випадку гомозиготності чоловіка всі діти не будуть відчувати смак ФТС:  $Aa \times AA$ ;  $F_1: Aa \times AA$ . У випадку гетерозиготності чоловіка  $\frac{3}{4}$  потомства цієї подружньої пари не будуть відчувати смак ФТС, а  $\frac{1}{4}$  - буде.

**Відповідь:**  $P(F_1): Aa \times Aa$ ;  $F_2: 1AA : 2Aa : 1aa$ ;  $F_2(A-): 3:1$ .

**Задача 3.** Якщо чоловік № 12 жениться на жінці № 25, які у них можуть бути діти? (див. задачу №1 та рис.7).

**Розв'язання:**

Оскільки здатність визначити смак ФТС – аутосомна рецесивна ознака, то в шлюбі цих людей всі діти також будуть мати цю ознаку.

**Відповідь:**  $P: aa \times aa$ ;  $F_1: aa$ .

**Задача 4.** На рис.8 представлений родовід однієї родини. Чорний колір символів означає володіння певною ознакою, яка зустрічається досить рідко. Відомо також, що всі особи, з якими вступили у шлюб представники цієї сім'ї (за виключенням їх засновників), походили з родин, де ця ознака ніколи не виявлялася. Аналізуючи родовід, визначте характер успадкування цієї ознаки (домінантний, рецесивний, зчеплений або незчеплений із статтю і т.д.). Вказати генотипи всіх осіб, помічених номерами (якщо для цього не вистачить даних, назвіть можливі генотипи і висловіть міркування щодо їх порівняльної ймовірності).

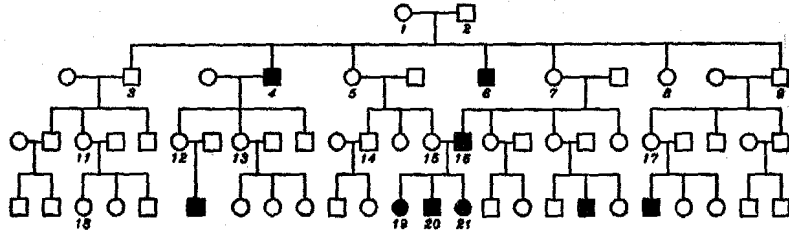


Рис 8.- Родовід людини, з ознакою, що рідко зустрічається

**Розв'язання:**

Ця ознака не може бути домінантною, інакше вона не з'являлася б у дітей, коли її не було б у батьків. На зчеплення цієї ознаки із статтю вказують наступні факти:

- 1) Вона виявляється переважно в чоловіків (виключення складають лише жінки 19 та 21, про яких мова йтиме нижче);
- 2) Вона передається тільки через жінок (від будь-якого нащадка з цією ознакою завжди є прямий шлях через жінок до предка з цією ж ознакою або до вихідної пари).

Припускаємо, що ознака успадковується зчеплено зі статтю, причому засновниця сім'ї 1 – гетерозиготний носій відповідного гена. Таке припущення підтверджується тим, що близькородинний шлюб між двоюрідними сібсами (сестрою та братом) 15 та 16 призвів до народження дівчинок 19 і 21 з данною ознакою (очевидно, їхня матір 15 була гетерозиготним носієм). Після таких суджень легко можна визначити генотипи вказаних осіб:

$$P : X^A X^a \times X^A Y; \text{ №3} - X^A Y; \text{ № 4,6} - X^a Y; \text{ №5} - X^A X^a .$$

**Відповідь:** ознака, що аналізується, успадковується за зчепленим із статтю рецесивним типом; генотипи осіб:  $P : X^A X^a \times X^A Y; \text{ №3} - X^A Y; \text{ № 4,6} - X^a Y; \text{ №5} - X^A X^a$ .

**Задача 5.** У сім'ї (рис. 9) ознака руде волосся успадковується як рецесивна. Яке буде потомство, якщо наступні кузени одружаться: 1 x 5; 2 x 8; 6 x 9; 3 x 11; 1 x 12?

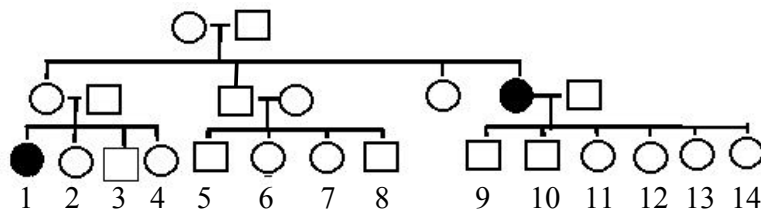


Рис. 9.- Родовід сім'ї з урахуванням ознаки руде забарвлення волосся

**Розв'язання:**

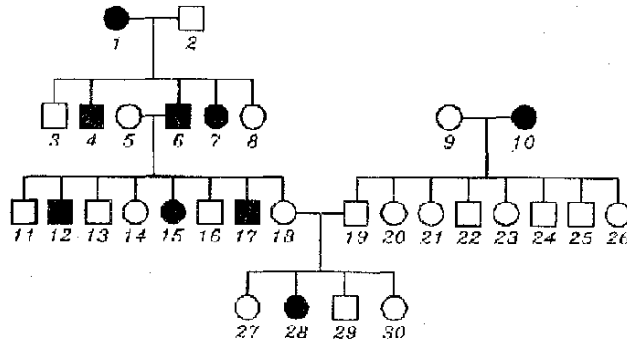
- 1)  $P : aa \times AA \rightarrow F_1 : Aa$  – всі з темним волоссям;
- 2)  $P : Aa \times AA \rightarrow F_1 : Aa : AA$  – всі з темним волоссям;
- 3)  $P : AA \times Aa \rightarrow F_1 : AA : Aa$  – всі з темним волоссям;



4)  $P : Aa \times Aa \rightarrow F_1 : 1AA : 2Aa : 1aa - \frac{3}{4}$  з темним,  $\frac{1}{4}$  потомство з рудим волоссям;

5)  $P : aa \times Aa \rightarrow F_1 : 1Aa : 1aa - \frac{1}{2}$  осіб з темним,  $\frac{1}{2}$  - з рудим волоссям.

**Задача 6.** Розглянути родовід (рис. 10) однієї родини, в якій наведено успадкування ліворукості: темні кружальця і квадрати – жінки і чоловіки з цією ознакою, світлі символізують відсутність цієї ознаки. Визначити, домінуючий чи рецесивний тип успадкування ознаки; генотипи осіб.



**Рис.10.- Родовід людини з успадкуванням ліворукості**

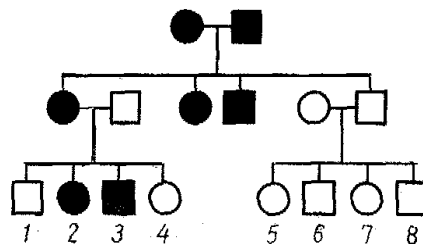
**Розв’язання:**

Рецесивність ліворукості помітна на основі того, що від шлюбу осіб (18 і 19) народилася дитина з цією ознакою. Відсутність ліворукості в численному потомстві від шлюбу правші 9 та лівші 10 свідчить про гомозиготність правші (інакше було б розщеплення за цією ознакою). У потомстві лівші 1 і правші 2 налічується приблизно рівна кількість право- та ліворуких, отже, правша-батько є гетерозиготним. Теж саме можна сказати і про правшу 6.

**Відповідь:** генотипи членів родини: 1, 4, 6, 7, 10, 12, 15, 17, 28 (всі лівші) –  $aa$ , 9 (правша) –  $AA$ , всі інші – гетерозиготні ( $Aa$ ), за виключенням, можливо, одного або кількох праворуких від шлюбу 18 x 19, які можуть мати генотип  $AA$  або  $Aa$ . Для уточнення цих генотипів (27,28,29,30) треба знати генотипи їхніх нащадків у наступному поколінні.

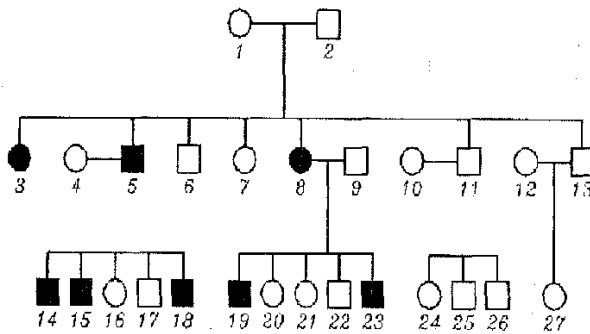
**Задачі для самостійного розв’язання**

**31.** У наступному сімейному родоводі (рис. 11) трапляється сива прядка волосся, яка успадковується за домінуючим типом. Визначте, які нащадки будуть від шлюбу кузенів: 1 x 5, 2 x 6, 3 x 7.



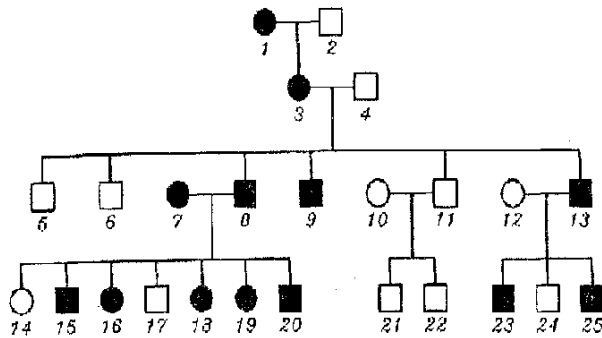
**Рис. 11. - Родовід сім’ї з урахуванням ознаки сива прядка волосся (до задачі 31)**

32. У родоводі на рис.12 власників деякої ознаки символізують темні кружальця і квадрати у жінок та чоловіків. Визначити, домінантний чи рецесивний тип успадкування цієї ознаки. Що можна сказати про генотипи окремих представників даної родини?



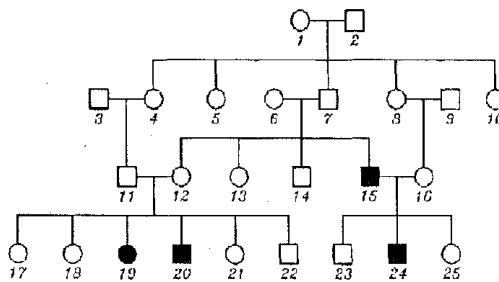
*Рис. 12 (до задачі 32)*

33. Визначити за родоводом (рис. 11) характер успадкування (домінантність чи рецесивність) ознаки, власники якої відмічені чорним кольором. Вкажіть, де це можливо, генотипи окремих представників.



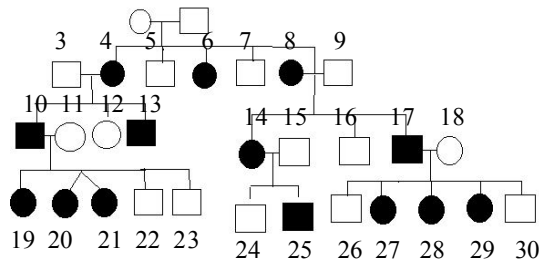
*Рис 13 (до задачі 33)*

34. На рис.12 представлений родовід. Темним кольором відмічені особи, які страждають певною спадковою аномалією. Що можна сказати про домінантність чи рецесивність гена, який цю ознаку викликає, а також про генотипи окремих представників даної родини?



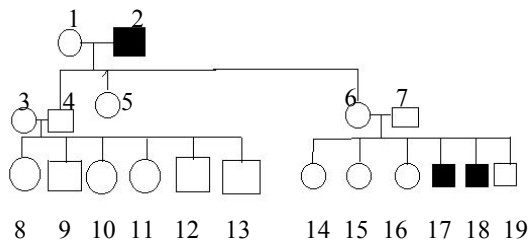
*Рис.14 (до задачі 34)*

35. У родоводі зіа ознакою специфічна форма рахіту (рис.15) вказати можливі генотипи хворих і здорових осіб.



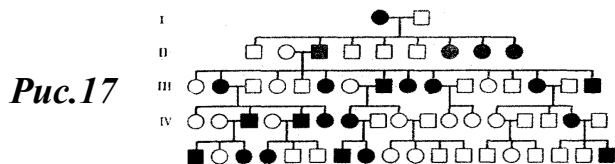
**Рис.15.- Родовід за ознакою специфічна форма рахіту**

**36.** На рис.16 наведений родовід сім'ї, члени якої страждають захворюванням, зчепленим із статтю. Порівняти його з родоводом на рис. 17, вказати риси подібності та відмінності. Встановити тип успадкування захворювання.

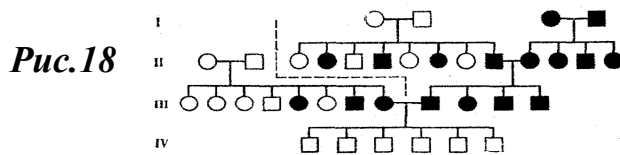


**Рис 16. - Родовід за ознакою, зчепленою зі статтю**

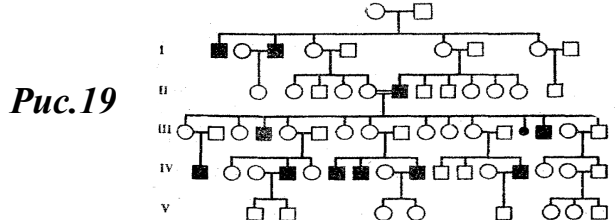
**37.** Проаналізувати родоводи, представлені на рисунках 17-19, визначити характер успадкування ознаки.



Ознака – брахідактілія

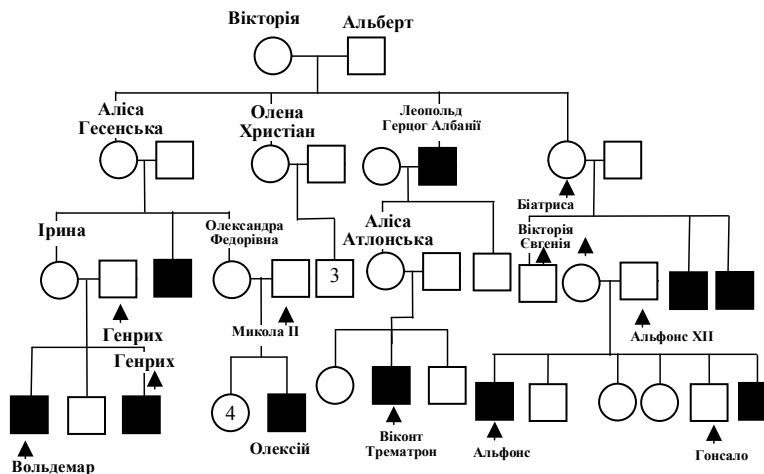


Ознака – глухонімота



Аномалія, зчеплена з X-хромосомою

**38.** На рис.20 наведена частина родоводу королеви Вікторії, більшість нащадків якої є хворими на гемофілію. Вказати носіїв гемофілії для кожного покоління.



**Рис 20.- Частина родоводу англійської королеви Вікторії**

**39.** Пробанд страждає сутінковою сліпотою. Його два брати також хворі. По лінії батька пробанда осіб, що страждають сутінковою сліпотою, не було. Матір пробанда хвора. Дві сестри і два брати матері пробанда здорові. Вони мають лише здорових дітей. По материнській лінії відомо, що її бабуся хвора, усі її діти здорові, сестра бабусі хвора, а брат здоровий; прадід (батько бабусі) страждає сутінковою сліпотою, сестра і брат прадіда були хворими; прапрадід хворий, його брат, що має хвору дочку і двох хворих синів, також хворий. Жінка пробанда, її батьки та родичі здорові. Скласти родовід. Визначити ймовірність народження хворих дітей у сім'ї пробанда.

**40.** Пробанд має білу прядку волосся над лобом. Брат пробанда без прядки. По лінії батька пробанда аномалії не відмічені. Матір пробанда з білою прядкою. Вона має трьох сестер. Дві сестри з прядкою, одна без прядки. У однієї з тіток пробанда з боку матері син з прядкою і дочка без прядки, у іншій – син і дочка з прядкою та дочка без прядки. Третя тітка пробанда з боку матері без прядки має двох синів і одну дочку без прядки. Дід пробанда по лінії матері і двоє його братів мали білу прядку, а ще двоє – без прядки. Прадід і прапрадід також мали білу прядку над лобом. Визначити ймовірність народження дітей з білою прядкою над лобом у випадку, якщо пробанд вступить у шлюб зі своєю двоюрідною сестрою, яка має таку прядку.

**41.** Пробанд – здорова жінка. Її сестра також здорова, а два брати хворі на дальтонізм. Матір і батько пробанда здорові. Чотири сестри матері пробанда здорові, чоловіки їх також здорові. Про двоюрідних сибсів з боку матері пробанда відомо, що в одній сім'ї є один хворий брат, а дві сестри і брат здорові. У двох інших сім'ях є по одному хворому брату і по одній хворій сестрі; у четвертій сім'ї – одна здорова сестра. Бабуся пробанда з боку матері здорова, дід був хворим на дальтонізм. З боку батька пробанда не відмічено хворих на дальтонізм. Скласти родовід. Визначити ймовірність народження у пробанда хворих на дальтонізм дітей за умови, якщо вона вийде заміж за здорового чоловіка.

**42.** Пробанд хворіє легкою формою серпоподібноклітинної анемії. Його дружина здорова. Вона має дочку з легкою формою анемії. Матір і батько пробанда страждали цією ж формою серпоподібноклітинної анемії, інші сибси матері та її батько здорові. У жінки пробанда є сестра, хвора на легку форму анемії, друга сестра померла від анемії. Матір і батько жінки пробанда страждали анемією, крім того відомо, що в батька було два брати і сестра з легкою формою анемії і що в сім'ї сестри батька двоє дітей померли від серпоподібноклітинної анемії.

Скласти родовід. Визначити ймовірність народження дітей з тяжкою формою анемії у сім'ї дочки пробанда, якщо вона вийде заміж за такого ж чоловіка, як її батько.

**43.** Пробанд має нормальні за забарвленням зуби. У його сестри зуби коричневі. У матері пробанда зуби коричневі, а у батька нормальні. Сім сестер матері пробанда з коричневими зубами; а чотири брати – з нормальними. Одна тітка пробанда по лінії матері, що мала коричневі зуби, вийшла заміж за чоловіка з нормальними зубами. У них троє дітей: дочка і син з коричневими зубами, дочка з нормальними. Два дядьки пробанда по лінії матері одружені з жінками без аномалії за забарвленням зубів. У одного з них два сини і дочка, у іншого – дві дочки і син. Усі вони з нормальними зубами. Коричневі зуби мав дід пробанда по лінії матері, а бабуся по лінії матері мала нормальні зуби. Два брати діда по лінії матері з нормальним забарвленням зубів. Прабабуся (матір діда по лінії матері) і прапрабабуся (матір цієї прабабусі) мали коричневі зуби, а їхні чоловіки були з нормальним забарвленням зубів. Скласти родовід. Визначити, які діти можуть бути у пробанда, якщо він укладе шлюб з жінкою, гетерозиготною за цією ознакою.

**44.** Пробанд – нормальна жінка – має п'ять сестер, дві з яких є однойцевими близнюками, дві – двояйцеві близнюки. Всі сестри мають шість пальців на руці. Матір пробанда нормальна, батько – шестипалий, з боку матері всі предки нормальні. У батька два брати і чотири сестри – всі нормальні п'ятипалі. Бабуся по лінії батька – шестипала. У неї було дві шестипалі сестри і одна п'ятипала. Дід по лінії батька і всі його родичі нормально п'ятипалі. Скласти родовід. Визначити ймовірність народження в сім'ї пробанда шестипалих дітей за умови, якщо вона вийде заміж за нормального чоловіка.

**45.** Пробанд хворий на вроджену катаракту. Він одружений із здоровою жінкою, має хвору дочку і здорового сина. Батько пробанда хворий на катаракту, а матір здорова. Матір пробанда має здорову сестру і здорових батьків. Дід по лінії батька хворий, а бабуся здорова. Пробанд має по лінії батька здорових рідних тітку і дядька. Дядько одружений на здоровій жінці. Їх три сини (двоюрідні брати пробанда по лінії батька) здорові. Скласти родовід сім'ї. Яка ймовірність появи в сім'ї дочки пробанда хворих синів, якщо вона вийде заміж за гетерозиготного за катарактою цього типу чоловіка?

**46.** Пробанд нормального зросту має сестру з ахондроплазією (спадкова карликовість). Матір пробанда нормальна, а батько з ахондроплазією. По лінії батька пробанд має двох нормальних тіток, одну тітку з ахондроплазією і одного дядька з ахондроплазією. Тітка, яка має ахондроплазію, одружена із здоровим чоловіком. У них є син карлик. Здорова тітка від здорового чоловіка має двох хлопчиків та двох дівчинок – всі вони здорові. Дядько – карлик, одружений на здоровій жінці. У нього дві нормальні дочки й син карлик. Дід по лінії батька – карлик, бабуся – нормальна. 1) Визначити ймовірність народження карликів у сім'ї пробанда, якщо його жінка буде мати такий самий генотип, як і він сам; 2) Яка ймовірність появи карликів у сім'ї сестри пробанда, якщо вона вийде заміж за здорового чоловіка?

**47.** У жінки нормального росту, що вийшла заміж за чоловіка з нормальним зростом, є племінниця із спадковою карликовістю (аутосомно-домінантна мутація). Визначити ймовірність народження у цій родині карлика, враховуючи, що в жодного родича цієї аномалії не було.

**48.** У гетерозиготних носіїв гена м'язової дистрофії (Х-зчеплене рецесивне захворювання) рівень певного фермента знижений у порівнянні з гомозиготами за домінантним алелем цього гена. Подружжя здорові. Вони мали двох хворих синів, які померли у ранньому віці від цієї хвороби. Згодом у них народилися два здорових сини – Володимир і Петро – та дві здорові дочки – Катерина і Ольга. Ці діти побралися шлюбом із здоровими людьми, в родинях яких захворювання не зустрічалось. У Володимира народилися дві дочки – Леся і Ксенія та один син – Валерій. У Петра – дочки Ганна і Віра. У Катерини народилося двоє дітей: дочка Ліза та син Антон, в Ольги – син Євген і дочка Світлана. Усі родичі третього покоління родоводу здорові. Скласти родовід родини і визначити, кому з членів сім'ї необхідно зробити біохімічний аналіз гетерозиготного носійства гена м'язової дистрофії?

**49.** Слов'яни звичайно не мають епіканта – складки над верхньою повікою ока. У Катерини, її брата Павла та їх батька Семена є епікант, у матері його немає. Сестра і брат Семена – Світлана та Ігор – мають епікант, інша його сестра Віра епіканта не має. У сина Світлани є епікант, а її дочки його не мають. У дочки Ігоря є епікант, а сина немає. У Віри три сини, у всіх епікант відсутній. Скласти родовід родини і визначити, як успадковується епікант.

**50.** Олена вагітна. У неї є здорова сестра Ольга та два брати: Ігор і Сергій, які страждають на одну з важких форм катаракти (рецесивне захворювання органу зору). Батьки Олени – Віра і Семен – здорові. З приводу цього захворювання був прооперований Антон – дядько по матері. Олена, знаючи, що захворювання зчеплене зі статтю, хоче дізнатися, чи здоровою народиться її дитина та визначити її стать для прийняття рішення про переривання вагітності. Ген катаракти розміщений в Х-хромосомі на відстані 1% кросинговера від гена групи крові  $Xg(a)$ . Алель  $Xg(a^+)$  домінує над алелем  $Xg(a)$ . В Олени кров  $Xg(a)$ , її братів –  $Xg(a^+)$ . У сестри і батька –  $Xg(a)$ , у матері і дядька –  $Xg(a^+)$ . Скласти родовід. Чи необхідна діагностика статі плоду за допомогою амніоцентеза, якщо за статистичними даними ця процедура у 2% випадків призводить до його загибелі?

## РОЗДІЛ 4. АНАЛІЗ ПРИЧИН ПОРУШЕННЯ МЕНДЕЛІВСЬКИХ ЗАКОНОМІРНОСТЕЙ РОЗЩЕПЛЕННЯ ПРИ МОНОГЕННОМУ УСПАДКУВАННІ ОЗНАК

У природі досить часто відхилення від ідеальних менделівських співвідношень фенотипових класів при розщепленні проявляються систематично, а використання статистичних методів аналізу лише доводить їх не випадковість. Для того, щоб розібратися у причинах таких відхилень, необхідно згадати, при яких умовах завжди проявляються визначені Г. Менделем статистичні закономірності розщеплення у гібридному потомстві.

Успадкування здійснюється у відповідності із менделівськими формулами розщеплення, якщо:

- 1) гени локалізуються в різних хромосомах або на досить значній відстані в одній хромосомі;
- 2) різні типи гамет формуються та виживають в однакових співвідношеннях (рівноймовірно);
- 3) генетично різні типи зигот і відповідні генотипи виникають і виживають з однаковою вірогідністю;
- 4) функція генів проявляється повністю, отже спостерігається повна експресивність і повна пенетрантність генів;
- 5) спостерігається повна домінантність ознаки;
- 6) досліди проводяться на великій вибірці;
- 7) проявлення ознаки не залежить від зовнішніх умов і від генотипу.

Найчастіше **причинами порушень** менделівського розщеплення за фенотипом при моногенному успадкуванні є:

- 1) статистичні причини;
- 2) неповне домінування та наддомінування генів;
- 3) множинний алелізм і кодомінування;
- 4) диференційна смертність особин – носіїв певних генотипів;
- 5) неповне проявлення функції гена при певних умовах.

Відомо, що розщеплення при схрещуваннях мають імовірнісний характер, тому практично завжди у дослідах спостерігаються відхилення від теоретично очікуваного розщеплення. Ці відхилення є випадковими та в значній мірі залежать від величини вибірки. Крім того, відхилення можуть бути наслідком порушення будь-якої з умов менделівського успадкування (загибель гамет або зигот певного генотипу, зчеплення генів тощо). Тому при аналізі розщеплення для розуміння причини відхилення спочатку необхідно оцінити їх величину та значущість. З цією метою найчастіше використовують **метод  $\chi^2$** . Сутність методу полягає у зіставленні теоретично розрахованого розщеплення на основі нульової гіпотези ( $H_0$ ) з даними досліду за всіма класами розщеплення за формулою  $\chi^2$  ( $\chi^2$  – квадрат): 
$$\chi^2 = \sum \frac{(p - q)^2}{q}$$

де  $p$  – фактична кількість особин у кожному фенотиповому класі;

$q$  – теоретично розрахована кількість особин у цьому класі за законами менделівського успадкування,

$\Sigma$  - сума показників всіх класів.

Результати досліду ( $p$ ) та теоретичне очікування ( $q$ ) заносяться в таблицю. Надалі визначають величину відхилення ( $d$ ), яку возводять в квадрат ( $d^2$ ) для унеможливлення появи негативних величин. Квадрат відхилення ділять на теоретично очікувану для кожного класа величину ( $d^2 : q$ ). Сума цих величин є показником  $\chi^2$ . Після цього за таблицею Фішера з урахуванням ступенів свободи визначають ймовірність випадковості відхилення.

**Кількість ступенів свободи** розраховується за формулою:

$n^{\circ} = n - 1$ , де  $n$  – кількість фенотипових класів розщеплення в гібридному потомстві.

**Таблиця значень  $\chi^2$  при різних ступенях свободи (за Фішером, із скороченням)**

Кількість ступенів свободи ( $n^{\circ}$ )	Ймовірність випадковості відхилення, $p$	
	0,05	0,01
1	3,841	6,635
2	5,991	9,210
3	7,815	11,341
4	9,488	13,277
5	11,070	15,086
6	12,592	16,812
7	14,067	18,475

Значення  $\chi^2$ , наведені в таблиці, вказують межі, в яких дослідні результати відповідають теоретично очікуваним. При повній відповідності дослідних і теоретичних даних  $\chi^2$  дорівнює 0. Якщо  $\chi^2 \neq 0$ , то різниці величин, що порівнюються, є випадковими (нульова гіпотеза). Ймовірність, яка вказана у таблиці – це ймовірність цієї нульової гіпотези. Допустимою межею імовірності у статистиці прийнято вважати величину 0,05. Наприклад, ймовірність 0,05 говорить: якщо величини, які порівнюються, відрізняються випадково, то табличне значення  $\chi^2$  може проявитися тільки у 5 вибірках зі 100 подібних. У статистиці прийнято вважати, що події, які відбуваються з ймовірністю 0,05 і менше, практично не зустрічаються. Нульова гіпотеза відкидається, якщо значення  $\chi^2$  є більшим за те, що наведено в стовбці  $p = 0,05$  при відповідній кількості ступенів свободи.

Отже, якщо значення  $\chi^2$  **перевищують** табличні при відповідних ступенях свободи, то це означає, що відхилення у досліді не є випадковим, воно не може бути пояснено причинами статистичного характеру. Тому при значенні  $\chi^2$ , рівному або більшому за значення, вказане у таблиці, вважають різниці величин, що порівнюються, суттєвими та закономірними.

У решті випадків, коли  $\chi^2 <$  табличного значення, відмінності між теоретично розрахованими і фактично одержаними результатами експерименту вважають випадковими, у межах допустимої похибки.



Таким чином, метод  $\chi^2$  дозволяє встановити відповідність дослідних та очікуваних результатів за кожним класом та за всім розщепленням у цілому. Слід пам'ятати, що цей метод не використовується для значень, виражених у відносних числах та у процентах, а також для вибірок з кількістю особин у будь-яких теоретичних класах менше п'яти. На основі критерію  $\chi^2$  відкидають помилкові гіпотези, якщо відхилення є значущим, коли не існує відповідності між дослідними та теоретично розрахованими величинами.

У випадку **неповного домінування** ( $AA > Aa$ ) розщеплення в  $F_2$  за фенотипом співпадає з розщепленням за генотипом 1:2:1 ( $1/4 AA : 2/4 Aa : 1/4 aa$ ). Це відбувається, коли домінантний алель відповідає за синтез активної форми білка – фермента, а рецесивний алель контролює той самий білок, але із зниженою ферментативною активністю. Це явище реалізується у гетерозигот у вигляді неповного домінування, при якому гібрид  $F_1$  має свій власний фенотип, відмінний від фенотипу батьків. Прояв ознак у гетерозигот є проміжним, із більшим або меншим відхиленням від домінантного та рецесивного станів гена. Отже, за проміжного успадкування всі особини  $F_1$  є фенотипово однаковими, але в  $F_2$  розщеплення за фенотипом співпадає з розщепленням за генотипом.

При **наддомінуванні** домінантний алель у гетерозиготному стані має більш сильне проявлення, ніж у гомозиготному:  $AA < Aa > aa$ . Це явище лежить в основі проявлення ефекту **гетерозису**.

В експериментах Грегора Менделя (1822 – 1886) кожний ген представлений лише двома алелями (домінантний і рецесивний). Але більшість (а можливо і всі) гени у популяціях організмів представлені декількома алелями (множинні алелі), отже, існують більш ніж в двох алельних станах, які виникають унаслідок генних мутацій. Це явище називають **множинним алелізмом**.

Множинні алелі виникають у результаті багаторазового мутування того ж самого локусу в хромосомі. Окрім основних (домінантного та рецесивного) алелів гена з'являються проміжні алелі, котрі по відношенню до домінантного поведуть себе як рецесивні, а по відношенню до рецесивного – як домінантні алелі того ж самого гена. Взаємодія продуктів активації множинних алелів фенотипово проявляється у вигляді міжалельної комплементарності.

**Міжалельна комплементарність** спостерігається у компаундів ( $a_1 a_2, a_2 a_3$ , і т.д.), якщо продуктом мутантного гена ( $a$ ) слугує поліпептид, що є субодиницею білка – гомомультимера. Об'єднання у компаунд двох рецесивних алельних генів, кожний з яких кодує мутантний поліпептидний ланцюг, призводить до відтворення ознаки дикого типу, тобто із двох типів частково ушкоджених субодиниць збирається білок з майже нормальною функцією. У цих випадках рецесивні алелі того ж самого гена кодують поліпептиди з ушкодженнями різних доменів (певних функціональних ділянок) у молекулах. Якщо збірка четвертинного білка у компаунда здійснюється із таких субодиниць, здатних компенсувати функціональну активність одна одної, ферментативна активність цього білка буде відновлена. Тому схрещування двох фенотипово однакових мутантів призводить до утворення гібридів  $F_1$  дикого типу:  $a_1 a_1 \times a_2 a_2 = a_1 a_2$ . Міжалельна комплементарність дуже нагадує результат комплементарної взаємодії

генів, однак в останньому випадку взаємодіють продукти функціонування неалельних генів.

Відома велика кількість прикладів множинного алелізму. Три алелі одного гена визначають успадкування груп крові системи *ABO*, відкритих Карлом Ландштейнером (1868 – 1943) у 1900 році. У системі груп крові *ABO* на поверхні еритроцитів формуються два антигени під контролем генних алелів ( $I^A$  та  $I^B$ ) та існує третій алель, що не контролює синтез антигена. Але у кожної людини у диплоїдному генотипі можливе існування лише 2-х алелів цієї серії. Два антигени *ABO* є **ізоантигенами** і виявлені у більшості людей в еритроцитах, нормальних і пухлинних клітинах інших тканин, у мітохондріях і мікосомах, у біологічних рідинах організму – слині, шлунковому соку, молоці. Антигени *A* і *B* виявляють захисну дію на слизову оболонку шлунка та 12-палої кишки. Тому у людей з групою *O*, у котрих немає типового антигена, часто розвивається виразкова хвороба шлунка і 12-палої кишки.

При взаємодії антигену з антитілами відбувається **аглотинація** – злипання еритроцитів, що призводить до закупорки судин і смерті людини. Якщо у генотипі існують алелі  $I^A$  та  $I^B$ , тоді синтезуються антигени *A* та *B*, при цьому в організмі не утворюються антитіла  $\alpha$  та  $\beta$ . Якщо алелі *A* або *B* відсутні, тоді виникають антитіла  $\alpha$  проти *A* та  $\beta$  проти антигена *B*.

Групи крові, що містять антиген *A*, є неоднорідними. У цій групі розрізняють три підгрупи –  $A_1$ ,  $A_2$ ,  $A_3$ . Кожний з генів, що контролює ці антигени, може займати той самий локус хромосоми. Алель  $A_1 > A_2 > A_3$ . Антиген  $A_3$  зустрічається дуже рідко,  $A_1$  складає  $\frac{3}{4}$ ,  $A_2$  –  $\frac{1}{4}$  всієї популяції.

Вважають, що еволюційно найдавнішою є група крові *AB* (нині не існує). Аглотиногени (антигени) виникли еволюційно раніше, ніж аглотиніни (антитіла  $\alpha$  та  $\beta$ ). Пізніше, в результаті мутації виникла група крові *O*. Найдавніша група крові (*AB*) зникла у ході еволюції. Нинішня група *AB* походить від людей з генотипами *A* і *B*.

При переливанні крові необхідно знати групи крові **донора** та **реципієнта**, щоб запобігти аглотинації (склеювання) еритроцитів донорської крові у кровотоку реципієнта. У системі *ABO* є чотири групи крові: *O*, *A*, *B*, *AB*. Вони визначаються трьома алелями:  $I^A$ ,  $I^B$ ,  $i^o$ . Алелі  $I^A$  та  $I^B$  є домінантними відносно алеля  $i^o$ , але кодомінантними у відношенні один до одного (табл. 2.).

**Таблиця 2.- Групи крові системи АВО**

Генотип	Фенотип (група крові)
$I^A I^A, I^A i^o$	<i>A</i>
$I^B I^B, I^B i^o$	<i>B</i>
$I^A I^B$	<i>AB</i>
$i^o i^o$	<i>O</i>

**Кодомінування** – проявлення у гетерозиготному стані ознак, що детермінуються обома алелями. Наприклад, кожний з алельних генів кодує певний білок, а у гетерозиготного організму синтезуються вони обидва. У таких випадках шляхом біохімічного дослідження можна встановити гетерозиготність без проведення аналізуючого схрещування. За типом кодомінування у людини успадковується четверта група крові (*AB*).

Отже, алелі  $I^A$  та  $I^B$  при сполученні їх в зиготі визначають проявлення нової ознаки – групи крові  $AB$  (IV). При існуванні трьох алелів можливе існування шести різних генотипів.

Названі алелі контролюють синтез білкових молекул, вбудованих у мембрану еритроцитів – аглютиногенів. **Аглютиногену** (антиген) еритроцитів відповідає **аглютинін** (антитіло) плазми крові. Відомі два аглютиногени А і В, два аглютиніни  $\alpha$  і  $\beta$ . У людей з I (O) групою аглютиногени в еритроцитах відсутні, а в плазмі є обидва аглютиніни ( $\alpha$  і  $\beta$ ). У людей з II (A) групою еритроцити несуть аглютиноген А, а в плазмі міститься аглютинін  $\beta$ . У людей III (B) групи еритроцити несуть аглютиноген В, плазма – аглютинін  $\alpha$ . У IV (AB) групі еритроцити мають обидва аглютиногени, аглютиніни у плазмі відсутні.

Особи з I (O) групою є **універсальними донорами**: їхню кров можна переливати особам з будь-якою групою крові, оскільки їх еритроцити не містять антигенів. Особи з IV (AB) групою є **універсальними реципієнтами**: ним можна переливати кров будь-якої групи, оскільки їхня плазма не містить аглютинінів. Вважається, що під час переливання крові аглютиніни плазми донора розбавляються плазмою реципієнта, тому склеювання може відбуватися тільки внаслідок взаємодії антигенів еритроцитів донора з аглютинінами плазми реципієнта. Тому реципієнту з I (O) групою крові можна переливати кров донора тільки тієї ж групи, реципієнту з II (A) групою – кров донора I (O) або II (A) груп, реципієнту з III (B) групою – кров донора I(O) або III (B) груп. Кров від донора II (A) групи можна переливати реципієнту II (A) та IV (AB) груп, від донора III (B) групи – реципієнту III (B) та IV (AB) груп, від донора IV (AB) групи – тільки реципієнту IV групи (табл.3).

**Таблиця 3.- Можливість переливання крові особам різних груп**

Донор Реципієнт	I (O) Генотип $i^o i^o$	II (A) генотип $I^A$	III (B) генотип $I^B$	IV (AB) генотип $I^A I^B$
I (O)	+	-	-	-
II (A)	+	+	-	-
III (B)	+	-	+	-
IV (AB)	+	+	+	+

Визначення груп крові має велике значення не тільки для медицини, але і для судово-слідчої практики.

Кількість можливих генотипів у випадку множинного алелізму залежить від кількості алелів даного гена. Якщо ген представлений єдиним алелем  $A$ , то і генотип за цим алелем може бути лише один –  $AA$ . Якщо алелів два,  $A_1$  та  $A_2$ , то можливі три генотипи: два гомозиготних,  $A_1 A_1$  та  $A_2 A_2$ , і один гетерозиготний:  $A_1 A_2$ . У загальному випадку, при існуванні у популяції  $n$ -ної кількості алелів, можливе існування  $\frac{n(n+1)}{2}$  генотипів, з яких  $n$  гомозиготні, а решта  $\frac{n(n-1)}{2}$  – гетерозиготні (табл. 4).

**Таблиця 4. - Кількість можливих генотипів при n-ній кількості алелів**

Кількість алелів	Кількість генотипів	Кількість типів гомозигот	Кількість типів гетерозигот
1	1	1	0
2	3	2	1
3	6	3	3
4	10	4	6
5	15	5	10
N	$n(n + 1)/2$	n	$n(n - 1)/2$

**Відхилення, пов'язані із диференційною смертністю певних генотипів.** У період становлення генетики були описані випадки, коли при схрещуванні особин з однаковим фенотипом постійно відбувалося розщеплення у співвідношенні 2:1. Нині відомі випадки такого розщеплення при схрещуванні жовтих за забарвленням мишей, платинових лисиць, сріблясто-соболиних норок, коротконогих курей, лінійних (луска тільки на боковій лінії) карпів, сірих каракульських овець, людей, хворих на ахондроплазію (карлики з нормальними за розмірами головою і тулубом). Можна припустити, що у цьому випадку домінуючий алель у гомозиготному стані є летальним. Дійсно, деякі гени у гомозиготному стані викликають загибель зиготи, тому відповідний клас особин в  $F_2$  не з'являється, хоча генотипи в  $F_2$  утворюються із звичайною ймовірністю ( $1AA:2Aa:1aa$ ), Гомозиготні організми за деякими (як рецесивними, так і домінуючими) генами опиняються нежиттєздатними, Наприклад, домінуючий алель сірого забарвлення шерсті каракульських овець у гомозиготному стані викликає загибель ягнят унаслідок недорозвинення травної системи. У людини аналогічно успадковується домінуючий ген брахідактилії (короткопалості): ознака проявляється при гетерозиготності індивіда, у гомозигот цей ген призводить до загибелі зародків на ранніх етапах розвитку. У цих випадках мутантні гени є **плейотропними**, тобто здатними викликати не лише прояв певної ознаки, але й летальну дію (у гомозиготному стані).

**Плейотропія** – множинна дія гена, його здатність впливати одночасно на проявлення декількох ознак організму. Мутація одного гена призводить до порушення обміну на певному етапі метаболізму, але оскільки метаболічні шляхи у клітині є багатоетапними та взаємопов'язаними, то ця ланка порушеного обміну неминуче відображається на наступних етапах, отже, на проявленні деяких інших ознак. Тому розщеплення за фенотипом в  $F_2$  при моногібридному схрещуванні відбувається звичайно у співвідношенні  $2/3 A- : 1/3 aa$  (а не  $3/4 A- : 1/4 aa$ ), як передбачено менделівським законом розщеплення.

**Відхилення, викликані неповним проявом функцій генів за даних умов,** зустрічаються досить часто і можуть обумовлюватися неповною пенетрантністю або неповною експресивністю гена, що контролює ознаку. Обидва поняття – пенетрантність та експресивність – були введені у 1925 році М.В. Тимофеевим-Ресовським для визначення варіюючого прояву гена, який супроводжується появою нових фенотипових класів залежно від умов навколишнього або генотипового середовища.

**Пенетрантність гена** – частота фенотипового проявлення гена в популяції особин, які є його носіями; виражається у процентах. Наприклад, пенетрантність гена 75% означає, що тільки у 75% особин, які мають в генотипі цей ген, проявляється його фенотиповий ефект.

**Експресивність гена** – сила дії гена, яка характеризується ступенем фенотипового проявлення ознаки, що контролюється цим геном. Експресивність залежить від взаємодії певного гена із зовнішніми умовами та генотиповим середовищем (дії інших генів).

Експресивність і пенетрантність ознаки залежать від особливостей генотипу, дози гена (кількості його копій у геномі), положення гена (місця його розташування на хромосомі).

### Приклади розв'язання задач

**Задача 1.** У 1905 році Бетсон вирішив перевірити справедливість законів Менделя і повторив досліди із схрещування гомозиготних рослин з жовтими й зеленими насінинами. В  $F_1$  усі насінини були із жовтим забарвленням сім'ядолей, а в  $F_2$  при самозапиленні рослин, що виростили з гібридного насіння, одержано 3903 насінини із зеленими та 11902 з жовтими сім'ядолями. Чи підтвердив дослід Бетсона справедливість закону розщеплення? Довести це, використовуючи метод  $\chi^2$ .

**Дано:**

A – ген жовтого насіння

a – ген зеленого насіння

P: ♀ AA x ♂ aa

$F_1$ : Aa

N  $F_2$ : 3903 aa: 11902

A-

**Розв'язання**

1) Складаємо таблицю за класами розщеплення на основі дослідних цифрових даних:

$F_2$ :	Кількість насінин		
	жовтих	зелених	всього
Фактичне розщеплення (p)	11902	3903	15805
Теоретичне розщеплення (q)	11854	3951	15805
p-q	48	-48	-
$(p-q)^2$	2304	2304	-

$\chi^2 - ?$

Кількість ступенів свободи (n) розраховується за формулою:

$n' = n - 1$ , де  $n'$  – кількість класів розщеплення.

$$\chi^2 = \sum \frac{(p-q)^2}{q} = \frac{2304}{11854} + \frac{2304}{3951} = 0,19 + 0,58 = 0,77 \quad \chi^2 = 0,77$$

Якщо  $\chi^2_{\text{факт}} \neq 0$  або коли  $\chi^2$  менше табличного значення, то різниці величин, що порівнюються, вважають випадковими (нульова гіпотеза). При значенні  $\chi^2$ , рівному або більше того, що вказане в таблиці, нульова гіпотеза відкидається, тобто вважають різниці величин, які порівнюються, не випадковими, а закономірними.

У нашому прикладі значення  $\chi^2 = 0,77 < \chi^2_{табл.} = 3,841$  (при  $p < 0,05$ ) та 6,635 (при  $p < 0,01$ ).

**Відповідь:** дослід Бетсона підтвердив справедливість закону розщеплення Менделя ( $\chi^2 = 0,77 < 3,841$ ).

**Задача 2.** У матері нульова група крові, у батька група крові В. Чи можуть діти успадкувати групу крові матері? Які генотипи матері та батька?

**Розв'язання:** Р ♀ гр. О × ♂ гр. В

Відомо, що генотип людей с групою крові О -  $i^0 i^0$ , отже, генотип матері -  $i^0 i^0$ . У людей с групою крові В генотип може бути або  $i^0 I^B$ , або  $I^B I^B$ . Діти можуть успадкувати групу крові матері тільки в тому випадку, якщо генотип батька  $I^B i^0$ .

Р ♀  $i^0 i^0$  × ♂  $I^B i^0$ ,  $F_a$ :  $1/2 I^B i^0$  :  $1/2 i^0 i^0$ .

**Відповідь:** діти можуть успадкувати групу крові матері тільки в тому випадку гетерозиготності батька за геном  $I^B$  (генотип  $I^B i^0$ ).

**Задача 3.** Вроджений цукровий діабет обумовлений рецесивним аутосомним геном  $d$  з пенетрантністю у жінок - 90%, у чоловіків - 70%. Визначити ймовірність народження здорових та хворих дітей в родині, де обидва батьки є гетерозиготними носіями цього гена.

**Розв'язання:** Р ( $F_1$ ) : ♀  $Dd$  × ♂  $Dd$ ,

$F_2$ :  $1/4 DD$  :  $2/4 Dd$  :  $1/4 dd$

Отже, ймовірність появи нащадків  $dd$  у шлюбі  $Dd \times Dd$  дорівнює  $1/4$  (25%). Але спостерігається неповна пенетрантність ознаки. У дівчинок вона дорівнює 90%. Події, що аналізуються, тобто ймовірність народження дівчинки ( $1/2 = 50\%$ ) та ймовірність успадкування діабету (25%), не пов'язані між собою і відбуваються незалежно. Тому загальна ймовірність появи дівчинки, хворої на діабет, дорівнюватиме:  $(0,25 \times 0,9 \times 0,5) \times 100\% = 11,25\%$ .

У хлопчиків пенетрантність дорівнює 70%. Ймовірність народження хлопчиків ( $1/2 = 50\%$ ) та успадкування діабету також не пов'язані між собою і відбуваються незалежно. Отже, загальна ймовірність появи хлопчика, хворого на діабет, дорівнюватиме:  $(0,25 \times 0,7 \times 0,5) \times 100\% = 8,75\%$ .

Таким чином, ймовірність народження дітей із цукровим діабетом у родині, де обидва батьки гетерозиготні, дорівнює:  $11,25\% + 8,75\% = 20\%$  (а не 25%). Решта дітей (с генотипами  $DD$ ,  $Dd$  - 75% и  $dd$  - 5%), тобто із загальною ймовірністю 80% мають бути здоровими.

**Відповідь:** при гетерозиготності батьків ймовірність народження здорових дітей у родині складає 80%, хворих – 20%.

**Задача 4.** При схрещуванні між собою чорних мишей, завжди спостерігається чорне потомство. При схрещуванні між собою жовтих мишей 1/3 потомства опиняється чорною, а 2/3 – жовтою. Як це можна пояснити? Як можна перевірити правильність вашого припущення генетичними дослідями?

**Дано:**

$A^y$  – ген жовтого забарвлення шерсті

$a$  – ген чорного забарвлення шерсті

$P'$ : ♀  $aa$  x ♂  $aa$

$F''_1$ :  $aa$

$P''$ : ♀  $A^y-$  x ♂  $A^y-$

%  $F''_2$ : 1/3  $aa$ : 2/3  $A-$

$F_2$ -?

**Розв'язання:**

1) На основі аналізу генотипів та фенотипів  $F_1$  складемо схему схрещування

2)  $F_1$ : ♀  $A^ya$  x ♂  $A^ya$

3)  $F_2$ : 1  $A^yA^y$ : 2  $A^ya$ : 1  $aa$   
 гинуть жовті чорні

**Відповідь:** домінантний ген  $A^y$  у гомозиготному стані обумовлює жовте забарвлення шерсті і, крім того, летальний ефект, тобто є плейотропним. Перевірити правильність цього припущення можна за допомогою аналізуючого схрещування, схрещуючи жовтих і чорних мишей. В  $F_1$  буде завжди спостерігатися розщеплення у співвідношенні 1/2 жовті : 1/2 чорні:

$P$ : ♀  $A^ya$  x ♂  $aa$

$F_1$ : 1  $A^ya$  : 1  $aa$

жовті чорні

Отже, жовті миші завжди будуть гетерозиготними.

**Задача 5.** За даними шведських генетиків, деякі форми шизофренії успадковуються як домінантні аутосомні ознаки. При цьому у гомозигот пенетрантність дорівнює 100%, у гетерозигот – 20%. Визначити ймовірність народження хворих дітей у сім'ї, де один із подружжя є гетерозиготним, і інший нормальний у відношенні ознаки, яка аналізується. Визначити ймовірність народження хворих дітей у шлюбі двох гетерозиготних батьків.

**Дано:**

$A$  – ген шизофренії

$a$  – ген норми

$P'$ : ♀  $Aa$  x ♂  $aa$

$P''$ : ♀  $Aa$  x ♂  $Aa$

Пенетр.  $AA$  – 100%

Пенетр.  $Aa$  – 20%

**Розв'язання:**

Складаємо схему схрещування:

1)  $P'$ : ♀  $Aa$  x ♂  $aa$

n F<sub>a</sub>' (Aa) –?  
n F<sub>2</sub>'' (A-) –?

2) F<sub>2</sub>:

♀ \ ♂	a
A	Aa
a	aa

3) розщеплення за фенотипом: %F<sub>a</sub>' (Aa) = 1/2 або 50%  
Розщеплення за генотипом:  
1 Aa:1aa. Отже, ймовірність народження хворої дитини в даному випадку складає 50% (1/2).  
4) У гетерозигот пенетрантність ознаки складає 20% або 1/5.

Для визначення ймовірності народження хворих дітей в сім'ї необхідно знайти добуток ймовірності носійства гена на ймовірність його проявлення. Отже, при гетерозиготності одного з батьків (хворого) знаходимо ймовірність появи в родині хворих дітей: 1/2 x 1/5 = 1/10 або 10%

У випадку гетерозиготності обох хворих батьків: P'' ♀ Aa x ♂ Aa

F<sub>2</sub>:

♀ \ ♂	A	a
A	AA	Aa
a	Aa	aa

$$\% F''_2(AA) = 1/4 \times 100\% = 25\% = 0,25$$

(при повній пенетрантності)

$$\% F''_2(Aa) = 1/2 \times 100\% = 50\% = 0,5 = 1/2$$

Для гетерозигот пенетрантність 20% або 1/5. Хворі діти (гетерозиготи) можуть з'явитися з ймовірністю: 1/5 x 1/2 = 1/10 або 0,1. Тоді ймовірність народження хворої дитини в цьому шлюбі дорівнює сумі ймовірностей появи гомозигот і гетерозигот за даною ознакою: 0,25 + 0,1 = 0,35 або 35%.

**Відповідь:** в першому випадку ймовірність народження хворої дитини 10%, в другому – 35%.

### Задачі для самостійного розв'язання

#### Неповне домінування

1. Кохінурові норки (світле забарвлення з чорним хрестом на спині) одержують у результаті схрещування білих норок з темними. Схрещування між собою білих норок дає біле потомство, а схрещування між собою темних норок – темне.

1) Яке потомство слід очікувати від схрещування кохінурових норок з білими?

2) На зверофермі від схрещувань кохінурових норок одержано нащадків – 74 білих, 77 чорних, 152 – кохінурових. Скільки особин з них і які будуть гомозиготними?

2. Жовта морська свинка при схрещуванні з білою завжди дає кремових нащадків. Якщо схрещуються кремові свинки між собою, то у потомстві спостеріга-



ється розщеплення:  $\frac{1}{4}$  жовтих:  $\frac{1}{4}$  білих:  $\frac{1}{2}$  кремових особин. Який тип взаємодії алельних генів має місце в цьому випадку? Яке потомство слід очікувати при схрещуванні кремової морської свинки з білою?

3. При схрещуванні між собою рослин червоноплідної суниці вони завжди дають потомство з червоними плодами, а рослини білоплідної – з білими плодами. Від схрещування цих сортів отримують гібриди з рожевими ягодами. Яке потомство слід очікувати при схрещуванні між собою рослин суниці з рожевими ягодами, якщо припустити моногенний контроль цієї ознаки? Яке потомство одержимо у зворотніх схрещуваннях рожевоплідних рослин з вихідними батьківськими сортами?

4. У нічної красуні при схрещуванні двох рослин з рожевими квітками одержали потомство з червоними, рожевими та білими квітками. Ввести генетичні позначення та написати всі можливі для цього випадку генотипи.

5. У гурті корів від схрещування чалих (сіро-блакитних) шортгорнів одержано 270 телят, з них 136 телят мали забарвлення батьків. Визначити генотипи і фенотипи решти потомства, якщо відомо, що чалі шортгорни народжуються при схрещуванні чорних і білих тварин.

6. Серпоподібноклітинна анемія - зміна нормального гемоглобіну HbA на S-гемоглобін (HbS), у результаті чого еритроцити набувають форми серпа - успадковується як неповно домінуюча аутосомна ознака. Захворювання у гомозиготних особин призводить до смерті ще до статевого дозрівання. Гетерозиготні особини життєздатні. Цікаво, що малярійний плазмодій не може використовувати для свого живлення S-гемоглобін. Тому люди, що мають гетерозиготний генотип, не хворіють на малярію. Визначити ймовірність народження дітей, стійких до малярії, в сім'ї, де один з батьків є гетерозиготним щодо серпоподібноклітинної анемії, а інший нормальний у відношенні цієї ознаки. Яка ймовірність народження дітей, нестійких до малярії, в сім'ї, де обидва батьки є стійкими до ураження клітин малярійним плазмодієм?

7. Сімейна гіперхолестеринемія успадковується як аутосомно-домінуюча ознака. У гетерозигот це захворювання виражено у високому вмісті холестерина в крові. У гомозигот, крім того, розвиваються ксантоми (доброякісна пухлина) шкіри та сухожилів, атеросклероз. Визначити можливий ступінь розвитку гіперхолестеринемії у дітей в сім'ї, де обидва батьки мають лише високий вміст холестерину в крові. Визначити ймовірність народження дітей з аномалією та ступінь її розвитку в сім'ї, де один з батьків, крім високого вмісту холестерина в крові має розвинені ксантоми і атеросклероз, а інший нормальний у відношенні ознаки, що аналізується.

## Кодомінування і множинний алелізм

8. У пологовому будинку переплутали двох дівчинок. Батьки однієї з них мають  $A$  та  $O$  групи крові, батьки іншої –  $A$  та  $AB$ , дівчинки мають  $A$  та  $O$  групи крові. Визначити, хто чия дочка та генотипи батьків і дітей.
9. У підозрюваного в батьківстві –  $IV$  група крові. Чи можна встановити справжнє батьківство? Чи допоможе в цьому той факт, що у матері  $I$  група крові, і якщо так, то яким чином?
10. У матері  $II$  група крові, у дитини –  $III$ , група крові батька невідома. Чию кров (батька чи матері) можна перелити дитині? Чи можна перелити кров батька, не визнаючи її групи?
11. Дитина має групу крові  $AB$ . На неї претендують дві пари батьків. Група крові батька в одній з них  $A$ , матері –  $B$ , в другій у матері –  $AB$ , у батька –  $O$ . Претензія якої пари батьків виключається?
12. У кролів в одній з хромосом є локус  $C$ , представлений серією множинних алелів, які визначаються забарвленням шерсті. Ці алелі розміщуються в певному порядку домінантності:  $C$  (агуті)  $>$   $C^{ch}$  (шиншила)  $>$   $C^h$  (гімалайський)  $>$   $C$  (альбінос). Різним фенотипам відповідають наступні генотипи:  $CC$ ,  $Cc^{ch}$ ,  $Cc^h$ ,  $Cc$  – дикий тип,  $c^{ch}c$  – шиншилове забарвлення,  $c^{ch}c^{ch}$ ,  $c^{ch}c^h$  – світло-сіре забарвлення,  $c^hc^h$ ,  $c^hc$  – гімалайське забарвлення,  $cc$  – альбінос. Самка дикого типу схрещена з самцем гімалайського забарвлення. У потомстві спостерігалось розщеплення: 41 дикого типу, 19 гімалайських та 21 альбінос. Вказати ймовірні генотипи обох батьківських форм і нащадків. Яким буде потомство від схрещування шиншили і альбіноса; особин дикого типу і альбіноса? Скільки може бути різних генотипів за участю цих алелів?
13. У кішок є серія множинних алелів за геном  $C$ , який визначає колір шерсті:  $C$  – дикий тип,  $C^S$  – сіамські кішки (кремові з чорними вухами і чорними лапками),  $c$  – білі кішки з червоними очами (альбіноси). Кожний з алелів повно домінує над наступним ( $C > C^S > c$ ). Від схрещування сірої кішки з сіамським котом народилося два кошеня: сіамський та альбінос. Які ще фенотипи могли б з'явитися в потомстві? Яке розщеплення слід очікувати в потомстві від схрещування даного сіамського кота з білою червоноокою кішкою?
14. У родині особи дідусь з боку матері має групу крові  $AB$ , усі інші бабусі й дідусі – групу крові  $O$ . Яка ймовірність для цієї особи мати групу крові  $A$ ,  $B$ ,  $AB$ ,  $O$ ?
15. У родині чоловіка з групою крові  $AB$  та жінки з групою крові  $A$  було троє дітей – з групами крові  $B, AB, O$ . Визначити генотипи батьків і дітей. Чи є якісь сумнівні факти в умові задачі?

16. У хлопчика група крові I (O) , у його сестри – IV (AB). Що можна сказати про групи крові та генотипи їхніх батьків?

17. У пекарських дріжджів є ауксотрофні форми, нездатні синтезувати аденін або лізін. За схрещування двох таких форм диплоїдний гібрид буває прототрофом, тобто він здатний синтезувати обидві необхідні сполуки. Опишіть результати тетрадного аналізу такого гібрида.

18. У шлюбах людей з групою крові MN серед сумарної кількості нащадків (151 дитина) виявлено 39 дітей з групою крові N; 70 дітей з групою крові MN; 42 дитини з групою крові M. Як успадковуються групи крові системи MN?

19. У популяціях дрозофіли за локусом white (w) відома серія множинних алелів, що визначає забарвлення очей від темно-червоного до білого, причому кожний попередній алель по мірі зниження інтенсивності забарвлення повністю домінує над наступним. Частина цієї серії алелів має такий вигляд:  $w^+$  (червоний колір очей) >  $w^{bl}$  (кровавий) >  $w^{co}$  (кораловий) >  $w^a$  (абрикосовий) >  $w^{bf}$  (рудий) >  $w$  (білий). Скільки різних генотипів і фенотипів утворюватимуться за участю цих алелів? Запишіть їх.

#### Плейотропна дія гена

20. В одній з порід овець є тварини сірої та чорної масті. При схрещуванні між собою чорних овець ягнята народжуються тільки чорні. Схрещування чорних і сірих овець дає половину ягнят чорних, половину сірих. При розведенні в собі сірих овець постійно з'являються ягнята сірі й чорні, причому сірих в два рази більше, ніж чорних. Як успадковуються ці забарвлення шерсті? Аргументувати відповідь генетичною символікою.

21. Лінійні карпи відрізняються від звичайних лускатих тим, що луска в них розміщена лише однією смужкою. Лінійність домінує над лускатістю. При схрещуванні лускатих карпів з лускатими потомство лише лускате. При схрещуванні лінійних карпів з лінійними в потомстві з'являється 1/3 лускатих та 2/3 лінійних, при цьому плодючість знижується на 25%. Визначити генотипи лускатих і лінійних карпів, дати характеристику дії генів.

22. Домінантний ген *D* зумовлює появу у людини блакитних склер. Блакитні склери самі по собі є нешкідливою ознакою, але разом з ними у людини розвиваються глухота і крихкість кісток. Чоловік з блакитними склерами одружився на жінці, яка мала нормальні склери. Визначити ймовірність народження у них нормальних дітей і дітей із вказаними дефектами.

23. У мексиканського дога ген, що викликає відсутність шерсті, в гомозиготному стані призводить до загибелі потомства. За схрещування двох нормальних догів частина загинула. За схрещування того ж самого самця з іншою самкою

загибелі потомства не спостерігається. Але за схрещування між собою нащадків цих двох схрещувань знову спостерігалася загибель цуценят.

**24.** Унаслідок значного вкорочення ніг одна з пород курей названа “повзаючими” курами. При інкубації 10000 яєць, одержаних від схрещування “повзаючих” курей між собою, вивелося 7498 курчат, з яких 2483 курчати опинилися з нормальними довгими ногами, решта – коротконогі. 1) Визначити генотипи всіх груп курей і дати характеристику дії генів. Визначити генотипи всіх осіб, що схрещувалися.

**25.** За схрещування чубатих качок з нормальними одержано 135 каченят, з них 62 чубатих і 73 нормальних. Від схрещування чубатих качок між собою з'явилося 92 чубатих і 44 нормальних каченят, причому частина ембріонів загинула перед вилупленням. Як успадковується ознака чубатості? Визначити, яке потомство слід очікувати від схрещування нормальних качок між собою.

**26.** У бджіл ген, який визначає вислокрилість, проявляється тільки в гетерозиготному стані, а в гомозиготному викликає загибель організму. Відомо, що у бджіл самці розвиваються з незапліднених яєць і є гомозиготними соматичними диплоїдами. Визначити фенотипи і генотипи потомства від схрещування вислокрилої самки з нормальним трутнем. Визначити фенотипи і генотипи нащадків вислокрилих бджіл, якщо відомо, що у самців в гемізіготному стані ген вислокрилості не призводить до їх загибелі.

**27.** Ганс Нахтсгейм досліджував спадкову аномалію лейкоцитів у кролів, в основі якої лежить затримка сегментації ядер деяких лейкоцитів. Кролі з цією аномалією життєздатні. При схрещуванні аномальних кролів з нормальними в  $F_1$  217 нащадків мали аномалію і 237 були нормальними. При схрещуванні аномальних кролів між собою народилося 223 нормальних, 439 з аномалією і 39 вкрай аномальних потомків з дефектними кров'яними клітинами і значними вадами скелетної системи; майже всі вони померли після народження. Як успадковується аномалія крові у кролів? Пояснити появу 39 значно аномальних кроленят при схрещуванні аномальних кролів.

**28.** Лисиці генотипу  $Pp$  мають платинове забарвлення,  $pp$ . – сріблясто-чорне. Звичайно платинові лисиці при розведенні в собі дають розщеплення на 2 платинові до 1 сріблясто-чорної. Але іноді народжуються чисто-білі цуценята, які незабаром гинуть. Яким може бути їх генотип?

**29.** При схрещуванні дрозофіл із зачатковими крилами і нормальних особин в  $F_2$  одержано розщеплення 4626 довгокрилих та 1234 мухи із зачатковими крилами. Неважко впевнитися (наприклад, методом  $\chi^2$ ), що відхилення від теоретично очікуваного 3:1 є значним. В чому причина такого відхилення? Чи можна за даними досліду визначити відносну життєздатність зигот, гомозиготних за алелем зачаткових крил?

### Пенетрантність гена

**30.** Арахнодактілія (павучі пальці) успадковується як домінантна аутосомна ознака з пенетрантністю 30%. Ліворукість – рецесивна аутосомна ознака з повною пенетрантністю. Визначити ймовірність проявлення обох аномалій одночасно у дітей в сім'ї, де обидва батьки гетерозиготні за обома парами генів.

**31.** Отосклероз успадковується як домінантна аутосомна ознака з пенетрантністю 30%. Гіпертріхоз (виростання волосся по краю вушної раковини) успадковується як ознака, зчеплена з Y-хромосомою з повним проявленням к 17 рокам. Визначити ймовірність проявлення одночасно обох аномалій у дітей в сім'ї, де жінка нормальна і гомозиготна, а чоловік має обидві аномалії, але матір була нормальною гомозиготною за цими генами.

**32.** Тимофеев-Ресовський та Іванов вивчали фенотиповий прояв рецесивної мутації *vti* у *Drosophila fenebris*. Ця мутація викликає перервчасту будову або повну відсутність поперечних жилок на крилах мух. Прояв цієї мутації в гомозиготному стані склав у лінії №20 – 45%, №35 – 85%, №31 – 100%, тобто пенетрантність алеля значно варіювала. Визначити, яка кількість мух в кожній лінії буде мати “дикий” фенотип серед 300 проаналізованих особин.

**33.** Причиною синдрому Ван дер Хеве є домінантний аутосомний плейотропний ген, який визначає блакитне забарвлення склери, крихкість кісток і глухоту. Пенетрантність ознак мінлива. У ряді випадків вона складає за блакитною склерою майже 100%, за крихкістю кісток – 63%, глухоті – 60%. Носій блакитної склери, нормальний у відношенні інших ознак синдрому, вступає в шлюб з нормальною жінкою, яка походить з благополучної за синдромом Ван дер Хеве сім'ї. 1) Визначити ймовірність народження в цій сім'ї дітей з ознакою крихкості кісток, якщо відомо, що по лінії чоловіка ознаки синдрому мав лише один з його батьків. 2) У шлюб вступають два гетерозиготних носія блакитної склери, нормальні у відношенні інших ознак синдрому. Визначити ймовірність народження в цій сім'ї глухих дітей.

**34.** Ретинобластома (злоякісна пухлина ока) визначається рідкісним домінантним аутосомним геном. Пенетрантність ретинобластоми складає 60%. Визначити ймовірність народження хворих і здорових дітей в шлюбі двох гетерозиготних батьків. Визначити ймовірність народження хворих і здорових дітей в шлюбі здорової жінки з гетерозиготним хворим чоловіком.

**35.** Подагра визначається домінантним аутосомним геном. За деякими даними (В.П. Ефроїмсон, 1968), пенетрантність гена у чоловіків складає 20%, у жінок вона дорівнює нулю. 1) Визначити ймовірність захворювання подагрою в сім'ї гетерозиготних батьків. 2) Визначити ймовірність захворювання подагрою в сім'ї, де один з батьків гетерозиготний, а інший нормальний за ознакою, яка аналізується.

## РОЗДІЛ 5. НЕЗАЛЕЖНЕ КОМБІНУВАННЯ ОЗНАК

Розв'язування задач на дигібридне і полігібридне схрещування ускладнюється тим, що генетичному аналізу підлягають дві, три або більше пар ознак. У гібридних особин за декількома парами алелів збільшується кількість можливих сполучень алелів у гаметах та кількість сполучень жіночих і чоловічих гамет при статевому розмноженні.

У генетиці прийнято позначати алелі різних генів різними літерами. Наприклад, дигетерозиготу позначають  $AaBb$ , тригетерозиготу  $AaBbCc$  і т.д.

Інтерпретуючи закон незалежного комбінування генів, можна сказати, що аналіз розщеплення при полігібридному схрещуванні слід проводити за кожною парою ознак окремо, тобто полігенне успадкування = (моногенне успадкування)<sup>n</sup>, де  $n$  – кількість пар ознак, розщеплення за якими аналізується.

Якщо взяти за основу розщеплення при моногібридному схрещуванні двох гетерозигот, то кількість типів гамет, утворених кожним з них, дорівнюватиме 2, кількість можливих комбінацій гамет в зиготі – 4, кількість класів розщеплення за генотипом – 3, за фенотипом – 2. (див. решітку Пеннета)

$$P: \text{♀} Aa \times \text{♂} Aa$$

F<sub>2</sub>:

	♂	A	a
♀	♀	AA	Aa
	♂	Aa	aa

При полігібридному схрещуванні аналіз успадкування проводиться за кожною парою ознак окремо. Тоді кількісні співвідношення класів за фенотипом при  $n$ -ній кількості пар ознак та повному домінуванні дорівнюватимуть  $(3:1)^n$ , кількість типів гамет –  $2^n$ , кількість можливих комбінацій гамет –  $4^n$ , кількість класів розщеплення: за фенотипом  $2^n$ , за генотипом  $3^n$  (табл.5).

**Таблиця 5.- Кількість класів гібридних особин за фенотипом і генотипом та характер розщеплення в F<sub>2</sub> при різній кількості пар ознак і повному домінуванні**

Схрещування	Кількість альтернативних пар ознак	Кількість типів гамет	Кількість можливих комбінацій гамет в зиготі	Кількість класів розщеплення		Кількісне співвідношення класів за фенотипом
				за фенотипом	за генотипом	
моногібридне	1	$2^1=2$	$4^1=4$	$2^1=2$	$3^1=3$	3:1
дигібридне	2	$2^2=4$	$4^2=16$	$2^2=4$	$3^2=9$	9:3:3:1
Тригібридне	3	$2^3=8$	$4^3=64$	$2^3=8$	$3^3=27$	27:9:9:9:3:3:3:1
тетрагібридне	4	$2^4=16$	$4^4=256$	$2^4=16$	$3^4=81$	$(3:1)^4$
Полігібридне	$n$	$2^n$	$4^n$	$2^n$	$3^n$	$(3:1)^n$

Для розв'язання генетичних задач з даної теми пропонуємо користуватися наступними правилами.

### Правило 1.

Кількість типів гамет гібридної особини дорівнюватиме  $2^n$ , де  $n$  – кількість генів у гетерозиготному стані в складі генотипу. Наприклад, для дигетерозиготи кількість типів гамет складатиме  $2^2=4$ , для три гетерозиготи  $2^3=8$  і т.д. Правило виписування гамет ґрунтується на законі чистоти гамет, згідно з яким у кожену гамету потрапляє один алель від кожної алельної пари. Наприклад, якщо розщеплення відбувається за трьома генами, кількість можливих типів гамет дорівнює  $2^3 = 8$ . Отже, серед 8 типів гамет, утворених тригібридом AaBbCcDD, чотири типи міститимуть алель А, чотири - алель а:

A a

A a

A a

A a

За геном В також чотири з 8 гамет одержать алель В, чотири - алель b, які можуть надійти як у гамету з алелем А, так і в гамету з алелем а:

AB aB

AB aB

Ab ab

Ab ab

Алелі С і с також будуть представлені в гаметах з рівною імовірністю в сполученні з алелями генів А та В:

ABC aBC

ABc aBc

AbC abC

Abc Abc

За геном D розщеплення не відбувається, отже, у всіх гаметах має бути алель D. Таким чином, гібрид AaBbCcDD утворюватиме вісім типів гамет:

ABCD aBCD

ABcD aBcD

AbCD abCD

AbcD abcD

Якщо гени не зчеплені (при незалежному успадкуванні), частоти гамет різного типу рівноймовірні. Якщо гени зчеплені, утворюються ті ж самі типи гамет, але їхні частоти визначатимуться частотами рекомбінації між генами.

### Правило 2.

Коефіцієнт фенотипових класів розщеплення в  $F_2$  (для фенотипів, які мають домінантні алелі у фенотиповому радикалі), дорівнюватиме  $3^n$ , де  $n$  – кількість фенотипових радикалів. Наприклад, для радикала  $A-bb$  коефіцієнт розщеплення дорівнюватиме  $3^1=3$ , для  $A-B$  – відповідно  $3^2=9$  і т.д. Фенотип, який у фенотиповому радикалі не має жодного домінантного алеля (наприклад,  $aabb$ ) зустрічається з частотою, яка дорівнює 1 ( $3^0=1$ ).

### Правило 3.

При розщепленні за генотипом в  $F_2$  будь-яка гомозиготна форма має частоту зустрічальності, яка дорівнює одиниці. Гетерозигота має коефіцієнт, який дорівнює  $2^n$ , де  $n$  – ступінь гетерозиготності (кількість генів у гетерозиготному стані).

Користуючись цими правилами, можна легко визначити всі генотипи особин  $F_2$ , наприклад, у досліді Г.Менделя з дигібридного схрещування рослин гороху:

Фенотиповий Радикал	9A-B-	3A-bb	3aaB-	1aabb
Фенотипи рослин	жовті гладкі	жовті зморшкуваті	зелені гладкі	зелені зморшкуваті
Генотипи	1AABB 2AaBB 2AABb 4AaBb	1AAbb 2Aabb	1aaBB 2aaBb	1aabb

Можна підійти до розв'язання задач на полігібридне схрещування ще простіше, знаючи лише ймовірності появи тих чи інших генотипів або фенотипів при моногібридному схрещуванні. За статистикою, для розрахунку ймовірності співпадання двох незалежних одне від одного явищ треба знайти добуток ймовірностей появи кожного з них. Отже, для розрахунку ймовірності появи особин з усіма рецесивними ознаками за дигібридного схрещування знаходять добуток ймовірностей появи рецесивів при схрещуванні двох моногетерозигот:  $\frac{1}{4} \times \frac{1}{4} = \frac{1}{16}$ , за тригібридного схрещування:  $\frac{1}{4} \times \frac{1}{4} \times \frac{1}{4} = \frac{1}{64}$  і т.д.

Для розрахунку кількості дигетерозиготних особин від схрещування дигібридів слід знайти добуток ймовірності одержання моногібридів при моногенному успадкуванні:  $\frac{2}{4} \times \frac{2}{4} = \frac{4}{16}$  або  $\frac{1}{4}$ . Перевірити цю закономірність можна за допомогою решітки Пеннета.

Таким чином можна розрахувати ймовірність появи всіх можливих комбінацій генотипів і фенотипів від схрещування будь-яких полігібридів без використання решітки Пеннета, що дозволить значно економити час занять.

Найчастіше зустрічаються задачі наступних типів:

– за генотипом батьків або фенотипом батьківських форм визначити кількісні співвідношення розщеплення за генотипом і фенотипом гібридного потомства;

– за фенотиповим розщепленням потомства визначити генотип і фенотип батьківських форм.



## Приклади розв'язання задач

**Задача 1.** За схрещування двох форм ротиків – з білими та червоними квітками – все потомство має рожеві квіткі. Схрещування рослин з червоними квітками й нормальним віночком та рослин з рожевими квітками й радіальним віночком дає лише рослини з нормальним віночком, але половина з них рожеві, половина червоні. Рослини з рожевими квітками і нормальним віночком самозапилюються. Яку частину потомства складатимуть форми з рожевими квітками й нормальним віночком, а яку – білі з радіальним віночком?

**Дано:**

A – ген червоного забарв. квіток

a – ген білого забарв. квіток

B – ген нормальної форми віночка

b – ген радіальної форми

AA – червоні квіткі

aa – білі квіткі

Aa – рожеві квіткі

P: AABV x Aabb

F<sub>1</sub>: 1AABb:1AaVb

F<sub>2</sub> - ?

**Розв'язання:**

Існує декілька способів розв'язання такого типу задач.

**1-ий спосіб.** На основі аналізу генотипов і фенотипов F<sub>1</sub> складаємо схему схрещування

P: ♀ AABV x ♂ Aabb

F<sub>1</sub>

♂	Ab	ab
♀	AB	aB
	AABb	AaVb
	b	b

Розщеплення за генотипом: 1AABb : 1AaVb

Розщеплення за фенотипом: 1/2 черв. норм. 1/2 рожеві норм.

За умовами задачі рожевоквіткові рослини з нормальним віночком самозапилюються: P: ♀ AaVb x ♂ AaVb

F<sub>2</sub>

♂	AB	aB	Ab	ab
♀	AB	aB	Ab	ab
	AABV	AaVV	AABb	AaVb
	aB	AaVV	aaVV	AaVb
	Ab	AABb	AaVb	AAbb
	ab	AaVb	aaVb	Aabb
		aabb		aabb

Отже, розщеплення в F<sub>2</sub> складає :

F<sub>2</sub> : 3/16 AAB- : 6/16 AaV- : 3/16 aaV- : 2/16 Aabb : 1/16 AAbb : 1/16 aabb

черв.	рожеві	білі	рожеві	червоні	білі
норм.	норм.	норм.	рад.	рад.	рад.

**Відповідь:** 6/16 (або 3/8) рослин мають рожеві квітки з нормальним віночком (AaB-), 1/16 рослин – білі радіальні квітки (aabb).

## 2-ий спосіб розв'язання задачі

Цю задачу значно швидше можна розв'язати, користуючись теорією ймовірностей. Щоб скористатися цим способом, треба знайти ймовірність появи особин з необхідним фенотипом за моногібридного схрещування для кожної пари ознак окремо, а потім розрахувати добуток цих ймовірностей.

Отже, аналізуємо ймовірність появи рослин з рожевими квітками при схрещуванні двох моногетерозигот за геном А:

$$F_1: Aa \times Aa$$

$$F_2: 1AA : 2Aa : 1aa$$

$$1/4 : 1/2 : 1/4$$

Ймовірність появи рослин з рожевими квітками дорівнює  $1/2$ .

Далі аналізуємо ймовірність появи рослин з нормальним віночком при схрещуванні двох моногетерозигот за геном В:

$$F_1: Bb \times Bb$$

$$F_2: 1BB : 2Bb : 1bb$$

$$3/4 : 1/4$$

Ймовірність появи рослин з нормальним віночком дорівнює  $3/4$ .

Таким чином, загальна ймовірність появи рослин з рожевими квітками та нормальним віночком дорівнює  $1/2 \times 3/4 = 3/8$ .

Аналогічно знаходимо ймовірність появи рослин з білими квітками та радіальним віночком:  $1/4 \times 1/4 = 1/16$ .

## 3-ий спосіб розв'язання задачі

За законом незалежного менделівського успадкування кожна пара ознак підлягає закону розщеплення незалежно від інших пар.

У такому випадку запишемо: (3 нормальних + 1 радіальний)  $\times$  (1 червона + 2 рожеві + 1 біла) = 3 нормальних червоних + 6 нормальних рожевих + 3 нормальних білих + 1 радіальна червона + 2 радіальні рожеві + 1 радіальна біла. Отже, одержуємо таку ж саму відповідь, як і при розв'язанні двома попередніми способами.

**Задача 2.** У морських свинок кудлата шерсть і чорне забарвлення – домінантні ознаки, гладка шерсть і біле забарвлення – рецесивні. За схрещування кудлатої чорної свинки з гладкошерстною чорною особиною отримано 28 гладкошерстних чорних, 30 кудлатих чорних, 9 гладкошерстних білих, 11 кудлатих білих. Визначити генотипи батьків.

### Дано:

А – ген кудлатої шерсті

а – ген гладкої шерсті

В – ген чорного забарвл. шерсті

в – ген білого забарвл.

Р (F<sub>1</sub>): ♀ А-В-  $\times$  ♂ ааВ-

### Розв'язання:

1) Оскільки гени успадковуються незалежно, аналізуємо розщеплення за кожною парою ознак окремо.

За формою шерсті розщеплення відбувається у спів-

n F<sub>2</sub>: 28 aaB- ; 30 A-B-;  
9 aabb; 11A-bb.

відношенні 1:1:

F<sub>2</sub>: 41 A- (30 + 11) : 37  
(28+9) aa ≈ 1: 1. Таке розщеплення спостерігається за аналізуючого схрещування: Aa x aa. Отже, материнська форма була гетерозиготною за геном А.

P - ?

F<sub>2</sub> - ?

2) Аналізуємо розщеплення за другою парою ознак : 58 B- (28+30) :20 (11+9) bb ≈ 3 : 1

Таке розщеплення відбувається, якщо обидві батьківські форми є гетерозиготними за даною ознакою, тобто Bb x Bb. На основі аналізу генотипів і фенотипів F<sub>1</sub> та їх розщеплення (A : aa =1:1 ; B:bb=3 : 1) визначаємо, що генотипи батьків

P: ♀ AaBb ; ♂ aaBb.

**Відповідь:** генотипи батьків P: ♀ AaBb ; ♂ aaBb.

**Задача 3.** Відомо, що рослина має генотип AaBbCC. Гени успадковуються незалежно. а) Скільки типів гамет утворює ця рослина? б) Скільки фенотипів та в якому співвідношенні може бути одержано в потомстві цієї рослини при самозапиленні та при повному домінуванні за всіма парами алелів? в) Скільки генотипів та в якому співвідношенні буде в потомстві цієї рослини при самозапиленні? г) Скільки фенотипів може бути одержано при самозапиленні цієї рослини при неповному домінуванні за геном А?

**Розв'язання :**

Кількість типів гамет та фенотипів у розщепленні визначають за формулою 2<sup>n</sup>, де n – кількість генів у гетерозиготному стані; кількість генотипів – за формулою 3<sup>n</sup>. Співвідношення фенотипів при незалежному успадкуванні визначають шляхом добутку імовірностей появи того чи іншого фенотипа за кожним геном; співвідношення генотипів - добутком імовірностей появи того чи іншого генотипа за кожним геном: Отже, а) кількість типів гамет 2<sup>2</sup> = 4 (за геном С немає розщеплення) : ABC, AbC, aBC, abC.

б) Співвідношення фенотипів при повному домінуванні за обома генами:

3/4(A) 3/4(B) C = 9/16ABC

3/4(A) 1/4(b) C = 3/16 AbC

1/4(a) 3/4(B) C = 3/16 aBC

1/4(a) 1/4(b) C = 1/16 abC;

в) гени успадковуються незалежно, отже, може виникнути 9 генотипів ( $3^2$ ), співвідношення котрих залежить тільки від співвідношення генотипів за генами А та В, оскільки за геном С розщеплення немає:

$$\begin{aligned}
 F_2: \quad & \frac{1}{4}(AA) \times \frac{1}{4}(BB) = \frac{1}{16} AABVCC - 1 \\
 & \frac{2}{4}(Aa) \times \frac{1}{4}(BB) = \frac{2}{16} AaBVCC - 2 \\
 & \frac{1}{4}(aa) \times \frac{1}{4}(BB) = \frac{1}{16} aaBVCC - 1 \\
 & \frac{1}{4}(AA) \times \frac{2}{4}(Bb) = \frac{2}{16} AABbCC - 2 \\
 & \frac{2}{4}(Aa) \times \frac{2}{4}(Bb) = \frac{4}{16} AaBbCC - 4 \\
 & \frac{1}{4}(aa) \times \frac{2}{4}(Bb) = \frac{2}{16} aaBbCC - 2 \\
 & \frac{1}{4}(AA) \times \frac{1}{4}(bb) = \frac{1}{16} AabbCC - 1 \\
 & \frac{2}{4}(Aa) \times \frac{1}{4}(bb) = \frac{2}{16} AabbCC - 2 \\
 & \frac{1}{4}(aa) \times \frac{1}{4}(bb) = \frac{1}{16} aabbCC - 1
 \end{aligned}$$

г) Імовірне розщеплення за фенотипом при неповному домінуванні за геном А : ( $\frac{1}{4}AA : \frac{2}{4}Aa : \frac{1}{4}aa$ ) ; за геном В: ( $\frac{3}{4}B : \frac{1}{4}bb$ ). Знайшовши добуток імовірностей, одержимо:

$$\begin{aligned}
 \frac{3}{16} AABC; & \quad \frac{1}{16} AAbbC; \\
 \frac{6}{16} AaBC; & \quad \frac{2}{16} AabbC; \\
 \frac{3}{16} aaBC; & \quad \frac{1}{16} aabbC.
 \end{aligned}$$

**Відповідь:** а) рослина утворює 4 типи гамет;

б) Співвідношення фенотипів у потомстві при самозапиленні рослини за повного домінування складатиме:  $\frac{3}{4}(A) \frac{3}{4}(B) C = \frac{9}{16}ABC$ ;  $\frac{3}{4}(A) \frac{1}{4}(b) C = \frac{3}{16} AbC$  ;  $\frac{1}{4}(a) \frac{3}{4}(B) C = \frac{3}{16} aBC$ ;  $\frac{1}{4}(a) \frac{1}{4}(b) C = \frac{1}{16} abC$ ;

в) в потомстві цієї рослини при самозапиленні буде 9 генотипів:  $\frac{1}{16} AABVCC$ ;  $\frac{2}{16} AaBVCC$ ;  $\frac{1}{16} aaBVCC$ ;  $\frac{2}{16} AABbCC$ ;  $\frac{4}{16} AaBbCC$ ;  $\frac{2}{16} aaBbCC$ ;  $\frac{1}{16} AabbCC$ ;  $\frac{2}{16} AabbCC$ ;  $\frac{1}{16} aabbCC$ ;

г) при самозапиленні цієї рослини при неповному домінуванні за геном А одержимо 6 фенотипових класів у співвідношенні 3 : 6 : 3 : 1 : 2 : 1.

### Задачі для самостійного розв'язання

1. У кроля білий колір шерсті є рецесивним по відношенню до сірого, а хвиляста шерсть домінує над гладкою. Сірий хвилястий кроль схрещується з сірою гладкою самкою. У потомстві одержані білі хвилясті кролі. Як провести схрещування далі, щоб одержати побільше білих хвилястих кролів? Як перевірити чистоту лінії білих хвилястих кролів першого покоління?

2. При схрещуванні рослин пшениці, які мають щільний остистий колос, з рослиною, що має рихлий безостий колос, в  $F_1$  всі рослини мають безосте колосся середньої щільності. В  $F_2$  одержали безостих з щільним колосом – 58, безостих з колосом середньої щільності – 125, безостих з рихлим колосом – 18, остистих з колосом середньої щільності – 40, остистих з щільним колосом – 18, остистих з рихлим колосом – 21. Як успадковуються ознаки, що вивчаються? Які генотипи батьківських рослин?

3. Посіяна жовта зморшкувата горошина невідомого походження. Яке може бути за формою та забарвленням насіння на рослині, що виростає з цієї горошини? з зеленої зморшкуватої?

4. У гороха жовтий колір насіння  $A$  домінує над зеленим  $a$ , гладка поверхня насіння  $B$  – над зморшкуватою  $b$ .

а) гомозиготний жовтий гладкий горох схрещували з зеленим зморшкуватим. Визначити фенотип і генотип потомства в першому і другому поколіннях.

б) дигетерозиготних горох з жовтими гладкими насінинами схрещений з зеленим гетерозиготним зморшкуватим. Яке розщеплення за фенотипом і генотипом очікується в потомстві?

в) гетерозиготний зморшкуватий жовтий горох схрещений з зеленим гетерозиготним за гладкою формою насіння. Визначити розщеплення за фенотипом і генотипом в першому поколінні.

5. Рослина флокса з білими ( $W$ ) воронкоподібними ( $s$ ) квітками схрещена з рослиною, яке має кремові ( $w$ ) плоскі ( $S$ ) квіткі. З 76 потомків 37 мають квіткі білі плоскі і 39 кремові плоскі. Визначити генотипи батьківських рослин.

6. У запашного горошку високий зріст ( $T$ ) домінує над карликовим ( $t$ ), зелене забарвлення бобів ( $G$ ) – над жовтим ( $g$ ), а кругла форма насіння ( $R$ ) – над зморшкуватою ( $r$ ). Дати аргументовану відповідь на питання:

а) яке буде потомство наступних схрещувань (наведені генотипи батьків):

$$TTGgRr \times ttGgrr \qquad ttggRr \times TtGgrr$$

$$TTGGRr \times TtGgRr \qquad TtGgrr \times ttGgRr$$

б) яким буде фенотип гібридів  $F_1$  від схрещування гомозиготного карликового запашного горошка з зеленими зморшкуватими насінинами з гомозиготним високим жовтозерним круглонасінним горошком? Які гамети будуть утворюватись у гібрида  $F_1$ ? Яке буде розщеплення в  $F_2$  та обох  $F_b$ ?

7. При схрещуванні гороха, який має жовті і гладкі насінини, з такою самою рослиною одержано потомство в співвідношенні: жовтих гладких – 3, жовтих зморшкуватих – 1. Ці жовті зморшкуваті рослини знову схрещувалися з жовтими гладкими. В їхньому потомстві відбулося розщеплення на жовті гладкі і жовті зморшкуваті у відношенні 1:1. Одержані після другого схрещування жовті зморшкуваті рослини знову схрещувалися з жовтими гладкими. це потомство дало розщеплення на 3 жовтих гладких, 3 жовтих зморшкуватих, 1 зелений

гладкий, 1 зелений зморшкуватий. Визначити генотипи батьків і потомства за всіма трьома схрещуваннями.

**8.** При запиленні квіток зеленого гладкого гороха пилком жовтого зморшкуватого в потомстві одержані жовті гладкі, жовті зморшкуваті, зелені гладкі, зелені зморшкуваті плоди в рівних кількостях. Визначити генотипи батьків.

**9.** У вівса нормальний зріст домінує над гігантизмом, а рання стиглість – над пізньостиглістю. Ознаки успадковуються незалежно. Схрещуються ранньостигла рослина з нормальним ростом з пізньостиглою гігантом. Вихідні рослини гомозиготні. В якому поколінні і з якою ймовірністю з'являться гомозиготні ранньостиглі гіганти?

**10.** У морської свинки кудлата шерсть визначається геном  $R$ , гладка –  $r$ , коротка –  $L$ , довга –  $l$ , чорне забарвлення шерсті –  $B$ , біле –  $b$ .

Яким буде  $F_1$  і  $F_2$  при схрещуванні свинок, які розрізняються за алелями всіх трьох генів? Що одержимо при схрещуванні гібрида  $F_1$  з гладко- та довгошерстною білою свинкою?

**11.** Якими ознаками будуть володіти гібридні томати, одержані в результаті запилення червоноплідних рослин нормального зросту пилком жовтоплідних карликових, якщо відомо, що червоний колір плодів – домінантна ознака, карликовість – рецесивна, всі вихідні рослини гомозиготні і гени обох ознак знаходяться в різних хромосомах. Який результат буде при подальшому схрещуванні гібридів?

**12.** Курка і півень чорні чубаті. Від них одержано 13 курчат: 7 чорних чубатих, 3 бурих чубатих, 2 чорних без чуба, 1 бурий без чуба. Визначити генотипи півня і курки.

**13.** Гомозиготну рослину з пурпуровими квітками і коротким стеблом схрестили з гомозиготною рослиною з червоними квітками і довгим стеблом. Гібриди  $F_1$  мали пурпурові квітки і коротке стебло. При аналізуючому схрещуванні  $F_1$  з подвійною гомозиготою за рецесивними генами були одержані наступні нащадки:

52 – з пурпуровими квітками і коротким стеблом

47 – з пурпуровими квітками і довгим стеблом

49 – з червоними квітками і коротким стеблом

45 – з червоними квітками і довгим стеблом

Дати пояснення результатам.

**14.** У флоксів біле забарвлення квіток визначається геном  $W$ , кремове –  $w$ , плоский вінчик –  $S$ , воронкоподібний –  $s$ . Рослину з білими воронкоподібними квітками схрещено з рослиною, яка мала кремові плоскі квітки. У потомстві  $1/4$  рослин має квітки білі плоскі,  $1/4$  – білі воронкоподібні,  $1/4$  – кремові плоскі і  $1/4$  – кремові воронкоподібні. Визначити генотипи вихідних рослин.

**15.** У мишей ген чорного забарвлення домінує над алелем коричневого кольору, ген довгих вух – над алелем коротких вух, ген жорсткої шерсті над алелем м'якої шерсті. Чорна довговуха миша з жорсткою шерстю схрещена з коричневою коротковухою м'якошерстною особиною. Визначити фенотип і генотип потомства першого і другого поколінь.

**16.** Перед судово-медичним експертом поставлене завдання в'яснити, рідний чи прийомний син в сім'ї подружжя. Дослідження крові всіх трьох членів сім'ї показало наступні результати: у жінки резус-позитивна кров групи II, у її чоловіка – резус-негативна I групи, у дитини резус-позитивна кров IV групи. Яке заключення повинен дати експерт і на чому воно базується?

**17.** У людини карі очі домінують над блакитними, а здатність краще володіти правою рукою – над лівою. Чи може народитися лівша з карими очима і II-ою групою крові у кароокої правши з II групою крові, яка вийшла заміж за правшу з карими очима і гомозиготним за III-ю групою крові? Відповідь пояснити.

**18.** Полідактилія, короткозорість і карий колір очей успадковуються як домінуючі ознаки. Гени, що визначають ці ознаки, містяться в різних парах хромосом. Яка ймовірність народження кароокої дитини без аномалій, якщо обоє батьків гетерозиготні за всіма трьома генами?

**19.** У собак довжина шерсті, форма вух і присутність плям на тілі успадковуються незалежно один від одного. Довга шерсть (*l*) є рецесивною ознакою по відношенню до короткої (*L*), висяче вухо (*H*) домінує над стоячим (*h*), присутність білих плям на тілі (*S*) – над їх відсутністю. Схрестили гетерозиготних короткошерстних з білими плямами і стоячими вухами собак і гетерозиготних висловухих з білими плямами собак, які мають довгу шерсть. Одержали 40 цуценят.

Скільки різних типів гамет може утворювати кожна з батьківських тварин?

Скільки різних генотипів буде спостерігатися від такого схрещування?

Скільки різних фенотипів може зустрічатися серед цуценят?

Яка частина висловухих потомків буде мати коротку шерсть і білі плями на тілі? Яка частина цуценят буде довгошерстними?

**20.** Короткозорий (домінантна ознака) лівша (рецесивна ознака) вступає в шлюб з жінкою, нормальною за обома ознаками. Відомо, що у обох подружжя були брати і сестри, які хворіли на фенілкетонурію, але самі подружжя нормальні у відношенні цієї аномалії. В їхній сім'ї перша дитина була нормальна щодо всіх трьох ознак, друга була короткозорою лівшею, а третя опинилася хворою на фенілкетонурію. Визначити генотипи батьків та всіх трьох дітей та ймовірність їх появи в потомстві.

**21.** У людини карі очі домінують над блакитними, а здатність краще володіти правою рукою домінує над ліворукістю, причому гени обох ознак знаходяться в різних парах хромосом. Карокий чоловік – лівша жениться на блакитноокої жінці, яка краще володіє правою рукою, ніж лівою. У них народилася блакитноока дитина лівша. Визначити генотипи матері, батька і дитини.

**22.** У людини глухонімота успадковується як аутосомна рецесивна ознака, а подагра – як домінантна. Обидва гени знаходяться в різних парах хромосом. Визначити ймовірність народження глухонімої дитини із схильністю до подагри у глухонімої матері, яка страждала подагрою, і чоловіка з нормальним слухом і мовленням, хворого на подагру.

**23.** У людини лисість домінує над відсутністю лисини (у чоловіків) і рецесивна у жінок. Карокий лисий чоловік, батько якого не мав лисини і був блакитноокий, оженився на блакитноокої жінці, батько і всі брати якої були лисі. Визначити найбільш ймовірний фенотип дітей від цього шлюбу.

**24.** У людини синдактилія (зрощення пальців) та глаукома (порушення відтоку внутріочної рідини, що призводить до втрати зору), визначається аутосомними домінантними генами, локалізованими в різних парах хромосом. Жінка, яка страждала глаукомою, вийшла заміж за чоловіка з синдактилією. Матір жінки, як і більшість її родичів, страждала глаукомою, а батько був здоровим щодо цього захворювання. У матері чоловіка була синдактилія, а всі родичі по лінії батька не мали цієї аномалії. Визначити ймовірність народження дитини з двома захворюваннями і дитини з одним з цих спадкових порушень.

**25.** Гомозиготна дрозофіла чорного кольору із загнутими крилами і без щетинок схрещена з дрозофілою дикої лінії (сірого кольору з нормальними крилами і щетинками). Визначити, які будуть гібридні особини і яке потомство буде одержано в результаті схрещувань між собою цих гібридів? Відомо, що рецесивні гени чорного забарвлення, загнутих крил і відсутності щетинок знаходяться в різних парах хромосом (мутації *black*, *bert*, *spineless*). Скласти схему аналізуючого схрещування.

**26.** У курей біле оперіння (*I*) домінує над забарвленим (*i*), опереність гомілки (*F*) – над голоногістю (*f*), горіхоподібний гребінь (*R*) – над листовидним (*r*) Схрещена гомозиготна біла з опереними ногами і горіхоподібним гребенем курка з забарвленим голоногим з листовидним гребінцем півнем. Яка частина білих оперених з горіхоподібним гребінцем нащадків  $F_2$  від цього схрещування не дасть розщеплення при схрещуванні із забарвленими голоногими з простим гребінцем птахами?

**27.** У плодів кавуна кірка може бути зелена або смугаста, форма плода – довга або кругла. Гомозиготна рослина з довгими зеленими плодами схрещена з гомозиготною рослиною, яка має круглі смугасті плоди. В  $F_1$  плоди круглі зелені.



Яке буде потомство при схрещуванні сортів з круглими зеленими та довгими зеленими плодами?

**28.** У дрогофіли відсутність очей (*eyeless*) успадковується як рецесивна ознака, а нормальна будова крил домінує над зачатковими (*vestigial*). Муха без очей з нормальними крилами, гетерозиготна за геном зачаткових крил, схрещена з мухою, гетерозиготною за геном *eyeless*, яка має нормальні очі і зачаткові крила. Визначити генотип і фенотип потомства.

**29.** Самець морської свинки, який має довгу (*a*) чорну (*B*) кудлату (*C*) шерсть, схрещений із самкою, шерсть якої кудлата коротка і біла. В декількох пометах цієї пари одержано 15 кудлатих короткошерстних чорних свинок, 13 кудлатих довгошерстних чорних, 4 гладких короткошерстних чорних і 5 гладких довгошерстних чорних. 1) Визначити генотипи батьків. 2) Яке очікується співвідношення різних фенотипових класів?

**30.** При схрещуванні дрогофіли з нормальними очима та крилами з мухою без очей, яке має нормальні крила, в потомстві одержано мух:  $\frac{3}{8}$  з нормальними очима і крилами,  $\frac{3}{8}$  – без очей з нормальними крилами,  $\frac{1}{8}$  – з нормальними очима і зачатковими крилами,  $\frac{1}{8}$  – без очей з зачатковими крилами. Визначити генотипи батьківських особин.

**31.** У курей чорне забарвлення оперіння визначається геном *E*, буре – *e*, присутність чуба – *C*, відсутність – *c*. Бурий чубатий півень схрещений з чорною куркою без чуба. В їх потомстві половина бурих чубатих і половина чорних чубатих. Які генотипи батьків – півня і курки? Навести схему схрещувань.

**32.** Відомо, що рослина має генотип *AaBbCc*.

а) скільки типів гамет може продукувати ця рослина?

б) скільки фенотипів і в якому співвідношенні може бути отримано при самозапиленні цієї рослини, якщо припустити повне домінування за всіма парами алелів і незалежне успадкування?

в) скільки генотипів і в якому співвідношенні буде представлено в потомстві від самозапилення цієї рослини?

**33.** У собак чорний колір шерсті домінує над кавовим, а коротка шерсть – над довгою. Обидві пари алелів не зчеплені. 1) Яку частину чорних короткошерстних цуценят можна очікувати від схрещування двох особин, гетерозиготних за обома ознаками? 2) Мисливець купив собаку чорного з короткою шерстю і хоче впевнитись, що він не несе алелів кавового кольору та довгої шерсті. Якого партнера за фенотипом і генотипом потрібно підібрати, щоб перевірити генотип купленого собаки?

**34.** Схрещуються особини *AaBbCcDd* та *AabbCCDd*. Яку частину в потомстві складуть особини з генотипом: *AABbCcdd*, *aaBbCcDd*, *AaBbCcdd*?

**35.** У шкідливої комахи – комара (*Culex*) ген *Kuf* – вкорочення крила імаго – розміщений в третій групі зчеплення, а ген рубинових очей (*ru*) лежить в другій хромосомі. Схрещували комарів з короткими крилами, але нормальними очима.

ма, з самками, які мали рубинові очі. В якому поколінні і з якою ймовірністю в потомстві від цього схрещування з'являться особини з рубиновими очима і вкороченими крилами?

**36.** Серпоподібноклітинна анемія і таласемія (анемія Кулі) успадковуються як дві ознаки з неповним домінуванням; гени не зчеплені між собою і знаходяться в аутосомах. У гетерозигот за серпоподібноклітинною анемією, так само, як і у гетерозигот за таласемією, захворювання не має чітко вираженої клінічної картини, але в усіх випадках носії стійкі до малярії. У подвійних гетерозигот (дигібридів за обома парами ознак) розвивається мікродрепаноцитарна анемія (В.П.Єфроїмсон, 1968). Гомозиготи за серпоподібноклітинною анемією і таласемією вмирають у дитинстві. Визначити ймовірність народження здорових дітей в сім'ї, де один з батьків гетерозиготний за серпоподібноклітинною анемією, але нормальний за таласемією, а другий – гетерозиготний за таласемією але нормальний у відношенні серпоподібноклітинної анемії.

**37.** Батьки мають II та III групи крові. У них народилася дитина з I групою крові і хвора на серпоподібноклітинну анемію (успадкування аутосомне з неповним домінуванням, не зчеплене з групами крові). Визначити ймовірність народження хворих дітей з IV групою крові.

**38.** Дві клітини евглени зливаються в одну диплоїдну спору. Одна клітина має очко-стигму і жовтий хроматофор, друга не має стигми, але хроматофор у неї зелений. Яке потомство і в якому співвідношенні слід очікувати при проростанні цієї спори? Зверніть увагу, що евглени гаплоїдні.

**39.** Схрещуються особини  $AaBbCcEe$  та  $AaBbCCee$ . Яку частину потомства складуть особини генотипу  $AabbCCee$ ,  $aabbcssee$ ,  $AaBBccEE$ ?

**40.** У дурмана пурпурне забарвлення квіток ( $P$ ) домінує над білим ( $p$ ), а колючі насінні коробочки ( $S$ ) – над гладкими ( $s$ ). Пурпурно квіткова гладка рослина, схрещена з білоквітковою колючою, дала 320 пурпурно-квіткових колючих і 312 пурпурноквіткових гладких. Визначити фенотипи й генотипи нащадків, одержаних від схрещування цих двох генотипів  $F_1$  між собою.

## РОЗДІЛ 6. АНАЛІЗ ПРИЧИН ПОРУШЕННЯ МЕНДЕЛІВСЬКИХ ЗАКОНОМІРНОСТЕЙ РОЗЩЕПЛЕННЯ ПРИ НЕЗАЛЕЖНОМУ УСПАДКУВАННІ ОЗНАК

Всі відхилення у співвідношенні фенотипових класів  $F_2$  при незалежному успадкуванні ознак можна поділити на дві групи:

– відхилення, що спостерігаються при взаємодії неалельних генів (розщеплення за генотипом не змінюється, зміни відбуваються лише за кількісним співвідношенням фенотипів);

– відхилення, що пояснюються особливостями успадкування окремих генів (зчеплене успадкування, зчеплене зі статтю, нехромосомне успадкування тощо).

### 6.1. Взаємодія неалельних генів

Причинами відхилень у розщепленні за фенотипом найчастіше є різні типи взаємодії неалельних генів. Гени називаються **неалельними**, якщо вони знаходяться у різних локусах гомологічних хромосом або у різних, негомологічних хромосомах. При їх незалежному успадкуванні може спостерігатися порушення закономірностей менделівського розщеплення ознак в  $F_2$  у порівнянні з класичними формулами  $9:3:3:1$  і т.п. При цьому розщеплення за генотипом, як правило, не змінюється.

У цьому випадку алелі різних генів взаємодіють один з одним. При цьому в потомстві дигетерозиготи  $F_2$  спостерігатимуться незвичні співвідношення розщеплення за фенотипом  $9:3:4$ ,  $9:7$ ,  $13:3$ ,  $15:1$  та ін. в залежності від характеру взаємодії генів. Генетичний аналіз такого успадкування свідчить, що ці незвичні розщеплення являють собою видозмінення загальної формули  $9:3:3:1$ .

Задачі на взаємодію неалельних генів розв'язуються за схемою, запропонованою для дигібридного схрещування, оскільки тут успадкування різних пар алелів також відбувається незалежно і, крім того, в результаті злиття гамет утворюються ті ж самі сполучення генів, що й для дигібридного схрещування. Необхідно лише пам'ятати про характер взаємодії генів, правильно визначати фенотипи потомства та генотипи батьківських форм.

Генетичний аналіз характеру взаємодії неалельних генів найчастіше проводиться в двох напрямках:

1. за фенотипом батьків і типом взаємодії неалельних генів визначити генотип і фенотип потомства;

2. за розщепленням в потомстві визначити фенотип і генотип батьків і характер взаємодії неалельних генів.

## Приклади розв'язання задач

У випадку **комплементарності** домінантні алелі двох генів при спільному знаходженні в генотипі ( $A-B-$ ) зумовлюють розвиток нової ознаки в порівнянні з дією кожного з них окремо ( $A-bb$  та  $aaB-$ ), причому в  $F_2$  спостерігається розщеплення за фенотипом у таких співвідношеннях:  $9:7$ ,  $9:3:3:1$ ,  $9:6:1$ ,  $9:3:4$ .

**а) розщеплення за фенотипом в  $F_2$  у співвідношенні  $9:7$**  спостерігається при комплементарній взаємодії домінантних алелів двох генів, які не мають самостійного проявлення:  $AAbb \times aaBB \rightarrow AaBb$ ;  $AaBb \times AaBb \rightarrow 9A-B-; 7(3aaB-; 3A-вв; 1aabb)$ .

**Задача 1.** Провели гібридизацію двох рослин запашного горошку - з білими пазушними та білими верхівковими квітками. В  $F_1$  усі рослини були з пурпурними пазушними квітками, а в  $F_2$  відбулося розщеплення у співвідношенні: 415 рослин з пурпурними пазушними, 140 – з пурпурними верхівковими, 350 – з білими пазушними, 95 – з білими верхівковими квітками. Як успадковуються ці ознаки? Яку рослину слід вибрати, щоб провести аналізуюче схрещування? Які результати можна очікувати?

**Розв'язання:** 1) Аналізуємо успадкування кожної пари ознак.

**За забарвленням квіток** оскільки в  $F_1$  - одноманітність, вихідні рослини гомозиготні. В  $F_2$  спостерігалася розщеплення: за пурпурними квітками – 415 + 140 = 555; за білими – 350 + 95 = 445. Розщеплення не моногенного типу (не 3:1). Тому припускаємо дигенне успадкування. Знаходимо величину одного можливого сполучення гамет – 1000 (415 + 140 + 350 + 95) : 16 = 62,5. Визначаємо розщеплення у досліді: 555 : 62,5 = 8,9; 445 : 62,5 = 7,1, тобто приблизно 9:7. Перевірка  $H_0$  за  $\chi^2$  ( $\chi^2 = 0,29$ ,  $p > 0,50$ ) це співвідношення не відкидає. Отже, ознака контролюється двома генами, що взаємодіють за типом комплементарності: пурпурне забарвлення - результат взаємодії домінантних алелів двох генів - А та В, кожний з яких, окремо знаходиться у генотипі, ані в домінантному, ані в рецесивному стані не дають забарвлення. Визначаємо генотипи вихідних рослин:  $AAbb$  та  $aaBB$ . Оскільки обидві рослини мають білі квітки, а в  $F_1$  квітки пурпурні, генотип гібридів  $F_1$   $AaBb$ . Але за даними досліді не можна точно встановити, яка з батьківських форм має генотип  $AAbb$ , яка -  $aaBB$ .

**За розміщенням квіток на пагоні** в  $F_1$  спостерігалася одноманітність, отже, вихідні рослини були за цією парою ознак гомозиготними. В  $F_2$  пазушних квіток опинилося 765 (415 + 350), верхівкових – 235 (140 + 95). Оскільки спостерігаємо розщеплення на два фенотипових класи з переважанням пазушного розміщення над верхівковим, припускаємо моногенне успадкування ознак. Знаходимо величину одного можливого сполучення гамет: 1000 : 4 = 250. Розщеплення в досліді - 765 : 250 = 3,1; 235 : 250 = 0,9, тобто приблизно 3:1. Перевірка гіпотези про моногенне розщеплення за співвідношенням 3:1 за  $\chi^2$  ( $\chi^2 = 1,2$ ,  $p > 0,20$ ) її не відкидає.

Вводимо позначення алелів: С - пазушне, с – верхівкове розміщення квіток. Генотипи вихідних рослин СС - пазушн., сс - верх., гібриди F<sub>1</sub> - Сс.

2) Аналізуємо розщеплення за двома ознаками, які контролюються трьома генами. Пропонуємо нульову гіпотезу Н<sub>0</sub>: ознаки успадковуються незалежно, отже, за теорією ймовірності має бути наступне розщеплення : (3 паз. : 1 верх.) × (9 пурп. : 7 біл.) = 27 пурп. паз. : 21 біл.паз. : 9 пурп. верх. : 7 біл. верх. Знаходимо величину одного можливого сполучення гамет у розщепленні - 1000 : 64 = 15,6. Розщеплення в досліді - 415 : 15,6 = 26,6; 140 : 15,6 = 8,9; 350 : 15,6 = 22,4; 95 : 15,6 = 6,1, тобто приблизно 27:9:21:7. Перевірка гіпотези за  $\chi^2$  ( $\chi^2 = 3,93$ ,  $p > 0,20$ ) її не відкидає.

3) Для того, щоб провести аналізуюче схрещування, слід тригібридну форму АаВвСс (рослину з пурпурними пазушними квітками) схрестити з аналізатором ааввсс (з білими верхівковими квітками). У результаті в потомстві слід очікувати розщеплення за генотипом у співвідношенні:

1/8 АаВвСс; 1/8 АаВвсс; 1/8 АаввСс; 1/8 Ааввсс; 1/8 ааВвСс; 1/8 ааВвсс; 1/8 ааввСс; 1/8 ааввсс.

Розщеплення за фенотипом у данному випадку складатиме: 1/8 пурпурних пазушних; 1/8 пурпурних верхівкових; 3/8 білих пазушних; 3/8 білих верхівкових.

**Відповідь:** забарвлення квіток контролюється двома незалежно успадкованими генами, що взаємодіють за типом комплементарності з розщепленням - 9 пурп. : 7 біл. Розміщення квіток на пагоні контролюється одним геном з домінуванням пазушного розміщення над верхівковим. Ознаки успадковуються незалежно, гени не зчеплені. Генотипи вихідних рослин: біл.пазушн. ААbbCC або ааВВСС, біл.верх. – ааВвсс або ААbbсс, генотип гібридів F<sub>1</sub> - АаВвСс. Для проведення аналізуючого схрещування слід тригібридну форму АаВвСс (рослину з пурпурними пазушними квітками) схрестити з аналізатором ааввсс (з білими верхівковими квітками). Розщеплення за фенотипом у данному випадку складатиме: 1/8 пурпурних пазушних; 1/8 пурпурних верхівкових; 3/8 білих пазушних; 3/8 білих верхівкових.

**б) розщеплення за фенотипом у співвідношенні 9:3:3:1 в F<sub>2</sub>** спостерігається тоді, коли кожний з двох комплементарних генів має самостійне фенотипове проявлення, а взаємодія цих генів визначає появу нової ознаки.

**Задача 2.** За схрещування курей та півнів, що мають горіхоподібні гребені, одержали 279 курчат з горіхоподібним гребнем, 115 з горохоподібним, 106 з розоподібним, 35 з простим. Поясніть результати, визначте генотипи вихідних курей та півнів.

**Розв'язання:** 1) В F<sub>1</sub> спостерігається одноманітність та нове проявлення ознаки, отже, вихідні батьківські форми були гомозиготними; ознака контролюється не однією парою алелів.

2) В  $F_2$  розщеплення не моногенного типу - 4 фенотипових класи. Припускаємо дигенне успадкування. Визначаємо величину одного можливого сполучення гамет -  $535 : 16 = 33,4$ . Розщеплення в досліді -  $279 : 33,4 = 8,4$ ;  $115 : 33,4 = 3,5$ ;  $106 : 33,4 = 3,0$ ;  $35 : 33,4 = 1,0$ , тобто приблизно 9:3:3:1. Перевірка за  $\chi^2$  ( $\chi^2 = 4,14$ ,  $p > 0,02$ ) гіпотези про успадкування з розщепленням 9:3:3:1 її не відкидає. Отже, ознака визначається комплементарною взаємодією двох генів: А-В - горіхоподібний, А-*bb*- горохоподібний, *aa*В- - розоподібний та *aabb*- простий. Характер розщеплення свідчить про незалежне успадкування генів А та В. Генотипи батьківських форм: горохоподібний - АА*bb*, розоподібний - *aa*ВВ, генотип гібридів  $F_1$  - АаВв.

**Відповідь:** форма гребеня у курей контролюється двома незалежно успадкованими генами, які взаємодіють за типом комплементарності з розщепленням 9:3:3:1. Генотип півнів - *aa*ВВ, курей - АА*bb*, генотип гібридів  $F_1$  - АаВв.

**в) розщеплення за фенотипом в  $F_2$  у співвідношенні 9:6:1** спостерігається, якщо неалельні гени кожний окремо викликають розвиток тієї ж самої ознаки, їх взаємодія – іншої, а у дигомозиготи за рецесивними алелями цих генів спостерігається третя ознака:

$AAbb \times aaBB \rightarrow AaBb$  ;  $AaBb \times AaBb \rightarrow 9A-B- : 6(3A-bb \text{ та } 3aaB-) : 1aabb$ .

**Задача 3.** У гарбуза (*Cucurbita pepo*) є сорти з різною формою плоду: сферичною, дископодібною і подовженою. Від схрещування рослин з плодами сферичної форми (різного походження) з'являються гібридні рослини, які мають плоди тільки дископодібною форми. В  $F_2$  від схрещування рослин  $F_1$  між собою з'являються всі три можливих фенотипових класи у співвідношенні: 9 дископодібних: 6 сферичних:1 подовжених. Визначити тип успадкування цих ознак і генотипи батьківських форм.

Дано:	<b>Розв'язання:</b>
А – ген сферичної форми	Р : ААВВ <sup>(сфер)</sup> х <i>aa</i> ВВ <sup>(сфер)</sup> .
а – ген подовженої форми плоду	$F_1$ : АаВв <sup>(дископод.)</sup> х АаВв <sup>(дископод.)</sup>
В – ген сферичної форми	$F_2$ : 9А-В- <sup>(дископод.)</sup> : 3 <i>aa</i> В- <sup>(сфер)</sup> :
в – ген подовженої форми	3А- <i>vv</i> <sup>(сфер.)</sup> : 1 <i>aabb</i> <sup>(подовжен)</sup>
А-В – дископодібна форма	
Р – ?	
$F_1$ – ?	
$F_2$ – ?	

**Відповідь:** тип успадкування ознак – комплементарність; генотипи батьківських форм АА*bb* та *aa*ВВ.

г) розщеплення за фенотипом в  $F_2$  у співвідношенні 9:3:4 спостерігатиметься, якщо домінуючий алель одного з двох комплементарних генів (наприклад,  $A$ ) діє самостійно, а інший ген ( $B$ ) лише в присутності гена  $A$ : ( $AAbb \times aaBB \rightarrow AaBb$ ;  $AaBb \times AaBb \rightarrow 9A-B-; 3A-bb; 4(3aaV-: 1aавв)$ ).

**Задача 4.** У льону (*Linum usitatissimum*) алель  $A$  визначає забарвлений вінчик,  $a$  – незабарвлений вінчик (білий),  $B$  – блакитний колір квітки,  $b$  – рожевий. При схрещуванні рослин льону з рожевими та білими квітками гібридне потомство має квітки блакитного кольору, а в  $F_2$  спостерігається розщеплення у співвідношенні: 87 блакитних; 39 рожевих; 28 білих квіток. Визначити тип успадкування ознак і розщеплення в  $F_1$  та  $F_2$  за генотипом.

**Дано:**

$A$  – ген забарвленого вінчика  
 $a$  – ген незабарвленого вінчика (білий)

$B$  – ген блакитного забарвлення

$b$  – ген рожевого забарвлення

$P$ :  $AAbb \times aaBB$

$F_1$ :  $AaBb$

$n F_2$ : 87 $A-B-$ :39 $A-bb$ :28 $aaV-; aabb$

$F_2$  -?

**Розв’язання:**

1) Припускаємо дигенне успадкування.

Визначаємо величину одного можливого сполучення гамет -154

$(87+39+28)=9,6$ . Розщеплення в досліді – 87:

$9,6=9,06$ ;  $39: 9,6=4,06$ ;  $28: 9,6 = 2,9$ ; Отже.

Співвідношення фенотипів в  $F_2$ : 9:3:4.

На основі гібридологічного аналізу складаємо схему схрещування:

$P$ :  $AAbb$  (рожевий)  $\times$   $aaBB$  (білий)

$F_1$ :  $AaBb$  (блакитний)  $\times$   $AaBb$  (блакитний)

$F_2$ :

	♂	AB	aB	Ab	ab
♀	AB	AABB	AaBB	AABb	AaBb
	aB	AaBB	aaBB	AaBb	aaBb
	Ab	AABb	AaBb	AAbb	Aabb
	ab	AaBb	aaBb	Aabb	aabb

$F_2$ : 9 $A-B-$  : 3 $A-bb$  : 3 $aaV-$  : 1 $aавв$

блак. : рож. : білих

**Відповідь:** тип успадкування ознак - комплементарність,  $F_1$ :  $AaBb$  (блакитний),  $F_2$ : 9 $A-B-$  : 3 $A-bb$  : 3 $aaV-$  : 1 $aabb$ .

При **епістазі** відбувається пригнічення дії одного гена іншим, неалельним йому ( $A > B$  або  $A > b$ ). Ген – пригнічувач ознаки називається **інгібітором або супресором**, а ген, проявлення якого пригнічується – **гіпостатичним геном**. При **домінантному епістазі** інгібітор домінантний, в  $F_2$  спостерігається два види розщеплення за фенотипом – у співвідношенні  $12:3:1$  та  $13:3$ .

**а) розщеплення за фенотипом в  $F_2$  у співвідношенні  $12:3:1$**  спостерігається, якщо  $A > B$ , причому гени  $A$  і  $B$  кожний окремо контролюють проявлення різних ознак:

$$AAbb \times aaBB \rightarrow AaBb; AaBb \times AaBb \rightarrow 12 (9A-B- : 3 A-вв) : 3aaB- : 1aabb.$$

**Задача 5.** При схрещуванні гарбузів з білими плодами в  $F_1$  одержали 67 рослин з білими, 19 з жовтими та 6 із зеленими плодами. Пояснити результати, визначити генотипи вихідних рослин. Що одержимо, якщо схрестити вихідну рослину із зеленоплідною з  $F_1$ ?

#### **Розв'язання:**

1) Оскільки в  $F_1$  спостерігається розщеплення, вихідні рослини гетерозиготні.

2) Розщеплення в потомстві гібридів не відповідає такому при моногенному успадкуванні (тобто не  $1:2:1$ ); тому припускаємо дигенне успадкування. Знаходимо величину одного можливого сполучення гамет –  $92 (67+19+6) : 16 = 5,75$ . Розщеплення в досліді –  $67 : 5,75 = 11,6$ ;  $19 : 5,75 = 3,3$ ;  $6 : 5,75 = 1$ , тобто приблизно  $12:3:1$ . Перевірка нульової гіпотези  $H_0$  про дигенне успадкування з розщепленням  $12:3:1$  за  $\chi^2$  ( $\chi^2 = 0,25$ ,  $p > 0,80$ ) її не відкидає. Отже, забарвлення визначається взаємодією двох генів за типом домінантного епістаза:  $A$  – пригнічувач (інгібітор) будь-якого забарвлення, в його присутності плоди білі;  $a$  – ген проявлення забарвлення, яке залежить від іншого гена;  $B$  – жовте забарвлення,  $b$  – зелене забарвлення. Обидва типи забарвлення проявляються тільки в присутності алеля  $a$  ( $aaB-$  - жовте,  $aabb$  – зелене).

3) Вихідні рослини мали білі плоди, тому в їхньому генотипі присутній алель  $A$  (інгібітор). Поява в потомстві жовтих плодів свідчить про присутність у вихідних рослин алеля  $B$ . Поява зелених плодів вказує на гетерозиготність вихідних рослин за обома генами, отже, генотип вихідних рослин  $AaBb$ . Таким чином, характер розщеплення свідчить про незалежне успадкування генів  $A$  та  $B$ .

4) Схрещування вихідних рослин  $AaBb$  із зеленоплідним ( $aabb$ ) є аналізуючим. В  $F_{ан.}$  можливе утворення чотирьох генотипів із рівною ймовірністю:  $AaBb$ ,  $Aabb$ ,  $aaBb$ ,  $aabb$ . Особини з генотипами  $AaBb$  і  $Aabb$  матимуть білі плоди, розщеплення в  $F_{ан.}$   $2/4$  біл. :  $1/4$  жовт. :  $1/4$  зел. **Відповідь:** Забарвлення плодів гарбуза контролюється двома незалежно успадкованими генами, які взаємодіють за типом домінантного епістаза з розщепленням  $12:3:1$ . Генотип вихідних рослин  $AaBb$ . При схрещуванні цих вихідних рослин із зеленоплідними потомства  $F_1$  відбуватиметься розщеплення у співвідношенні фенотипових класів –  $1/2$  біл. :  $1/4$  жовт. :  $1/4$  зел.



**б) розщеплення за фенотипом в  $F_2$  у співвідношенні 13:3** спостерігається, якщо рецесивний алель, який пригнічується, має той самий фенотиповий ефект, що й домінуючий інгібітор ( $I = a$ ):

$P: AABV \times aabb \rightarrow AaBb$ ;

$F_1: AaBb \times AaBb \rightarrow F_2: 13 (9 A-B-; 3aaB-; 1 aabb) : 3A-bb$ .

**Задача 6.** При схрещуванні курей з білим і чорним оперінням у першому поколінні одержали лише білих курчат, а в другому - 56 білих та 14 чорних. Повторивши дослід, у другому поколінні одержали 163 білих та 37 чорних курчат. Пояснити розщеплення. Як успадковуються біле та чорне забарвлення оперіння курей, залучених у схрещування? Які генотипи вихідних особин? Чим можна пояснити різницю між першим та другим дослідом? Як перевірити правильність вашого припущення?

**Розв'язання:** 1) Оскільки в  $F_1$  спостерігається одноманітність потомства, то батьки – гомозиготні. Висуваємо нульову гіпотезу ( $H_0$ ): оскільки розщеплення у наступному поколінні приблизно 3:1, то перевіряємо наявність моногенного успадкування. Величина одного класу в розщепленні:  $70 : 4 = 17,5$ . Розщеплення в досліді:  $56 : 17,5 = 3,2$ ;  $14 : 17,5 = 0,8$ , тобто 3:1 ( $\chi^2 = 0,93$ ,  $p > 0,50$ ).  $H_0$  не відкидається.

2) Оскільки в повторному схрещуванні використовували тих самих птахів, що й у попередньому досліді, перевіряємо за  $\chi^2$  вже запропоновану гіпотезу про моногенне успадкування з розщепленням 3:1 ( $\chi^2 = 4,5$ ,  $p > 0,02$ ).  $H_0$  - відкидається! Пропонуємо іншу гіпотезу ( $H_0^2$ ) – розщеплення відбувається за двома незчепленими генами. Тоді величина одного класу в розщепленні:  $200 : 16 = 12,5$ . Розщеплення в досліді:  $163 : 12,5 = 13$ ;  $37 : 12,5 = 2,9$ , тобто 13:3.  $\chi^2 = 0,007$ ,  $p > 0,90$ .  $H_0^2$  не відкидається.

3) Перевіряємо за методом  $\chi^2$  гіпотезу  $H_0^2$  у першому досліді:  $F_2 : 56 : 14 = 13 : 3$ ,  $\chi^2 = 0,10$ ,  $p > 0,70$ .  $H_0^2$  не відкидається.

4) Перевіряємо за методом  $\chi^2$  гіпотезу  $H_0^2$  за сумарними даними двох дослідів:  $F_2: 270 \text{ біл.} : 51 \text{ чорн.} = 13 : 3$  ( $\chi^2 = 0,0024$ ,  $p > 0,95$ ). Різниця у результатах дослідів пояснюється малою величиною вибірки в першому досліді: метод  $\chi^2$  на більшій за розмірами вибірці дозволив відкинути помилкову гіпотезу про моногенне успадкування з розщепленням 3:1.

**Відповідь:** 1) Ознака контролюється двома генами, що взаємодіють за типом домінуючого епістаза:  $A$  - ген-інгібітор,  $a$  – ген проявлення забарвлення,  $B$  – чорне забарвлення;  $b$  - біле забарвлення. Таким чином, біле забарвлення мають птахи, в генотипі яких є інгібітор  $A$ :  $A-B-$ ,  $A-bb$ , та птахи з генотипом  $aabb$ . Чорне забарвлення спостерігається у птахів з генотипами  $aaBB$  та  $aaBb$ . Гени не зчеплені.

2) Генотипи птахів у схрещуваннях:  $P: AAbb$  (біл.),  $aaBB$  (чорн.),  $F_1 AaBb$  (біл.),  $F_2$  біл. 13 (9  $A-B-$  + 3  $A-bb$  + 1  $aabb$ ) : 3 $aaB-$  (чорн.).

При **рецесивному епістазі** ( $aa > B$  – або  $bb$ ) інгібітор рецесивний. Як і в одному з випадків комплементарної взаємодії генів, співвідношення фенотипів в  $F_2$  при рецесивному епістазі виражається формулою  $9 : 3 : 4 : AAbb \times aaBB \rightarrow AaBb; AaBb \times AaBb \rightarrow 9A - B - : 3A - bb : 4 aaB -$  та  $aabb$ .

Дійсно, у прикладі із забарвленням вінчика льону рецесивний алель ( $a$ ) не дозволяє проявитися ані блакитному, ані рожевому забарвленню ( $a > B$  та  $a > b$ ), тобто пригнічує їх (див. комплементарність).

У випадку **полімерії** спостерігається однозначна дія генів. Для підкреслення подібності, однакової дії декількох різних генів на проявлення однієї ознаки, їх позначають однаковими символами, додаючи лише різні цифри:  $A_1, A_2$  і т.д.

У випадку **некумулятивної полімерії** характер проявлення ознаки не змінюється в залежності від кількості доміантних алелів різних генів у генотипі. Наприклад, у курей (*Gallus gallus*) опереність ніг визначається доміантними алелями різних генів:  $A_1$ , та  $A_2$ .

$$P : A_1A_1A_2A_2 \text{ (з оперінням)} \times a_1a_1a_2a_2 \text{ (без оперіння)}$$

$$F_1 : A_1a_1A_2a_2 \text{ (з оперінням)} \times A_1a_1A_2a_2 \text{ (з оперінням)}$$

$F_2$ :

$\begin{matrix} \text{♂} \\ \text{♀} \end{matrix}$	$A_1A_2$	$A_1a_2$	$a_1A_2$	$a_1a_2$
$A_1A_2$	$A_1A_1A_2A_2$	$A_1A_1A_2a_2$	$A_1a_1A_2A_2$	$A_1a_1A_2a_2$
$A_1a_2$	$A_1A_1A_2a_2$	$A_1A_1a_2a_2$	$A_1a_1A_2a_2$	$A_1a_1a_2a_2$
$a_1A_2$	$A_1a_1A_2A_2$	$A_1a_1A_2a_2$	$a_1a_1A_2A_2$	$a_1a_1A_2a_2$
$a_1a_2$	$A_1a_1A_2a_2$	$A_1a_1a_2a_2$	$a_1a_1A_2a_2$	$a_1a_1a_2a_2$

$$F_2: 9A_1A_2 - : 3 A_1 - a_1a_2 : 3 a_1a_1 A_2 - : 1 a_1 a_1a_2a_2$$

з оперінням ніг ( 15/16) : без оперіння ( 1/16)

В  $F_2$  серед 15/16 гібридів з оперінням ніг є й такі, котрі мають чотири доміантні алелі в генотипі ( $A_1A_1A_2A_2$ ), і три ( $A_1A_1A_2a_2$ ), і два ( $A_1a_1A_2a_2$ ), і один ( $A_1a_1a_2a_2$ ); характер оперіння від цього не залежить.

При **кумулятивній полімерії** ступінь вираження ознаки залежить від кількості доміантних алелів у генотипі. За таким типом успадковуються всі кількісні ознаки – ріст, вага, яйценоскість курей, кількість молока та його жирність, кількість білка в ендоспермі, швидкість перебігу біохімічних реакцій організму, властивості нервової системи тварин і т.д.

Шведський генетик Нільсон-Еле в 1908 році схрещував лінії пшениці, які розрізнялися за забарвленням зерна: з темно-червоним і білим забарвленням. Темно-червоне забарвлення зерна спостерігалось у особин, в генотипі яких були дві алельні пари доміантних полімерних генів у гомозиготному стані –  $A_1A_1A_2A_2$ . Рецесивна дигомозигота за цими генами  $a_1a_1a_2a_2$  обумовлює біле забарвлення зерна. При схрещуванні цих форм в  $F_1$  насінини були червоними ( $A_1a_1A_2a_2$ ), а в  $F_2$  відбулося розщеплення (в залежності від кількості алелів  $A_1$  та  $A_2$ ) на ряд форм з градацією забарвлення від темно-червоного до білого:

$$P : A_1A_1A_2A_2 \text{ (темно-червоне)} \times a_1a_1a_2a_2 \text{ (біле)}$$

$$F_1 : A_1a_1A_2a_2 \text{ (світло-червоне)} \times A_1a_1A_2a_2 \text{ (світло-червоне)}$$

$F_2$ :  $1 A_1A_1A_2A_2$  :  $2 A_1A_1A_2a_2$  :  $2 A_1a_1A_2A_2$  :  
 темно-червоне (1/16)                      червоне (4/16)

$4 A_1a_1A_2a_2$  :  $1 A_1A_1a_2a_2$  :  $1 a_1a_1A_2A_2$  :  $2A_1a_1a_2a_2$  :  $2a_1a_1A_2a_2$  :  
 світло-червоне (6/16)                      блідо-червоне (4/16)

$1a_1a_1a_2a_2$   
 біле (1/16)

$F_2$ :

♂ \ ♀	$A_1A_2$	$A_1a_2$	$a_1A_2$	$a_1a_2$
$A_1A_2$	$A_1A_1A_2A_2$ $A_2$	$A_1A_1A_2a_2$ 2	$A_1a_1A_2A_2$ 2	$A_1a_1A_2a_2$
$A_1a_2$	$A_1A_1A_2a_2$	$A_1A_1a_2a_2$	$A_1a_1A_2a_2$	$A_1a_1a_2a_2$
$a_1A_2$	$A_1a_1A_2A_2$ 2	$A_1a_1A_2a_2$	$a_1a_1A_2A_2$	$a_1a_1A_2a_2$
$a_1a_2$	$A_1a_1A_2a_2$	$A_1a_1a_2a_2$	$a_1a_1A_2a_2$	$a_1a_1a_2a_2$

Таким чином, особини  $F_2$  при полімерному успадкуванні утворюють безперервний варіаційний ряд за кількісним вираженням певної ознаки. Якщо ознака контролюється трьома парами полімерних генів, співвідношення фенотипів в  $F_2$  буде складати 63:1, причому серед 63 фенотипів, в генотипі яких є від 1 до 6 алелів  $A_1, A_2, A_3$ , градація у вираженні ознаки буде більш повільною, ніж при дії двох пар полімерних генів. За типом полімерії успадковується, наприклад, пігментація шкіри у людини.

Отже, всі випадки взаємодії генів (комплементарність, епістаз, полімерія) є видозміненням класичної менделівської формули дигібридного розщеплення 9:3:3:1 у випадку схрещування двох дигетерозигот.

### Задачі для самостійного розв'язання

1. У запашного горошку червоне забарвлення квіток обумовлене сполученням двох комплементарних – домінантних генів  $C$  та  $P$ . При відсутності одного з них або двох пігмент не утворюється і квітки залишаються білими.

а) Схрещена біла рослина  $CCpp$  з білою  $ccPP$ . Визначити фенотип першого покоління гібридів. Встановити характер розщеплення за фенотипом і генотипом в потомстві, одержаному від схрещування гібридів  $F_1$  між собою.

б) Квітки дигетерозиготної червоної рослини запилені пилком білої, рецесивної за обома парами алелів. Визначити характер розщеплення за фенотипом в потомстві від цього схрещування.

2. Схрещуються дві лінії норок з бежевим та сірим забарвленням. У гібридів першого покоління проявилось дике коричневе забарвлення шерсті. У другому поколінні, одержаному від схрещування особин першого покоління між собою, спостерігається розщеплення: 14 сірих, 46 коричневих, 5 кремових, 16 бежевих. Як успадковуються ці забарвлення? Ввести генетичні символи і написати генотипи вихідних тварин і потомства.

3. При схрещуванні чорної крольчихи з білим кролем всі кроленята першого покоління опинилися чорними. При зворотньому схрещуванні гібридів першого покоління з білим батьком одержано 18 білих і 7 чорних тварин. Як успадковується даний тип забарвлення шерсті у кролів?

4. У курей зустрічаються чотири форми гребня, обумовлені взаємодією двох пар генів. Ген  $R$  детермінує розоподібний гребінь, ген  $P$  – горохоподібний. При сполученні цих генів розвивається горіхоподібний гребінь. Птахи, рецесивні за обома генами ( $rrpp$ ), мають простий листкоподібний гребінь.

а) Гомозиготна особина з розоподібним гребнем схрещена з особиною, гомозиготною за горохоподібним гребнем. Визначити фенотипи їхнього потомства в першому та другому поколіннях.

б) Схрещені дві особини з горіхоподібним гребнем. Яку частку потомства складатимуть птахи з горіхоподібним гребнем?

в) Схрещені особини з горіхоподібним та простим гребнями. Потомство складалося з курчат з горіхоподібним, розоподібним, горохоподібним і простим гребнями в рівній кількості (по  $1/4$ ). Визначити генотипи батьківських особин.

г) Особина з розоподібним гребнем схрещується з особиною з горіхоподібним гребнем. У першому поколінні одержано  $1/8$  особин з горохоподібним гребнем;  $3/8$  - з розоподібним,  $3/8$  – з горіхоподібним та  $1/8$  - з простим. Визначити генотипи батьківських особин та потомства.

5. Зеленозерний сорт жита при схрещуванні з білозерним дає в  $F_1$  зелені насінини, а в  $F_2$  – розщеплення за забарвленням: 89 насінин зелених, 28 жовтих, 39 білих. Як успадковується забарвлення насіння? Що одержимо, якщо схрестити гібриди  $F_1$  з гомозиготними жовтозерними і білозерними рослинами?

6. При схрещуванні чорної курки з білим півнем всі курчата чорні. В аналізуючому схрещуванні одержано 28 білих та 10 чорних курчат. Як успадковується забарвлення оперіння? Які генотипи всіх форм?

7. При схрещуванні двох сортів гарбуза, які мають білі плоди,  $F_1$  також білоплідне, а в  $F_2$  спостерігається розщеплення: 12 білоплідних : 3 жовтоплідних : 1 з зеленими плодами. Визначити характер успадкування забарвлення і генотипи всіх форм. Як називається такий тип успадкування?

8. При схрещуванні двох карликових рослин кукурудзи одержано потомство нормальної висоти. В другому поколінні від схрещування між собою рослин першого покоління одержано: рослин нормальної висоти 452, карликових – 352. Запропонувати гіпотезу, яка пояснює результати. Написати схему схрещування, вводячи відповідні генетичні символи.

9. У людини вроджена глухота може визначатися генами  $d$  та  $e$ . Для нормального слуху необхідна присутність в генотипі обох домінантних алелів цих генів. Визначити генотипи батьків в наступних двох сім'ях:

а) обидва батьки глухі, а їх 7 дітей мають нормальний слух; б) у глухих батьків 4 глухі дитини.

**10.** У шлюбі двох нормальних людей з'явилася глухоніма дитина альбінос. Пояснити, чому це відбулося; написати генотипи батьків і дитини.

**11.** Ріст людини визначається взаємодією декількох пар алелів за типом кумулятивної полімерії:  $A_1$  та  $a_1$ ,  $A_2$  та  $a_2$ ,  $A_3$  та  $a_3$ . Індивідууми з  $a_1a_1a_2a_2a_3a_3$  мають самий низький зріст – 150 см, з генотипом  $A_1A_1A_2A_2A_3A_3$  – найвищий 180 см (кожний домінуючий ген додає до росту 5 см). Племя людей низького зросту береться в полон ордою воїнів з племені, яке складається тільки з високих людей. Переможці вбивають чоловіків і одружуються з жінками цього племені.

1) Як розподіляться діти і онуки за зростом? Накреслити графічне зображення залежності росту від дози гена.

2) Визначити ріст людей, гетерозиготних за всіма трьома парами генів росту.

3) Низькоросла жінка вийшла заміж за чоловіка середнього зросту. У них було четверо дітей, які мали ріст 165 см, 160 см, 155 см, 150 см. Визначити генотипи батьків та їхній ріст.

**12.** У пшениці біла і червона пігментація зерна контролюється трьома парами алелів;  $A_1-a_1$ ,  $A_2-a_2$ ,  $A_3-a_3$ . Рослини, рецесивні за всіма трьома парами алелів, мають білі зерна. Присутність одного або більше домінуючих генів обумовлює домінуюче червоне забарвлення зерна, яке посилюється при збільшенні кількості домінуючих генів.

а) При схрещуванні гомозиготної червонозерної рослини з білозерною в  $F_2$  одержано розщеплення на червонозерні й білозерні в співвідношенні 15:1. Скільки пар домінуючих генів мала батьківська червонозерна рослина?

б) При схрещуванні гомозиготної пшениці з червоними зернами з рослиною, яка має біле насіння, в  $F_2$  одержано розщеплення у відношенні: 1 рослина з білим насінням на 63 – з червоними. Скільки пар домінуючих генів має батьківська червонозерна рослина?

**13.** У грициків звичайних форма плода залежить від двох пар полімерних генів. Рослини, які мають хоча б один домінуючий ген, мають плоди трикутної форми і не відрізняються від рослин, які мають два, три, чотири домінуючих гени. Рослини, які не мають жодного домінуючого гена, дають плоди яйцеподібної форми.

а) Схрещені гетерозиготні рослини, які мають трикутну форму плода. Визначити розщеплення за фенотипом і генотипом в  $F_2$ .

б) Рослина з трикутними плодами схрещена з рослиною, плоди якої мають яйцеподібну форму. В  $F_2$  співвідношення в потомстві склало: 3 трикутних: 1 яйцеподібна. Встановити генотипи батьків.

**14.** Якщо два мулата ( $A_1a_1A_2a_2$ ) мають дітей, чи можна очікувати серед них чорношкірих? білошкірих? мулатів? Яку частку складатимуть діти кожного типу? 3) Чи можна очікувати у подружжя мулатів дітей більш світлих, ніж вони

самі? 4) Чи можна очікувати від білих батьків дітей більш темних, ніж вони самі?

15. Чи можуть два світлошкірих негри мати дітей більш темних, ніж вони самі? або більш світлих? Чому? Яка шкіра темніше  $A_1A_1a_2a_2$ ,  $A_1a_1A_2a_2$ ,  $a_1a_1A_2A_2$ ?

16. У люцерни одержані наступні дані про успадкування забарвлення квітки:  $P$  : пурпурні квітки х жовті квітки,  $F_1$  : всі рослини з зеленими квітками,  $F_2$ : 169 – з зеленими квітками, 64 – з пурпурними, 65 – з жовтими, 13 – з білими. Вказати генотипи різних груп рослин і пояснити результати схрещувань.

17. У першому поколінні від схрещування зеленого й білого хвилястих папужок все потомство було зеленим. В другому поколінні виділяються наступні фенотипові класи в співвідношенні: 29 зелених : 8 жовтих : 9 блакитних : 2 білих. 1) Визначити генотипи батьків і нащадків 2) Які ще два фенотипових класи папуг можна схрестити, щоб одержати таке ж саме розщеплення в  $F_2$ ?

18. При схрещуванні курей з розоподібним та горохоподібним гребнем все потомство опинилося з горіхоподібним гребінцем. Зворотнє схрещування їх з батьками, що мають розоподібний гребінь, дало половину нащадків з горіхоподібним гребнем і половину з розоподібним. При схрещуванні нащадків  $F_1$  один з одним окрім одержаних форм гребня в потомстві з'явилися особини з простим листкоподібним гребнем (приблизно 1/16 частина). Записати генотипи особин в усіх схрещуваннях і вказати, як успадковується форма гребня у курей.

19. У запашного горошка гени  $C$  і  $P$  окремо викликають біле забарвлення квіток, пурпурне забарвлення одержують внаслідок присутності в генотипі обох домінантних генів. Рослину запашного горошка з пурпурними квітками схрещено з рослиною, що має білі квітки. В потомстві одержано половину рослин з пурпурними і половину з білими квітками. Як це можна пояснити? Визначити можливі генотипи батьківських рослин.

20. При схрещуванні двох генетично різних ліній дрозофіли, які мають яскраво-червоні очі, в першому поколінні всі особини опинилися з темно-червоними очима (дикий тип), а в другому поколінні спостерігали розщеплення: 100 мух з темно-червоними очима і 75 – з яскраво-червоними. Скільки генів приймало участь у схрещуванні? Що одержимо, якщо схрестити мух з темно-червоними очима з першого покоління з дрозофілами однієї з батьківських ліній?

21\* Як показав ще Мендель, у гороха жовтий колір сім'ядолей домінує над зеленим. Але через 100 років після робіт Менделя стало відомо, що в зелених сім'ядолях гороху міститься пігмент хлорофіл, а жовті сім'ядолі його не мають. У цьому зв'язку виник сумнів відносно домінування жовтого забарвлення над зеленим, оскільки відсутність продукту, в даному випадку хлорофіла, найчастіше пов'язана з рецесивною мутацією. Дійсно, при схрещуванні іншого сорта жовтонасінного гороху з рослинами, які мають зелені насінини, гібридне насіння ( $F_1$ ) опинилося з жовтими насінинами, а в другому поколінні одержали

наступне розщеплення насіння за забарвленням: 252 жовтих, 63 зелених, 21 насінина бежевого кольору. Написати схеми схрещувань, всі можливі генотипи рослин із жовтим забарвленням сім'ядолей. Визначити, як успадковується забарвлення сім'ядолей у гороха?

**22.** При схрещуванні рослин квасолі з білими насінинами з рослинами, що дають коричневе насіння, в першому поколінні все насіння опинилося пурпурним, а в другому – 560 пурпурних, 188 коричневих, 265 білих. Як це можна пояснити? Визначити генотипи вихідних форм,  $F_1$  та  $F_2$ . Що одержимо, якщо гібриди першого покоління зворотньо схрестити з білозерним батьком? Коричневозерним батьком?

**23\*** Сутність так званого бомбейського феномену в тому, що в сім'ї, де батько мав  $O$  групу крові, а мати групу  $B$ , народилася дівчинка з  $O$  групою крові, що є зрозумілим. Але, коли дівчинка підросла й вийшла заміж за чоловіка з групою крові  $A$ , у них народилося дві дівчинки – перша з групою крові  $AB$ , друга – з групою  $O$ . Народження дівчинки з групою крові  $AB$  від матері з групою  $O$  викликало явне непорозуміння. Але в літературі описано ще декілька подібних випадків. За повідомленням Макк'юсіка, деякі генетики пояснюють це явище рідким рецесивним епістатичним геном, здатним пригнічувати дію генів, що визначають групи крові  $A$  та  $B$ .

1) Приймаючи цю гіпотезу про присутність рецесивного алеля гена  $H$ , встановити генотипи особин всіх трьох поколінь, описаних в бомбейському феномені.  
2) Визначити ймовірність народження дітей з  $O$  групою крові в сім'ї першої дочки з третього покоління, якщо вона вийде заміж за такого ж за генотипом чоловіка, як вона сама.

**24.** Забарвлення мишей визначається двома парами неалельних незчеплених генів. Домінантний алель однієї пари ( $C$ ) обумовлює сірий колір шерсті, рецесивний алель ( $c$ ) – чорний. Домінантний алель іншого гена ( $I$ ) сприяє появі забарвлення, його рецесивний алель пригнічує забарвлення.

1) При схрещуванні сірих мишей між собою одержано 58 сірих і 19 чорних мишей. Визначити генотипи батьківських форм і потомства.  
2) При схрещуванні сірих мишей між собою одержано потомство з 82 сірих, 35 білих та 27 чорних мишей. Визначити генотипи батьків і потомства.

**25.** У тутового шовкопряда (*Bombyx mori*) забарвлення кокону визначається присутністю в генотипі двох доміантних алелів ( $A$ ) та ( $B$ ), а біла залежить від рецесивних алелів ( $a$ ) та ( $b$ ). В результаті схрещування двох різних білококонних порід можуть з'явитися жовтококонні гібриди. Визначити  $F_1$  та розщеплення в  $F_2$  за генотипом й фенотипом.

**26.** При схрещуванні чорного кроля з білим половина гібридів  $F_1$  має чорний колір шерсті, половина – сірий. У другому поколінні отримано 16 сірих кролів, 14 чорних, 10 білих. Визначити генотипи батьків, потомства  $F_1$  та  $F_2$ .

**27.** При самоzapиленні зеленої рослини гороху одержано 544 зелених і 45 хлорофільних світло-зелених рослин. Пояснити розщеплення. Визначити генотип вихідної рослини. Як можна використовувати мутантні рослини для подальшої селекційної роботи, якщо вони опиняться життєздатними?

**28.** Від шлюбу негрів і білих народжуються мулати. Аналіз потомства великої кількості шлюбів між мулатами дав розщеплення 1: 4 : 6 : 4 : 1. Фенотипово це були чорні і білі нащадки, мулати, а також темні й світлі мулати. Визначити кількість генів, що обумовлюють забарвлення шкіри, характер їх взаємодії та генотипи батьків й нащадків. Як ви вважаєте, чи може від шлюбу білої жінки з мулатом або з африканським негром народитися зовсім чорна дитина-негр? Чому?

**29.** Зелена рослина кукурудзи при самоzapиленні дає близько 15/16 зелених і 1/16 білих (летальних) сіянців. Пояснити ці результати, визначити генотип вихідної рослини.

**30.** При схрещуванні курей і півнів з опереними ногами з двох різних ліній в  $F_1$  всі курчата мали оперені ноги, а в  $F_2$  64 курчата мали оперені та 5 – голі ноги. Коли схрестили особин з  $F_1$  із голоногими особинами з  $F_2$ , то одержали 37 курчат з опереними та 11 з голими ногами. Як успадковується ознака? Визначити генотипи вихідних півнів та курок.

**31.** У вівса колір зерен визначається двома парами незчеплених між собою генів. Один домінуючий ген обумовлює чорний колір, другий – сірий. Ген чорного кольору пригнічує ген сірого кольору. Обидва рецесивні алелі обумовлюють біле забарвлення. 1) При схрещуванні чорнозерного вівса в потомстві спостерігається розщеплення на 12 чорнозерних, 3 сірозерних та 1 з білими зернами. Визначити генотипи особин, що схрещуються, та генотипи їх потомства. 2) При схрещуванні білозерного вівса з чорнозерним одержано половину рослин з чорними зернами, половину з сірими. Визначити генотипи форм, які схрещувалися.

**32.** При схрещуванні жовтоплідного гарбуза з білим все потомство мало білі плоди. При схрещуванні одержаних гібридів між собою в  $F_2$  відбулося розщеплення: рослин з білими плодами – 204, із жовтими – 53, із зеленими – 17. Визначити генотипи батьків і нащадків.

**33.** Червоне забарвлення цибулини цибулі визначається домінуючим геном, жовте – його рецесивним алелем. Але проявлення гена забарвлення можливе лише за присутності іншого, незчепленого з ним домінуючого гена, рецесивний алель якого пригнічує забарвлення і цибулини опиняються білими. Рослина з червоною цибулиною схрещена з рослиною з жовтою цибулиною. В потомстві з'явилися форми з червоними, жовтими й білими цибулинами. Визначити генотипи батьків і потомства.

**34.** У людини є декілька форм спадкової короткозорості. Помірна форма (від -2,0 до -4,0) і висока (вище -5,0) передаються як аутосомні домінуючі незчеп-



лені між собою ознаки (А.А.Малиновський, 1970). В сім'ї, де матір була короткозорою, а батько мав нормальний зір, народилося двоє дітей: дочка й син. У дочки виявилася помірна форма короткозорості, а у сина – висока. Визначити ймовірність народження наступної дитини в сім'ї без аномалії, якщо відомо, що у матері короткозорістю страждає тільки один з батьків. Слід мати на увазі, що у людей, які мають гени обох форм короткозорості, проявляється лише одна – висока.

**35.** У папуг-нерозлучників колір пір'я визначається двома парами незчеплених неалельних генів. Сполучення двох домінантних генів визначає зелений колір, сполучення домінантного гена з однієї пари та рецесивних генів з другої визначає жовтий або блакитний колір, рецесивні особини за обома парами мають білий колір. 1) При схрещуванні зелених папуг-нерозлучників між собою одержано потомство із 55 зелених, 18 жовтих, 17 блакитних та 6 білих. Визначити генотипи батьків і потомства. 2) Зоопарк прислав замовлення на білих папужок. Але схрещування існуючих зелених та блакитних особин не давало білих папужок. Визначити генотипи існуючих на фермі птахів.

**36.** Форма плодів у гарбуза може бути сферичною, дископодібною та подовженою і визначається двома парами незчеплених неалельних генів.

1) При схрещуванні двох рослин із сферичною формою плода одержано потомство із рослин, які дають лише дископодібні плоди. При схрещуванні дископодібних гарбузів між собою одержано потомство з рослин, які дають всі три форми плода: з дископодібними плодами – 9, із сферичними – 6, із подовженими – 1. Визначити генотипи батьків і потомства першого і другого поколінь.

2) При схрещуванні дископодібних гарбузів з рослинами, які дають подовжені плоди, в потомстві одержано співвідношення: 1 дископодібний: 2 сферичних: 1 подовжений. Визначити генотипи рослин, що схрещуються, та їхніх нащадків.

3) При схрещуванні дископодібних гарбузів із сферичними одержано потомство, яке наполовину складалося з рослин із дископодібними плодами, наполовину – із сферичними. Визначити генотипи рослин, що схрещувалися, та їхніх нащадків.

**37.** Рослина духмяного горошка з білими квітками схрещена з пурпурноквітковою. У потомстві одержано  $\frac{3}{8}$  рослин з пурпурними та  $\frac{5}{8}$  – з білими квітками. Як це можна пояснити? Визначте генотипи вихідних рослин.

**38.** У норок колір хутра визначається двома парами незчеплених неалельних генів. Домінантні гени обох алелів визначають коричневе забарвлення. Рецесивні алелі обох пар визначають платинове забарвлення хутра. 1) Які нащадки утворюються при схрещуванні двох гетерозиготних за обома парами генів норок? 2) При схрещуванні яких батьківських пар все потомство опиниться коричневим?

**39.** При схрещуванні собак коричневої масті з білими собаками все потомство опинилося білої масті. Серед потомства великої кількості схрещувань цих гібридів між собою виявилось 118 білих, 32 чорних, 10 коричневих цуценят. Пояснити генетично ці результати. Визначити генотипи батьків і потомства.

**40.** Один з батьків смаглявий, інший – світлошкірий. З великої кількості їх дітей  $\frac{3}{8}$  було смаглявих,  $\frac{3}{8}$  – світлошкірих,  $\frac{1}{8}$  – темношкірих,  $\frac{1}{8}$  – білих. Визначити генотипи батьків.

## 6.2. Особливості успадкування ознак, зчеплених із статтю

Більшість вищих організмів двостатевої, їхній каріотип містить однакові хромосоми – **аутосоми** і хромосоми, за якими статі розрізняються – **статеві хромосоми**. Причому одна стать має однакові статеві хромосоми – XX і називається **гомогаметною**, а інша – різні : XY або XO і називається **гетерогаметною**. Статеві хромосоми гетерогаметної статі XY, а нею може бути або самка (птахи, метелики), або самець (двокрилі комахи, дрозофіла, більшість ссавців) розрізняються морфологічно і багаті на гетерохроматин, особливо Y-хромосома.

Гени статевих хромосом можна поділити на три групи. До першої відносяться гени, що локалізовані тільки в Y-хромосомі. Це – **голандричні** (чоловічі) або **гологенічні** (жіночі) гени, що залежить від того, яка стать є гетерогаметною. Наприклад, у людини описана ознака – волохаті вуха (гіпертріхоз), який буває лише у чоловіків і передається від батька всім синам. Отже, ген, що її обумовлює, локалізований в Y-хромосомі. У чоловічих рослин дрьоми *Melandrium sp.* описаний ген – інгібітор плямистості листя, який передається від чоловічої рослини чоловічій.

Гени іншої групи локалізовані тільки в X-хромосомі, їхні алелі відсутні в Y-хромосомі. Ознаки, які детермінуються цими гологенічними генами, називають **“зчепленими із статтю”**. Стать ці гени не визначають і називаються так тому, що локалізовані в статевій X - хромосомі. Характер успадкування ознак, зчеплених із статтю, відрізняється від усіх інших: 1) реципрокні схрещування дають різні результати; 2) в одному напрямі реципрокних схрещувань має місце одноманітність; а в іншому – розщеплення, причому дочки схожі на батька, а сини на матір (успадкування хрест – навхрест, або кріс-крос); 3) у другому поколінні гібридів у тому напрямі схрещування, де в  $F_1$  була одноманітність, розщеплення буде 3:1, по Менделю, з тією лише різницею, що 1/4 рецесивів складатимуть особини однієї статі; у другому напрямі схрещування в  $F_2$  розщеплення за певною ознакою буде 1:1 серед самок і самців. Якщо ознака успадковується таким чином, то можна стверджувати, що ген, який її визначає, локалізований в X-хромосомі, а в Y-хромосомі такого алеля немає. До числа подібних ознак відносяться, наприклад, гемофілія і дальтонізм у людини, вузьке листя у *Melandrium alba* тощо.

Успадкування ще однієї групи генів, локалізованих у статевих хромосомах, не відрізняється від аутосомних, оскільки їхні алелі знаходяться в гомологічних плечах X- та Y-хромосом. Як правило, між ними відбувається кросинговер. Ознаки, які визначаються цими генами, називаються **частково зчепленими із статтю**. Успадкування цих ознак відрізняється від успадкування аутосомних тільки тим, що в  $F_2$  при розщепленні 3:1 за певною ознакою 1/4 особин з рецесивною ознакою буде завжди однієї статі, тієї, яку мала вихідна особина з рецесивною ознакою (або онук буде таким, як дідусь, або в онуки проявиться ознака бабусі). Це означає, що результати реципрокних схрещувань будуть відрізнятися тільки в  $F_2$ . Прикладом може служити загальна кольорова сліпота у людини, аномалії квіток у дрьоми.

Знання цих особливостей успадкування дає можливість легко виявити ознаки, які визначаються генами, локалізованими в статевих хромосомах, тобто встановити групу зчеплення.

### Приклади розв'язання задач

На відміну від аутосомних генів, які при розв'язуванні задач позначалися заглавними літерами абетки ( $A, B, C$  або  $a, b, c$  і т.д.), гени, локалізовані в статевих хромосомах, позначаються таким чином:  $X^A X^a$  (гетерозигота),  $X^A X^A$ ,  $X^a X^a$  (гомозигота). Крім того, гени статевих хромосом можна позначити також у гомогаметної статі так:  $X^{AB} X^{ab}$ , у гетерогаметної:  $X^{AB} Y$  або  $X^{ab} Y$ .

Рецесивні гени гемофілії і дальтонізму містяться в  $X$ -хромосомі на відстані 9,8 морганід (одиниць кросинговеру), їх позначають таким чином: ген гемофілії –  $X^h$ , ген дальтонізму –  $X^d$ , домінантні алелі цих генів – відповідно  $X^H$  та  $X^D$ .

У залежності від цілей генетичного аналізу задачі з даної теми можна умовно поділити на дві групи :

- за фенотипом нащадків  $F_1$  та  $F_2$  необхідно визначити генотипи форм, що схрещуються, і локалізацію генів;
- за фенотипом батьківських форм треба визначити розщеплення в потомстві за генотипом і фенотипом.
- визначити ймовірність розщеплення в потомстві за фенотипом і генотипом при заданих фенотипах батьківських форм.

### Визначення генотипів батьківських форм і локалізації генів за фенотипом нащадків $F_1$ та $F_2$

#### Задача 1.

При схрещуванні кішок з різним забарвленням шерсті було одержано розщеплення:

P ♀ чорні x ♂ руді	♀ руді x ♂ чорні
F <sub>1</sub> ♀ черепахові, ♂ чорні	♀ черепахові, ♂ руді
F <sub>2</sub> ♀ черепахові і чорні	♀ черепахові і руді
♂ чорні і руді	♂ чорні і руді

Визначити генотипи форм, що схрещуються, і локалізацію генів.

#### Дано:

P <sub>1</sub> : ♀ чорні x ♂ руді	P <sub>2</sub> : ♀ руді x ♂ чорні
F <sub>1</sub> : ♀ черепахові, x ♂ чорні	рні
F <sub>2</sub> : ♀ черепахові і чорні	F <sub>1</sub> : ♀ черепахові x ♂ руді
♂ чорні і руді	руді
	F <sub>2</sub> : ♀ черепахові і руді
	♂ чорні і руді

---

P<sub>1</sub> ♀ – ? P<sub>2</sub> ♂ – ?

**Розв'язання:**

1) Про те, що гени, які визначають наведені ознаки, містяться не в аутосомах, свідчать різні результати реципрокних схрещувань в  $F_1$ . Таким чином, гени локалізовані в статевих хромосомах.

2) Тепер необхідно визначити, з якою саме з трьох груп генів (див. вище) ми маємо справу. Оскільки в  $F_1$  та в  $F_2$  з'явилися самки черепахового забарвлення, робимо висновок, що в гетерозиготі проявляються ознаки обох батьків, тобто має місце кодомінування:

$$P_1: \underset{\text{чорні}}{X^A X^A} \times \underset{\text{руді}}{X^a Y}$$

$$F_1: \underset{\text{черепахові}}{X^A X^a} \times \underset{\text{чорні}}{X^A Y}$$

$$F_2: \underset{\text{чорні}}{X^A X^A}; \underset{\text{черепахові}}{X^A X^a}; \underset{\text{руді}}{X^a Y}; \underset{\text{чорні}}{X^A Y}$$

$F_2$ :

	♂	$X^A$	$Y$
♀	$X^A$	$X^A X^A$	$X^A Y$
	$X^a$	$X^A X^a$	$X^a Y$

3) Якщо наше припущення є вірним, то в іншому напрямі реципрокних схрещувань можна записати очікувані результати і порівняти їх з одержаними в досліді:

$$P_2: \underset{\text{руді}}{X^a X^a} \times \underset{\text{чорні}}{X^A Y}$$

$$F_1: \underset{\text{черепахові}}{X^A X^a} \times \underset{\text{руді}}{X^a Y}$$

$$F_2: \underset{\text{черепахові}}{X^A X^a}; \underset{\text{руді}}{X^a X^a}; \underset{\text{чорні}}{X^A Y}; \underset{\text{руді}}{X^a Y}$$

$F_2$ :

	♂	$X^a$	$Y$
♀	$X^A$	$X^A X^a$	$X^A Y$
	$X^a$	$X^a X^a$	$X^a Y$

Спостерігаємо повне співпадання з умовами задачі. Отже, висловлена нами гіпотеза про зчеплене із статтю успадкування ознаки – забарвлення шерсті, була справедлива, а ген  $A-a$  локалізований в  $X$ -хромосомі.

**Відповідь:** генотипи батьківських форм : 1)  $X^A X^A$ ;  $X^a Y$ ; 2)  $X^a X^a$ ;  $X^A Y$ .

Залишається лише додати, що забарвлення шерсті у кішок, мишей та інших ссавців відноситься до числа автономних ознак, тобто визначається генотипом клітини, з якої росте шерстинка, а не генотипом особини. Генотип гетерозиготних кішок однаковий, а фенотип окремих клітин (шерстинок) різний. Це пов'язано з тим, що у ссавців існує механізм, який вирівнює дозу генів в статевих хромосомах (самка має дві, а самець – одну  $X$ -хромосому), який полягає в інактивації однієї  $X$ -хромосоми самки з утворенням тільця статевого хроматина (тільця Барра). Причому у різних клітинах, з яких ростуть шерстинки, інактивується або  $X$ -хромосома, одержана самками від батька, або  $X$ -хромосома, одержана від матері. Цей процес відбувається випадково. Тому генотип "працюю-

чих" X-хромосом в клітинах гетерозиготних самок буває двох типів – або  $A$ , або  $a$ . Шерсть самки стає пістрявою, точніше змішаною. У самців звичайно такого бути не може, генотипи особини і клітини співпадають, тому що в клітинах є єдина X-хромосома, яка несе один алель гена ( $A$  або  $a$ ). Але самці дуже рідко, але бувають черепаховими, якщо зигота  $XXY$  виникає внаслідок нерозходження хромосом в овогенезі ( $XX$ -гамета) або в сперматогенезі ( $XY$ -гамета). У ссавців, на відміну від дрозофіли, зиготи  $XXY$  – самці. У цьому випадку і кіт може бути гетерозиготою, отже, бути черепаховим.

### Задача 2 (а)

У курей смугасте забарвлення оперіння визначається домінантним зчепленим із статтю геном  $B$ , чорне –  $b$ ; темне забарвлення шкіри залежить від аутосомного гена  $S$ , біла –  $s$ ; розоподібний гребінь –  $R$ , листкоподібний –  $r$ . Аутосомний ген  $C$  в гетерозиготному стані ( $Cc$ ) обумовлює коротконогість, а в гомозиготному ( $CC$ ) має летальний ефект, рецесивна гомозигота ( $cc$ ) має нормальну довжину ніг.

а) Чорний темношкірий півень з розоподібним гребнем схрещений зі смугастою темношкірою куркою, яка має листкоподібний гребінь. Серед курчат 6 смугастих темношкірих півників, 2 смугастих білошкірих півника, 5 чорних темношкірих курочок і 2 чорні білошкірі курочки. Всі курчата з розоподібним гребенем. Визначити генотипи батьків.

Дано :

$B$  – ген смугастого забарвлення пір'я

$b$  – ген чорного забарвлення

$S$  – ген темного забарвлення шкіри

$s$  – ген білого забарвлення шкіри

$R$  – ген розоподібного гребня

$r$  – ген листкоподібного гребня

$P (F_1)$ : ♂ чорний темношкірий з розоподібним гребнем

♀ смугаста темношкіра з листкоподібним гребнем

$F_2$ : ♀ 5 чорних темношкірих з розоподібним гребнем

2 чорні білошкірі з розоподібним гребнем

♂ 6 смугастих темношкірих з розоподібним гребнем

2 смугастих білошкірих з розоподібним гребнем

$P$  ♀ – ?  $P$  ♂ – ?

**Розв'язання:**

1) Згадаємо, що у птахів гомогаметною є чоловіча стать ( $Z Z$  або  $XX$ ), а гетерогаметною – жіноча ( $ZW$  або  $XV$ ). За забарвленням оперіння в потомстві спостерігається розщеплення кріс-крос, характерне для зчепленого із статтю успадкування ознак: усе потомство півників успадкувало смугасте забарвлення матері, а курей- дочок – чорне забарвлення пір'я батька. Отже, гени забарвлення оперіння містяться у статевих хромосомах, генотипи батьків будуть:

♀  $Z^B W$  x ♂  $Z^b Z^b$ .

2) Аналізуємо розщеплення за фенотипом за іншими генами. **За забарвленням шкіри** розщеплення відбувалось у співвідношенні 3:1, причому таке розщеп-

лення спостерігалось у особин обох статей. Тому припускаємо, що у обох батьківських форм гени, які обумовлюють цю пару ознак, є аутосомними і знаходяться у гетерозиготному стані :

$$\begin{array}{l}
 P : \quad \quad \quad Ss \times Ss \\
 F_1 : \quad \quad 1 SS : 2 Ss \quad 1 ss \\
 \quad \quad \quad \underbrace{\hspace{1.5cm}} \\
 \quad \quad \quad \frac{3}{4} S- : \quad \quad \quad \frac{1}{4} ss \\
 \quad \quad \quad \text{темношкірих} \quad \quad \text{біло кірих} \\
 \quad \quad \quad (6 \text{ або } 5) \quad \quad \quad (2)
 \end{array}$$

За іншим аутосомним геном, що обумовлює форму гребеня у курей, у нащадків спостерігається одноманітність. Тому за цими парами генів генотипи батьківських форм гомозиготні:

$$\begin{array}{l}
 P : RR \times rr \\
 F_1 : Rr \\
 \quad \quad \quad \text{всі розоподібні}
 \end{array}$$

3) Визначаємо генотипи батьківських форм:

$$P (F_1): \quad \text{♂ } Z^b Z^b SsRR ; \quad \text{♀ } Z^B W Ss rr$$

4) Перевіримо правильність одержаних результатів:

$$P (F_1): \quad \text{♀ } Z^B W Ss rr \times \text{♂ } Z^b Z^b Ss RR$$

F<sub>2</sub>:

♀ \ ♂	♂	Z <sup>b</sup> SR	Z <sup>b</sup> sR	
♀	♂	Z <sup>B</sup> Sr	Z <sup>B</sup> Z <sup>b</sup> SSRr	Z <sup>B</sup> Z <sup>b</sup> SsRr
		Z <sup>B</sup> sr	Z <sup>B</sup> Z <sup>b</sup> SsRr	Z <sup>B</sup> Z <sup>b</sup> ssRr
		WSr	Z <sup>b</sup> WSSRr	Z <sup>b</sup> WSsRr
		Wsr	Z <sup>b</sup> WSsRr	Z <sup>b</sup> WssRr

$$\begin{array}{l}
 F_2: \quad \text{♂} \quad 3 \underbrace{Z^B Z^b S-Rr} : 1 \underbrace{Z^B Z^b ssRr} \\
 \quad \quad \quad \text{смугасті темношкірі} \quad \quad \quad \text{смугасті світлошкірі} \\
 \quad \quad \quad \text{з розоподібним гребнем} \quad \quad \quad \text{з розоподібним гребнем}
 \end{array}$$

$$\begin{array}{l}
 F_2: \quad \text{♀} \quad 3 \underbrace{Z^B WS-Rr} : 1 \underbrace{Z^B WssRr} \\
 \quad \quad \quad \text{чорні темношкірі} \quad \quad \quad \text{чорні білошкірі} \\
 \quad \quad \quad \text{з розоподібним гребнем} \quad \quad \quad \text{з розоподібним гребнем}
 \end{array}$$

Отже, генотипи батьківських форм визначені вірно.

**Відповідь :** генотипи батьків : Z<sup>B</sup>WSsrr; Z<sup>b</sup>Z<sup>b</sup>SsRR.

### Задача 2 б)

Від невідомих курки і півня одержано курчат: 1/6 з нормальними ногами чорних курок, 1/6 з нормальними ногами смугастих півників, 1/3 коротконогих чорних курочок; 1/3 коротконогих смугастих півників. Визначити генотипи та фенотипи батьків.

Дано :

$B$  – ген смугастого забарвлення пір'я;

$b$  – ген чорного забарвлення пір'я;

$Cc$  – коротконогі особини;

$cc$  – особини з нормальною довжиною ніг.

$F_1$ : ♀: 1/6 чорні з нормальними ногами

1/3 чорні коротконогі

♂ : 1/6 смугасті з нормальними ногами

1/3 смугасті коротконогі

Р ♀ – ? Р ♂ – ?

**Розв'язання:**

1) Оскільки всі курочки в  $F_1$  були чорними (за умовами задачі), генотип матері буде:  $Z^B W$ , тобто вона була смугастою.

Генотип півника за зчепленим зі статтю геном може бути тільки  $Z^b Z^b$ , тобто вихідна батьківська особина була чорною (успадкування типу кріс-крос). Якби півень був смугастим і гомозиготним за геном  $B$ , в  $F_1$  всі півники і курочки були б смугастими :

Р :  $Z^B Z^B$  x  $Z^b W$

$F_1$  ♂  $Z^B Z^b$  : ♀  $Z^B W$

↑  
↓  
смугасті

↑  
↓  
смугасті

Тому припускаємо, що ген забарвлення оперіння у півників знаходиться у рецесивному стані і зчеплений з X-хромосомою, а курки є гемізиготними за геном  $B$  :

Р : ♂  $Z^b Z^b$  x  $Z^B W$

$F_1$  ♂  $Z^B Z^b$  : ♀  $Z^b W$

↑  
↓  
смугасті

↑  
↓  
чорні

Розщеплення в  $F_1$  співпадає з умовами задачі.

2) Аналізуємо розщеплення в потомстві за аутосомними генами. Розщеплення серед особин обох статей за геном довжини ніг вказує на те, що ці особини гетерозиготні, інакше в  $F_1$  спостерігалася б одноманітність гібридів за цією ознакою. Отже, припускаємо, що генотипи вихідних форм:

Р:  $Cc Z^B W$ ;  $Cc Z^b Z^b$ .

Перевіримо правильність цієї гіпотези.

Р ( $F_1$ ): ♀  $Cc Z^B W$  x ♂  $Cc Z^b Z^b$

F<sub>2</sub> :

	♂	CZ <sup>b</sup>	cZ <sup>b</sup>	
♀		<del>CCZ<sup>B</sup>Z<sup>b</sup></del>	CcZ <sup>B</sup> Z <sup>b</sup>	♂
		<del>CcZ<sup>B</sup>Z<sup>b</sup></del>	ccZ <sup>B</sup> Z <sup>b</sup>	
		<del>CCZ<sup>b</sup>W</del>	CcZ <sup>b</sup> W	♀
		<del>CcZ<sup>b</sup>W</del>	ccZ <sup>b</sup> W	

Оскільки за умовами задачі 2а аутосомний ген *C* у гомозиготному доміантному стані має летальний ефект, то такі зиготи гинуть (на решітці Пенета вони закреслені). Підрахуємо розщеплення за фенотипом в F<sub>2</sub>:

F<sub>2</sub>: ♂ 2/6 (1/3) : 1/6 F<sub>2</sub>:♀ 2/6 або 1/3 : 1/6 ccZ<sup>b</sup>W  
 $\frac{CCZ^B Z^b}{\text{коротконогі}} \quad \frac{ccZ^B Z^b}{\text{нормальні}} \quad \frac{CcZ^B W}{\text{коротконогі}} \quad \frac{ccZ^b W}{\text{чорні з нормальними ніжками}}$

**Відповідь** : генотипи батьківських форм: ♀ CcZ<sup>B</sup>W (коротконога смугаста); ♂ CcZ<sup>b</sup>Z<sup>b</sup> (коротконогий чорний).

**Визначення ймовірності розщеплення в потомстві при заданих фенотипах батьківських форм**

**Задача 3.** У людини класична гемофілія успадковується як зчеплена з X-хромосомою рецесивна ознака. Альбінізм ( відсутність пігментації) обумовлений аутосомним рецесивним геном. У однієї подружньої пари, нормальної за цими двома ознаками, народився син з обома аномаліями. Визначити ймовірність того, що у другого сина в цій сім'ї проявляться також обидві аномалії одночасно.

**Дано:**  
 X<sup>H</sup> – ген нормального зсідання крові  
 X<sup>h</sup> – ген гемофілії  
 A – ген нормальної пігментації шкіри  
 a – ген альбінізма  
 P: X<sup>H</sup>X<sup>h</sup>Aa; X<sup>H</sup>YAa  
 % F<sub>2</sub> (X<sup>h</sup>Yaа) – ?

**Розв'язання**  
 1) Визначаємо генотипи батьків. За умовами задачі обидва батьки нормальні, отже, у них обов'язково є по доміантному алелю з кожної пари генів (X<sup>H</sup> та A).

Син має обидві аномалії, його генотип X<sup>h</sup>Y aa. X-хромосому з геном гемофілії він міг успадкувати тільки від матері. Один з генів альбінізма син одержав від матері, інший – від батька. Таким чином генотип матері X<sup>H</sup>X<sup>h</sup>Aa, генотип батька X<sup>H</sup>YAa.

2) Визначаємо можливі генотипи і фенотипи дітей.



При такому шлюбі ймовірні генотипи дітей :

P (F<sub>1</sub>): X<sup>H</sup>X<sup>h</sup>Aa x X<sup>H</sup>Y Aa

F<sub>2</sub>:

♂/♀	X <sup>H</sup> A	X <sup>H</sup> a		YA	Ya
X <sup>H</sup> A	X <sup>H</sup> X <sup>H</sup> AA	X <sup>H</sup> X <sup>H</sup> Aa	♀	X <sup>H</sup> YAA	X <sup>H</sup> YAa
X <sup>h</sup> A	X <sup>H</sup> X <sup>h</sup> AA	X <sup>H</sup> X <sup>h</sup> Aa		X <sup>h</sup> YAA	X <sup>h</sup> YAa
X <sup>H</sup> a	X <sup>H</sup> X <sup>H</sup> Aa	X <sup>H</sup> X <sup>H</sup> aa		X <sup>H</sup> YAa	X <sup>H</sup> Yaa
X <sup>h</sup> a	X <sup>H</sup> X <sup>h</sup> Aa	X <sup>H</sup> X <sup>h</sup> aa		X <sup>h</sup> YAa	<b>X<sup>h</sup>Yaa</b>

Імовірність того, що у здорової подружньої пари народиться син гемофілік і альбінос з генотипом X<sup>h</sup>Yaa, дорівнюватиме 1/8 (з усіх синів).

3) Визначаємо ймовірність народження другого сина з такими ж аномаліями. Імовірність того, що наступна дитина буде сином, дорівнює 1/2 (співвідношення статей при народженні складає приблизно 1:1). З числа синів лише 1/8 частина може мати одночасно обидві аномалії.

Для розрахунку кінцевого результату ймовірності знаходиться добуток ймовірностей двох незалежних один від одного явищ: 1/2 x 1/8 = 1/16.

**Відповідь:** ймовірність того, що у другого сина в цій сім'ї проявляться обидві аномалії одночасно, дорівнює 1/16.

### *Визначення розщеплення в потомстві за фенотипом батьківських форм*

#### **Задача 4.**

У курки внаслідок захворювання яєчник дегенерував, а з правої гонади розвинувся сім'яник. У результаті ця особина стала функціонувати як самець. Яке співвідношення за статтю слід очікувати від схрещування такої особини з нормальною куркою?

#### **Розв'язання:**

Відомо, що у птахів, зокрема у курей, гетерогаметною статтю є жіноча. При перевизначенні статі в результаті захворювання генотип особини не змінився і, хоча курка функціонувала як півень, у неї утворювалися у рівному співвідношенні два типи сперматозоїдів : з Z-хромосомою та без неї. Схрещування такої особини з нормальною самкою можна записати таким чином :

P: ZW x ZW ( перевизначений самець )

G: Z; W; Z; W

F<sub>1</sub>: 1/4 ZZ : 2/4 ZW : 1/4 WW.

♂

♀

гинуть

Оскільки 1/4 особин гине (W- хромосома є генетично інертною), залишається живою лише третина потомства.

**Відповідь:** У потомстві перевизначеної особини з нормальною куркою очікується співвідношення за статтю : 2/3 курочок та 1/3 півників.

### Задача 5.

У нормальної жінки народилося троє синів : один – гемофілік і дальтонік, другий – гемофілік з нормальним зором, третій – нормальний за обома ознаками. Чим це можна пояснити ?

#### Розв'язання:

Відомо, що гени гемофілії і дальтонізму зчеплені із статтю і містяться в Х-хромосомі на відстані 9,8 морганід. Генотип першого сина –  $X^{hd}Y$ , другого –  $X^{hdD}Y$ , третього –  $X^{HD}Y$ . Отже, вони отримали від матері хромосоми типів  $X^{hd}$ ,  $X^{hdD}$ ,  $X^{HD}$ . Це можливо в тому випадку, коли відбувається обмін генами Х-хромосом (кросинговер). У матері в результаті кросинговеру утворюються гамети G:  $X^{HD}$ ,  $X^{hd}$ ,  $X^{Hd}$ ,  $X^{hD}$ .

P:  $X^{HD} X^{hd} \times X^{HD} Y$

F<sub>1</sub> (хлопчики):

	♂	Y
♀	$X^{HD}$	$X^{HD}Y$
	$X^{hd}$	$X^{hd}Y$
	$X^{Hd}$	$X^{Hd}Y$
	$X^{hD}$	$X^{hD}Y$

**Відповідь:** Поява у матері трьох синів з різними фенотипами пояснюється тим, що під час утворення гамет в мейозі між Х-хромосомами відбувся кросинговер.

**Задача 6.** Дві червоноокі довгокрилі особини дрозофіли при схрещуванні між собою дали наступне потомство :

Самки: 154 червонооких довгокрилих, 48 червонооких із зачатковими крилами;  
Самці: 98 червонооких довгокрилих, 95 білооких довгокрилих, 25 червонооких із зачатковими крилами, 32 білооких із зачатковими крилами. Яка генетична обумовленість цих ознак? Визначити генотипи батьків і потомства.

#### Розв'язання:

1) Проаналізуємо успадкування кожної ознаки окремо.

##### а) Забарвлення очей:

Оскільки в F<sub>1</sub> розщеплення спостерігається лише у самців, припустимо успадкування, зчеплене зі статтю. Розщеплення у самців: червонооких – 98 + 25 = 123, білооких – 95 + 32 = 127. Отже, розщеплення відбувається у співвідношенні приблизно 1:1, відхилення дуже незначне ( $\chi^2 = 0,032$ ;  $p > 0,80$ ). Таке розщеплення свідчить про моногенне успадкування ознаки та про гетерозиготність материнської особини. Оскільки ознака зчеплена зі статтю, домінування можна встановити за гетерозиготними самками F<sub>1</sub>. Оскільки у першому гібридному потомстві червонооких самок приблизно втричі більше, ніж білооких, отже, домінує червоне забарвлення очей над білим. Вводимо позначення алелів:  $X^{w+}$  - червон.,  $X^w$  - біл.; генотип батьківських форм: самки  $X^{w+} X^w$ , самця -  $X^{w+} Y$ .

##### б) Довжина крил:

В F<sub>1</sub> розщеплення у самок і самців за цією ознакою приблизно однакове: самки 154 довгокрилих : 48 із зачатковими крилами; самці : 193 (98 + 95) довгокри-

лих : 57 (25 + 32) із зачатковими крилами. Всього за всіма особинами : довгокрилих – 347 (154 + 193), із зачатковими крилами-105(48 + 57). Разом : 452 (347 + 105) .

Розщеплення свідчить про гетерозиготність вихідних мух і про те, що ця ознака не зчеплена зі статтю. Оскільки спостерігається розщеплення на два класи з переважанням ознаки довгих крил, припускаємо моногенне успадкування. Визначаємо величину одного сполучення гамет у розщепленні:  $452 : 4 = 113$ . Визначаємо розщеплення в досліді:  $347 : 113 = 3,1$ ;  $105 : 113 = 0,9$ , тобто приблизно 3:1. Перевіряємо гіпотезу про моногенне успадкування з розщепленням 3:1 за методом  $\chi^2$  ( $\chi^2 = 0,76$ ;  $p > 0,30$ ). Розходження фактичного розщеплення за цими ознаками та теоретично очікуваного є несуттєвим і знаходиться у межах похибки. Вводимо позначення алелів: А – ген довгокрилості, а – ген зачаткових крил, генотипи самки та самця за цією ознакою: Аа.

2) Аналізуємо розщеплення за двома ознаками: За висунутою нами нульовою гіпотезою ( $H_0$ ) ознаки успадковуються незалежно, тобто одна з них зчеплена зі статтю, інша успадковується за аутосомним типом. Очікуване розщеплення: **за самцями:** (1 червонооких. : 1 білооких)  $\times$  (3 довгокрилих. : 1 зачат. кр.) = 3 червоноок. довгоокр. : 3 білоок. довгоокр. : 1 червоноок. зачат. кр. : 1 білоок. зачат. кр.; **у самок** розщеплення відбувається тільки за аутосомним геном, що контролює довжину крил, у співвідношенні 3 довгоокр. : 1 зачат. кр. Перевіряємо розщеплення у самців за  $\chi^2$  : ( $\chi^2 = 1,29$ ;  $p > 0,70$ ) . Отже,  $\chi^2$  не відкидає гіпотези.

**Відповідь:** забарвлення очей контролюється одним геном, локалізованим в Х-хромосомі, червоне забарвлення домінує над білим. Довжина крил контролюється одним геном, локалізованим в аутосомі, довгі крила домінують над зачатковими. Ознаки успадковуються незалежно. Генотипи батьківських форм: самка -  $X^{w+} X^w Aa$ , самець -  $X^{w+} Y Aa$ .

### Задачі для самостійного розв'язання

**41.** У дрозофіли гени кольору очей знаходяться в Х-хромосомі. Мухи дикої раси мають червоні очі. Червоний колір очей домінує над білим (мутація *White*, рецесивний ген білоокості *w* ).

а) Гомозиготна червоноока самка схрещена з білооким самцем. Визначити колір очей у самок і самців в першому і в другому поколіннях.

б) Білоока самка схрещена з червонооким самцем. Визначити колір очей у самок і самців в першому і другому гібридних поколіннях.

в) У лабораторії схрещували червонооких мух дрозофіл з червоноокими самцями. У потомстві опинилося 69 червонооких та білооких самців і 71 червоноока самиця. Визначити генотипи батьків і потомства.

**42.** Дві червоноокі довгокрилі особини дрозофіли при схрещуванні між собою дали наступне потомство: самиць: 3/4 червонооких довгокрилих, 1/4 червоно-

оких із зачатковими крилами; самців: 3/8 червонооких довгокрилих, 3/8 білооких довгокрилих, 1/8 червонооких із зачатковими крилами, 1/8 білооких із зачатковими крилами. Пояснити розщеплення. Як успадковуються ці ознаки? Які генотипи батьків?

**43.** При схрещуванні самки дрозофіли з коричневими очима та нормальними крилами з червонооким самцем із зрізаними крилами в  $F_1$  усі самки та самці були з червоними очима і нормальними крилами, а в  $F_2$  відбулося розщеплення: самки: 161 з червоними очима та нормальними крилами, 42 з коричневими очима та нормальними крилами; самці: 76 з червоними очима та нормальними крилами, 80 з червоними очима та зрізаними крилами, 26 з коричневими очима та нормальними крилами, 18 з коричневими очима та зрізаними крилами. Як успадковуються ознаки? Визначити генотипи вихідних мух та нащадків  $F_1$ . Що одержимо в  $F_1$  та в  $F_2$  при зворотньому схрещуванні?

**44.** При схрещуванні білооких самок дрозофіли з червоноокими самцями одержано 895 самців із білими очима та 882 самки із червоними очима. Крім того, в потомстві від цього схрещування знайдено дві самки з білими очима та один самець з червоними очима. Як можна пояснити появу незвичних самок та самців? Як перевірити правильність вашого припущення?

**45.** У дрозофіли при схрещуванні самки із смугоподібними очима з нормальним самцем в  $F_1$  всі самці та самки із смугоподібними очима. У зворотньому схрещуванні в  $F_1$  самки із смугоподібними, а самці з нормальними очима. Як успадковується ознака? Яким має бути потомство  $F_2$  у цих схрещуваннях?

**46.** У дрозофіли рецесивний ген жовтого забарвлення тіла (yellow - y) локалізований в X-хромосомі. Визначити генотип та фенотип потомства від схрещування диплоїдного жовтотілого самця з триплоїдною самкою з генотипом ++y.

**47.** У курей трапляється рецесивний зчеплений із статтю летальний ген, який спричинює загибель курчат до вилуплення. Нормальна самка схрещена з гетерозиготним за летальним геном самцем. У потомстві одержано 120 живих курчат. Скільки серед них самців? Самок?

**48.** При схрещуванні білого самця акваріумної рибки медакі з червоною самкою в першому поколінні усі самці та самки опинилися червоними, а в  $F_2$  - 117 червоних обох статей та 43 білих самця. У зворотньому схрещуванні в  $F_1$  з'явилось 197 білих самців та 230 червоних самок. Як успадковується ознака? Визначити генотипи вихідних риб. Якого розщеплення слід очікувати в  $F_2$  зворотного схрещування серед 200 нащадків?

**49.** Від схрещування білого самця акваріумної рибки медакі з коричневою самкою в  $F_1$  усі самки та самці опинилися коричневими, а в  $F_2$  - 248 коричневих, 57 блакитних, 53 червоних та 21 біла. Стать можна визначити у цих

риб не раніше річного віку. Через рік серед риб, що залишилися живими, розподілення за статтю та забарвленням було таким: самки: 147 коричневих та 35 червоних, самці: 77 коричневих, 56 блакитних, 16 червоних та 19 білих. Як успадковується ознака? Визначити генотипи вихідних риб. Що одержимо, якщо схрестити гомозиготного коричневого самця з білою самкою?

**50.** При схрещуванні сірих самок акваріумних риб групі з пістряво забарвленим самцем у першому поколінні одержано сірих самок та пістрявих самців у співвідношенні 1:1. Те ж саме розщеплення спостерігалось в  $F_2$  та  $F_3$ . Поясніть одержані результати. Визначте генотипи вихідних риб.

**51.** Якщо чорна кішка принесла кошенят, один з яких має черепахове забарвлення шерсті, а три - чорне, то що ви можете сказати про забарвлення шерсті у батька цих кошенят? Про стать цих кошенят?

**52.** Від чорної кішки та чорного кота народилося три кошеня: кішка з черепаховим забарвленням та два чорних кота. Як це можна пояснити?

**53.** Відомо, що черепахове забарвлення спостерігається лише у кішок. Але іноді (дуже рідко) народжуються коти з черепаховим забарвленням. Як це можна пояснити?

**54.** При схрещуванні кішки з черепаховим забарвленням шерсті (триколірні) з рудим котом декількох пометах одержано 18 черепахових та 14 рудих кішок, 16 рудих та 17 чорних котів. Схрещування черепахової кішки з чорним котом дало 10 черепахових та 13 чорних кішок, 11 рудих та 8 чорних котів. Пояснити результати.

**55.** У Франції один дослідник знайшов трьох безшерстних телят, усі - чоловічої статі. Батьками двох з них були нормальна корова та нормальний бугай. Крім цих двох бичків від тих самих батьків народилась нормальна корова. Третій безшерстний бичок народився від зворотнього схрещування нормальної корови з її нормальним батьком, від якого з іншими неродинними коровами було одержано 180 нормальних телят. Чи можна на основі цих даних визначити, як успадковується безшерстність? Напишіть можливі генотипи всіх особин, представлених у задачі. Як можна перевірити ваше припущення?

**56.** Здатність розрізняти смак фенілтіокарбаміда (ФТК) домінує над нездатністю розрізняти смак цієї речовини. Ознака не зчеплена зі статтю. Жінка з нормальним зором, яка розрізняє смак ФТК, вийшла заміж за дальтоніка, нездатного розрізняти смак ФТК. У них народилися дві дочки з нормальним зором, які розрізняли смак ФТК, та чотири сини, кожний з яких не страждав на дальтонізм. З них два сини розрізняли смак ФТК, а два - не розрізняли. Які генотипи батьків і дітей? Визначити імовірність гетерозиготності матері за геном дальтонізма.

57. У людини є спадкове алергічне захворювання -геморрагічний діатез, спричинений рецесивним геном. Алелі цього гена знаходяться в X- та Y-хромосомі. Визначити, які будуть діти й онуки, якщо батьки: а) жінка та всі її предки здорові, а чоловік хворий; б) чоловік та всі його предки здорові, а жінка хвора?
58. Коулман із співробітниками досліджували аномалію - своєрідне тремтіння тіла у бронзових індик, яке опинилося спадковим та одержало назву "вібрирування". Життєздатність таких птахів була нормальною. При розведенні їх "в собі" одержали аномальне потомство. Однак, коли "вібрируючих" самців схрещували з нормальними індичками, то всі нащадки жіночої статі були аномальними, а всі нащадки чоловічої статі - нормальними. Як успадковується аномалія? Визначити можливі генотипи.
59. У собаки в пометі 8 цуценят, половина з них - самці. Один дуже рано набув ознаки гемофілії. Визначити імовірність гемофілії у решти цуценят. Скільки цуценят та якої статі опиняться носіями гемофілії? За допомогою якого схрещування можна з великою імовірністю виявити носіїв гемофілії серед цих собак?
60. Пилком чоловічої рослини дрьоми з зеленим листям запилюють квітки жіночих рослин з жовто-зеленими листями. В  $F_1$  жіночі рослини мають зелене листя, а чоловічі - жовто-зелене. У зворотньому схрещуванні всі гібридні рослини були зеленими. Як це можна пояснити? Яке потомство в  $F_2$  від цих схрещувань ви очікуєте одержати? Визначити генотипи вихідних рослин.
61. У деяких порід курей гени, що визначають білий колір і смугасте забарвлення оперіння, зчеплені з X-хромосою. Смугастість домінує над білим суцільним забарвленням. Гетерогаметна стать у курей жіноча. а) На птахофермі білих курей схрестили із смугастими півнями і одержали смугасте оперіння як у півників, так і у курей. Потім схрестили особин, одержаних від першого схрещування, між собою і одержали 594 смугастих півника і 607 смугастих і білих курочок. Визначити генотипи батьків і нащадків першого і другого поколінь. б) У юнатів є смугасті півні і білі кури. Від їх схрещування одержано 40 смугастих півників і курок та 38 білих півнів і курок. Визначити генотипи батьків і потомства.
62. Селекціонери в деяких випадках можуть визначити стать курчат, які незабаром вилупилися. За якими генотипами батьківських форм це можливо зробити, якщо відомо, що гени золотистого (або коричневого) і сріблястого (або білого) оперіння розміщені в Z-хромосомі і ген золотистого оперіння рецесивний по відношенню до сріблястого?
63. Гіпоплазія емалі (тонка зерниста емаль, зуби світло-бурого кольору) успадковується як зчеплена з X-хромосою домінантна ознака. У сім'ї, де обидва батьки страждали цією аномалією, народився син з нормальними зубами. Визначити ймовірність того, що наступна їх дитина буде теж з нормальними зубами.
64. Класична гемофілія успадковується як рецесивна зчеплена з X-хромосою ознака. а) Матір і батько здорові. Їхня єдина дитина страж-

дає на гемофілію. Хто з батьків передав дитині ген гемофілії ? б) Здорова жінка, гетерозиготна за геном гемофілії, вийшла заміж за здорового чоловіка. Визначити ймовірність того, що їхня дитина буде страждати на гемофілію. У кого з дітей – синів або дочок – небезпека захворіти більша ? в) Батько дівчини страждає на гемофілію, тоді як матір здорова і походить від сім'ї, в якій це захворювання не зустрічалося. Дівчина виходить заміж за здорового юнака. Визначити можливість захворювання їхніх дітей та онуків обох статей. г) Батько та син гемофіліки, а у матері нормальне зсідання крові. Від кого (матері чи батька) син успадкував захворювання ?

65. У людини ген, що обумовлює одну з форм кольорової сліпоти (дальтонізм) локалізований в X-хромосомі. Стан хвороби спричинений рецесивним алелем, стан здоров'я – домінантним. а) Дівчина з нормальним зором, батько якої був дальтоніком, виходить заміж за нормального чоловіка, батько якого також страждав кольоровою сліпотою. Який зір можна очікувати у дітей від цього шлюбу? б) Нормальні у відношенні зору чоловік і жінка мають : 1) сина, який страждає на дальтонізм і має нормальну дочку; 2) нормальну дочку, яка має одного нормального сина і одного сина – дальтоніка ; 3) Ще одну нормальну дочку, яка має п'ятеро нормальних синів. Визначити генотипи батьків, дітей, онуків.
66. Ангідрозна ектодермальна дисплазія (відсутність потовиділення, порушення терморегуляції) передається у людей як рецесивна, зчеплена з X-хромосою ознака. Юнак, який не страждає цим недугом, жениться на дівчинці, батько якої позбавлений потових залоз, а мати та її предки здорові. Визначити ймовірність того, що діти від цього шлюбу будуть страждати відсутністю потових залоз.
67. Нормальна жінка виходить заміж за чоловіка, хворого на ангідрозну ектодермальну дисплазію. У них народжується хвора дівчинка і здоровий син. Визначити ймовірність народження наступної дитини без аномалії.
68. У Північній Кароліні вивчали появу в деяких сім'ях осіб із нестачею фосфору в крові. Це явище пов'язане із захворюванням - специфічною формою рахіту, яка не піддається лікуванню вітаміном D. У потомстві від шлюбів 14 чоловіків, хворих на цю форму рахіту, із здоровими жінками народилося 21 дочка і 16 синів. Усі дочки страждали на нестачу фосфору в крові, а всі сини були здоровими. Яка генетична обумовленість цього захворювання? Чим воно відрізняється від гемофілії ?
69. У собак деяких порід відома мутація вкорочення кігтів на лапах, мутація рецесивна. При схрещуванні нормального самця та самки з короткими когітками в  $F_1$  всі цуценята мали нормальні кігті, а в  $F_2$  короткі когітки з'явилися у половини самок. У реципрокному схрещуванні всі особини першого покоління мали нормальні когітки, а в другому поколінні короткі кігті були знайдені у половини цуценят чоловічої статі. Як успадковується довжина кігтів у собак? Записати обидва схрещування у генетичній символіці.
70. Мутація, що надає шкаралупі яєць зеленувато-блакитного кольору (в порівнянні з нормальним білим), обумовлена мутуванням одного гена і є

домінантною. Якими схрещуваннями і за допомогою яких критеріїв можна протягом двох поколінь вияснити, чи є вказаний ген аутосомним або зчепленим із статтю, якщо є лише одна така курка, яка несе зеленувато-блакитні яйця?

71. Яке потомство слід очікувати в шлюбі між чоловіком з нормальним зором і жінкою – дальтоніком при нерозходженні у неї  $X$ -хромосом? Скільки тілець Барра (статевого хроматина) може бути в соматичних клітинах нащадків?
72. Відомий своїми дослідженнями в області молекулярної генетики Бензер одержав у дрозофіли серію поведінкових мутацій в  $X$ -хромосомі. Найцікавішими з його колекції мутантів були мухи з патологічною реакцією на ефірний наркоз, які одержали назву “знепритомнілих мутантів”, оскільки вони непритомніли від будь-якого шуму. Одного разу дослідник схрестив таку “знепритомнілу” сіротілу самку із нормальним чорнотілим самцем. Як очікувалося, в першому поколінні всі мухи опинилися сірими і лише самці  $F_1$  легко непритомніли. Визначити, яка частина потомства  $F_2$  та якої статі буде чорною і “знепритомнілою” одночасно.
73. Ген “шерстистого” волосся у людини доміантний і розміщений в одній із аутосом. Чоловік із звичайним волоссям, який не страждає на дальтонізм, вступає в шлюб із жінкою, яка теж не страждає на дальтонізм. У них народжується син – дальтонік із “шерстистим” волоссям. Визначити генотипи всіх індивідуумів.
74. Гіпертрихоз (оволосіння вушної раковини) успадковується як зчеплена з  $Y$ -хромосомою ознака, яка починає проявлятися лише після 17 років життя. Одна з форм іхтіозу (лускатість і плямисте потовщення шкіри) успадковується як рецесивна, зчеплена з  $X$ -хромосомою ознака. У сім’ї, де жінка нормальна за обома ознаками, а чоловік є власником лише гіпертрихозу, народився хлопчик з ознаками іхтіозу. Визначити ймовірність проявлення у цього хлопчика гіпертрихозу. Визначити ймовірність народження в цій сім’ї дітей без обох аномалій. Якої вони будуть статі?
75. У сім’ї, де жінка має першу групу крові, а чоловік – четверту, народився син - дальтонік з третьою групою крові. Обидва батьки розрізняють кольори нормально. Визначити ймовірність народження в цій сім’ї здорового сина та можливі його групи крові.
76. Жінка з групою крові  $A$  і нормальним зсіданням крові (здорова) виходить заміж за здорового чоловіка з групою крові  $B$ . Від цього шлюбу народилося три дитини: Катруся – здорова, з групою крові  $A$ , Віктор – здоровий з групою крові  $O$ , Гліб – гемофілік з групою крові  $A$ . Відомо, що батьки жінки були здорові, матір мала групу крові  $O$ , а батько -  $AB$ . У чоловіка батько й матір здорові, групи крові  $A$  та  $B$  відповідно. Пояснити, від кого Гліб успадкував гемофілію. Визначити генотипи всіх членів родини.
77. У чоловіків аутосомний ген лисості  $S$  виступає як доміантний, а у жінок він рецесивний. Жінка, яка має лисого брата, виходить заміж за лисого чоловіка. Батько жінки теж був лисим. У них народився нормальний син і дуже рано облісіла дочка Таня. Таня виросла і вийшла заміж за нормаль-



ного чоловіка. Яка ймовірність того, що у них народиться лисий син, дочка? Визначити генотипи всіх осіб.

78. У дрозофіли рецесивний ген *lethal* локалізований в X-хромосомі, має летальну дію (викликає загибель особини до вилуплення з яйця). Від самки, гетерозиготної за геном *L*, одержано 60 нащадків. Встановити співвідношення самок і самців у потомстві.
79. Відомо, що розрізаність края крила у дрозофіли визначається рецесивним геном *cut*. Є самки і самці дикої лінії з нормальними крилами і мухи з ознакою *cut*. Як треба провести схрещування, щоб визначити, в якій хромосомі (статевій чи аутосомі), локалізований цей ген?
80. Відомий коричневий тип папуг – нерозлучників. Коричневі самки схрещувалися із самцем, який має зелене оперіння. Перше покоління складалося виключно із зелених птахів. При схрещуванні коричневого самця із зеленими самками в першому поколінні самці були зелені, а самки коричневі. Що можна сказати про локалізацію гена коричневого забарвлення і про те, чи домінуючий він або рецесивний?
81. Рубіновоока самка дрозофіли схрещена із самцем дикого типу, який мав червоні очі. У потомстві одержано самок дикого типу, а самці рубіновооки. При схрещуванні самок дикого типу з рубіновооким самцем одержано потомство тільки дикого типу. Визначити, домінуюча чи рецесивна рубіновоокість; зчеплена вона із статтю чи аутосомна.
82. У людини аніридія (вид сліпоти) залежить від домінуючого аутосомного гена, а оптична атрофія (інший вид сліпоти) – від рецесивного зчепленого із статтю гена, локалізованого в X-хромосомі. Чоловік з оптичною атрофією жениться на жінці з аніридією. Визначити можливий фенотип потомства. Чи може народитися дитина (син або дочка) з обома видами сліпоти і в якому випадку?
83. При схрещуванні самки дрозофіли з коричневими очима та нормальними крилами з червонооким самцем із зрізаними крилами в  $F_1$  всі самки та самці мали червоні очі та нормальні крила, а в  $F_2$  відбулося розщеплення: **самки:** 161 з червоними очима та нормальними крилами, 42 з коричневими очима та нормальними крилами; **самці:** 76 з червоними очима та нормальними крилами, 80 з червоними очима та зрізаними крилами, 26 з коричневими очима та нормальними крилами, 18 з коричневими очима та зрізаними крилами. Як успадковуються ознаки? Визначити генотипи вихідних мух та нащадків  $F_1$ . Що одержимо в  $F_1$  і  $F_2$  в результаті зворотного схрещування?
84. У здорових подружжя народився син - альбінос і дальтонік. Навести генотипи батьків і сина. Яка ймовірність того, що у цієї подружньої пари народиться здорова дочка?

### 6.3. Зчеплення генів і кросинговер

Спільне успадкування генів, що містяться в одній хромосомі, називають **зчепленим успадкуванням**. Гени однієї хромосоми утворюють групу зчеплення. Кількість груп зчеплення дорівнює кількості пар хромосом у клітинах або їх гаплоїдній кількості. Якщо гени розташовані в одній парі гомологічних хромосом, генотип гетерозиготної особини  $AaBb$  записують у вигляді  $AB/ab$ . При **повному зчепленні генів** кросинговер між ними не відбувається, тому утворюються лише два типи гамет у рівному співвідношенні. Отже, при повному зчепленні гени успадковуються як один ген і кількісне співвідношення розщеплення при цьому імітує розщеплення при моногібридному схрещуванні, з тією лише різницею, що спостерігається спільне успадкування двох пар ознак.

При **неповному зчепленні** дигетерозиготна особина ( $AB/ab$ ) внаслідок кросинговеру формуватиме такі типи гамет:

$aB, Ab$  – кросоверні гамети, що містять нові комбінації алелів.

$AB, ab$  – некросоверні гамети, в яких порядок розміщення алелів у хромосомах не змінився.

**Частота кросинговеру** між генами прямо пропорційна відстані між ними та вимірюється в одиницях рекомбінації – морганідах або сантиморганах. Один **сантиморган (сМ) або морганіда (М)** – це відстань між генами, за якої кросинговер відбувається з частотою 1%.

**Закони Морганна** – основні положення хромосомної теорії спадковості, остаточно розроблені Т.Морганом і його співробітниками (1911-1915):

1. Гени знаходяться в хромосомах і в межах однієї хромосоми утворюють групу зчеплення. Кількість груп зчеплення дорівнює гаплоїдному числу хромосом.

2. У хромосомі гени розміщені лінійно.

3. Під час мейозу між гомологічними хромосомами може відбуватися кросинговер, частота якого пропорційна відстані між генами.

Для визначення характеру успадкування ознак (гени, що їх визначають, зчеплені чи ні), необхідно провести аналізуюче схрещування гетерозиготної за цими генами особини з рецесивною гомозиготою за відповідними парами алелів. Якщо гени не зчеплені та знаходяться в різних негомологічних хромосомах, то в потомстві аналізуючого схрещування спостерігатиметься декілька різних фенотипів в однаковому кількісному співвідношенні. Якщо гени зчеплені не повністю та знаходяться на певній відстані в одній хромосомі, частота кросинговеру між ними дорівнюватиме відсотку кросоверних особин, отриманих при аналізуючому схрещуванні, або відсотку кросоверних гамет, що утворює гетерозиготна батьківська особина. Наприклад, у дрозофіли відстань між геном, що визначає колір тіла і геном, що визначає довжину крил, дорівнює 18 морганід. Це означає, що при мейозі утворюватиметься 18% кросоверних гамет та 82% некросоверних. Отже, 18% особин, одержаних у результаті аналізуючого схрещування, матимуть новий генотип і фенотип, який не спостерігався у батьківських форм.

При розв'язанні задач з даної теми найчастіше зустрічаються наступні їх типи:

- 1) Визначення типів і кількісного співвідношення гамет особини при зчепленому успадкуванні ознак;
- 2) Визначення взаємного розміщення генів на хромосомі та відстані між ними в одиницях кросинговеру.
- 3) Визначення процентного співвідношення фенотипових класів у потомстві дигетерозиготи за зчепленими генами.
- 4) Визначення місця локалізації генів на хромосомі, частоти кросинговеру та відстані між генами.

### Приклади розв'язання задач

#### 1. Визначення типів і кількісного співвідношення гамет особини при зчепленому успадкуванні ознак

##### Задача 1.

У дрозофіли рецесивний ген білоокості ( $w$ ) знаходиться в  $X$ -хромосомі в локусі 1,5, а домінантний ген зміненої форми черевця  $A$  (*Abnormal*) в тій самій хромосомі в локусі 4,5. Визначити типи і кількісне співвідношення гамет, що утворилися у мух наступних фенотипів і генотипів: червоноока самка з аномальним черевцем  $X^{wA}X^{wA}$ ; самець білокий з нормальним черевцем  $X^{wa}Y$ .

##### Розв'язання:

Гамети самки ( $G_{\text{♀}}$ ):		
$X^{wA}$	}	Некросоверні га-
$X^{wA}$		
	97%	мети
		(100% - 3% = 97%)
$X^{WA}$	}	Відстань між ге-
$X^{wa}$		
	3%	нами:
		4,5-1,5=3% кро-
		синговера, отже,
		стільки ж буде
		кросоверних гамет

Гамети самця ( $G_{\text{♂}}$ )	
$X^{wa}$	- 50%
$Y$	- 50%

**Відповідь:** самка утворюватиме 4 типи гамет:  $X^{wA}$ ;  $X^{WA}$  (по 48,5%) та  $X^{wA}$ ;  $X^{wa}$  (по 1,5%). Самець формуватиме тільки два типи гамет:  $X^{wa}$  - 50%,  $Y$  - 50%, оскільки у самців дрозофіли кросинговер не відбувається.

##### Задача 2.

Які відмінності у чисельному співвідношенні утворених гамет спостерігатимуться у двох організмів з такими структурами генотипів: а)  $A // a \quad B // b$ ; б)  $AB // ab$ ?

##### Розв'язання:

а) оскільки гени  $A$  та  $B$  не зчеплені та знаходяться у різних парах гомологічних хромосом, особина формуватиме 4 типи гамет ( $AB$ ,  $Ab$ ,  $aB$ ,  $ab$ ) за законом незалежного комбінування генів у рівному співвідношенні;

б) при неповному зчепленні генів особина формуватиме 4 типи гамет, але статевих клітин з комбінаціями генів  $AB$  та  $ab$  буде значно більше, ніж гамет типів  $Ab$  та  $aB$ . При повному зчепленні генів утворюватимуться два типи гамет ( $AB$  та  $ab$ ). При схрещуванні таких форм між собою спостерігатиметься кількі-

сне співвідношення розщеплення за генотипом і фенотипом таке ж, як при моногібридному схрещуванні :

$P(F_1) : AB / ав \times AB / ав; F_2: \frac{1}{4} AB/AB; \frac{2}{4} AB/ав; \frac{1}{4} ав/ав.$

**Задача 3.** Відстань між генами А та В, розміщеними в тій самій групі зчеплення, дорівнює 4,6 одиниць кросинговеру. Визначити, які типи гамет та в якому процентному співвідношенні утворюватимуть особини генотипу АВ // ав?

**Відповідь:** відстань між генами в одиницях кросинговеру вказує на неповне зчеплене успадкування. Кількість кросоверних гамет (аВ та Ав) дорівнює відстані між генами (за хромосомною теорією спадковості), отже, таких гамет формуватиметься по 2,3 % . Тоді некросоверних гамет (АВ та ав) налічуватиметься всього:  $100\% - 4,6\% = 95,4\%$  (або по 47,7 % кожної).

## *2. Визначення відносного розміщення генів на хромосомі та відстані між ними в одиницях кросинговеру*

### **Задача 1.**

Дигетерозиготна за генами В та С самка дрозофіли схрещена з рецесивним самцем. У потомстві одержано розщеплення у такому співвідношенні: 43,5% ВвСс; 6,5%Ввсс; 43,5% ввсс; 6,5% ввСс. Встановити сполучення генів у гомологічних хромосомах самки і відстань між ними в одиницях кросинговеру.

**Відповідь:** гени В і С знаходяться в одній хромосомі, а їх рецесивні алелі (в і с) – в іншій хромосомі тієї ж пари. Відстань між генами дорівнює сумі кросоверних гамет (або генотипів потомства із комбінацією ознак, відмінних від батьківських). Отже, відстань між генами В і С дорівнюватиме :  $6,5\% + 6,5\% = 13\%$  кросинговеру.

### **Задача 2.**

В аналізуючому схрещуванні від дигетерозиготи АаВв одержані наступні результати: АВ – 903, Ав – 101, аВ – 98, ав – 898. Пояснити розщеплення. Якщо гени зчеплені, то в якому стані – “притяжіння” чи “відштовхування” вони знаходяться в дигетерозиготі?

**Розв’язання:** в потомстві дигетерозиготи при аналізуючому схрещуванні виникло 4 фенотипових класи. Якби гени А та В успадковувалися б незалежно (знаходилися у різних, негомологічних хромосомах), то слід було б очікувати розщеплення за фенотипом у співвідношенні 1:1:1:1. Ми маємо інший результат: переважає одних фенотипових класів над іншими свідчить про зчеплене успадкування генів. Нашадки рекомбінантного типу (Ав та аВ) виникають в результаті кросинговеру між генами А та В у дигетерозиготи. Визначимо процент кросинговера:  $((101+98) \times 100\%): 2000 = 9,9\%$ .

**Відповідь:** гени А та В знаходяться в одній хромосомі на відстані 9,9% кросинговеру. Генотип вихідної дигетерозиготи АВ/ав, отже, гени А та В знаходяться в стані “притяжіння”.

### 3. Визначення процентного співвідношення фенотипових класів у потомстві дигетерозиготи за зчепленими генами

#### Задача 1.

Гени *A* і *B* зчеплені, кросинговер між ними складає 40%. Скільки з'явиться форм *aabb* та *A-bb* у потомстві дигетерозиготи *AB/ab* при її самоzapлiдненні?

**Розв'язання:** P: *ABab* x *ABab*

Кількість кросоверних гамет відповідає відстані між генами, тобто 40%. Тоді кількість некросоверних гамет дорівнюватиме 100%-40%=60%.

Враховуючи відстань між генами, запишемо гамети особин та їхнє співвідношення:

♀	G: $\left. \begin{matrix} AB \\ ab \end{matrix} \right\}$	Некросоверні	♂: $\left. \begin{matrix} AB \\ ab \end{matrix} \right\}$	Некросоверні
		гамети – по		гамети – по
		30%		30%
	$\left. \begin{matrix} aB \\ Ab \end{matrix} \right\}$	Кросоверні	$\left. \begin{matrix} Ab \\ aB \end{matrix} \right\}$	Кросоверні
		гамети – по		гамети – по
		20%		20%

Складаємо решітку Пенета:

F<sub>2</sub>:

♀ \ ♂	♂	30 %	30%	20%	20%
		AB	ab	aB	Ab
30%	AB	9%	9%	6%	6%
		ABAB	ABab	ABaB	ABAb
30%	ab	9%	<b>аваб</b>	aBab	<b>Abab</b>
		ABab	<b>Abab</b>	AbaB	<b>AbAb</b>
20%	Ab	6%	6%	4%	4%
		ABAb	<b>Abab</b>	AbaB	<b>AbAb</b>
20%	aB	6%	6%	4%	4%
		ABaB	aBab	aBaB	aBAb

Відомо, що імовірність появи зиготи певного генотипу дорівнює добуткові ймовірностей утворення чоловічих і жіночих гамет, що її формують. Для визначення процентної частки певного генотипу серед усіх можливих комбінацій необхідно одержаний добуток поділити на 100% (див. решітку Пеннета). Сумарна ймовірність появи форм з фенотипом *A-bb* складатиме: 6% *Abab* + 6% *Abab* + 4% *AbAb* = 16%; з генотипом *abab* – 9%.

**Відповідь:** у потомстві дигетерозиготи *AB/ab* при її самоzapлiдненні кількість особин з фенотипом *A-bb* буде складати 16%; а з генотипом *abab* – 9%.

#### Задача 2.

У кукурудзи гени, що обумовлюють згорнуте листя (*cr*) і карликовість (*d*) розміщені в локусах 0 та 18 третьої хромосоми. Схрещували рослини *CrCrdd* і *crcrDD*. Визначити: а) генотипи і фенотипи рослин *F*<sub>1</sub>; б) очікуване співвідношення фенотипових класів в *F*<sub>2</sub>.

**Розв'язання:**

$$P: \frac{CrD}{CrD} \times \frac{crD}{crD} \quad F_1: \frac{CrD}{crD} \times \frac{CrD}{crD}$$

Відстань між генами *cr* та *d* складає 18% кросинговеру, стільки ж сумарно буде кросоверних гамет CrD та crd. Тоді кількість некросоверних гамет Crd та crD складатиме 100% - 18% = 82%:

F<sub>2</sub>:

♀ \ ♂	41% Crd	41% crD	9% CrD	9% crd
41% Crd	Crd/Crd 16,8%	Crd/crD 16,8%	Crd/CrD 3,7%	Crd/crd 3,7%
41% crD	Crd/crD 16,8%	crD/crD 16,8%	CrD/crD 3,7%	crd/crD 3,7%
9% CrD	CrD/Crd 3,7%	CrD/crD 3,7%	CrD/CrD 0,8%	CrD/crd 0,8%
9% crd	crd/Crd 3,7%	crD/crd 3,7%	CrD/crd 0,8%	crd/crd 0,8%

Після об'єднання генотипів F<sub>2</sub> у фенотипові класи та підсумовування процентної частоти їх зустрічальності одержимо 4 фенотипові класи у такому співвідношенні: Cr-dd - 24,19%; Cr-D - 50,81%; crcr - D - 24,19%; crcrdd - 0,81%.

#### Відповідь:

- а) F<sub>1</sub>: Crd crD – високорослі (нормальні) рослини з нормальним листям;  
 б) F<sub>2</sub>: Cr-dd - 24,19% – нормальні листя, карликові;  
 Cr-D - 50,81% – нормальні листя, нормальний зріст;  
 crcr - D - 24,19% – згорнуте листя, нормальний зріст;  
 crcrdd - 0,81% – згорнуте листя, карликові.

#### Задача 3.

З'ясовано, що гени зчеплені та розміщені в хромосомі в наступному порядку: А - В - С. Відстань між генами А та В - 8% кросинговеру, між генами В та С - 10%. Коефіцієнт співпадіння дорівнює 0,6. Яке очікуване співвідношення фенотипів (%) у потомстві аналізуючого схрещування рослини з генотипом АВс/abС?

#### Розв'язання:

- За процентами кросинговеру між А-В та В-С визначаємо частку теоретично очікуваних подвійних кросоверів:  $0,8 \times 0,10 \times 100\% = 0,8\%$ , їхній фенотип - Abc та aBC.
- Знаючи коефіцієнт співпадіння  $C = 0,6$  та процент теоретично очікуваних подвійних кросоверів (0,8%), визначаємо процент подвійних кросоверів у досліді  $0,6 \times 0,8 = 0,48\%$ . Отже, в досліді має бути 0,24% особин з фенотипом Abc та 0,24% з фенотипом aBC.
- Визначаємо частку фенотипів, що виникають в результаті кросинговеру між генами А-В и В-С: а) фенотипи кросоверів за генами А-В: AbC, aBc, (Abc, aBC - подвійні кросовери). Частка особин з фенотипами Abc та aBC встановлені в пункті 2: 0,24 Abc и 0,24 aBC. Відстань між А-В = 8%. Визначаємо частку кросоверів з фенотипами AbC + aBC = 8% - 0,48% = 7,52%, тобто AbC = 3,76%; aBc = 3,76%; б) фенотипи кросоверів за генами В-С: ABC, abc (Abc, aBC -

подвійні кросовери). Відстань між генами В-С = 10%, отже, частка кросоверів з фенотипами ABC + abc = 10% - 0,48% = 9,52%, тобто ABC = 4,76%; abc = 4,76%. Таким чином, особина з генотипом АВс/abС утворюватиме 8 різних типів гамет(2<sup>3</sup>) і в аналізуючому схрещуванні 8 фенотипів: ABC - 4,76%; АВс - 41,24%; AbC - 3,76%; Abc - 0,24% ; aBC - 0,24% ; aBc - 3,76% ; abC- 41,24%; abc - 4,76%.

Фенотипи АВс та abC- некросовери (батьківський тип). Визначимо частку цих фенотипів, врахувавши, що сума всіх класів розщеплення становить 100%: 100% - [(2 × 4,76) + (2 × 3,76) + (2 × 0,24)] = 82,48%. Отже, частка АВс = 41,24%, частка abC = 41,24%.

**Відповідь:** у досліді слід очікувати розщеплення (в %): ABC - 4,76%; АВс - 41,24%; AbC - 3,76% ; Abc - 0,24%; aBC - 0,24%; aBc - 3,76%; abC - 41,24%; abc - 4,76%.

#### **4. Визначення місця локалізації генів на хромосомі, частоти кросинговеру та відстані між генами**

##### **Задача 1.**

При схрещуванні рослин кукурудзи, які мають зелені пагони, без лігули та зелене листя, з рослинами, які мають золотисті пагони, лігулу та темно-зелене листя, в F<sub>1</sub> одержали рослини із зеленими пагонами, без лігул з темно-зеленим листям. Рослини F<sub>1</sub> схрестили з аналізатором. У результаті цього аналізуючого схрещування одержали наступне розщеплення:

F<sub>a</sub>: зелені пагони, без лігули, темно-зелене листя – 22 рослини;

зелені пагони, без лігули, зелене листя – 275 рослин;

зелені пагони, з лігулою, темно-зелене листя – 74 рослини;

зелені пагони, з лігулою, зелене листя – 128 рослин;

золотисті пагони, без лігули, темно-зелене листя – 112 рослин;

золотисті пагони, без лігули, зелене листя – 66 рослин;

золотисті пагони, з лігулою, темно-зелене листя – 305 рослин;

золотисті пагони, з лігулою, зелене листя – 18 рослин.

Всього 1000 рослин. Як успадковуються ознаки? Визначити генотипи вихідних рослин, рослин F<sub>1</sub> та аналізатора.

##### **Розв'язання:**

**I.** Аналізуємо успадкування кожної пари ознак окремо.

##### **1) Забарвлення пагонів (зелене –золотисте):**

F<sub>a</sub>: зелені: 275 + 22 + 74 + 128 = 499

золотисті: 112 + 66 + 305 + 18 = 501. H<sub>0</sub>: моногенне успадкування, розщеплення 1:1. Усі рослини F<sub>1</sub> із зеленим забарвленням пагонів, отже, зелене забарвлення - домігантна ознака. Позначимо алелі, що детермінують забарвлення пагонів: А – ген зеленого забарвлення, а - золотистого.

**2) Присутність – відсутність лігули:**

F<sub>a</sub>: листя з лігулою – 74 + 128 + 305 + 18 = 525 рослин

листя без лігули – 22 + 275 + 112 + 66 = 475 рослин

$H_0$ : розщеплення 1:1, моногенне успадкування ( $\chi^2 = 2,5$ ;  $p > 0,20$ ).  $H_0$  не відкидається. В  $F_1$  рослини без лігули, отже, відсутність лігули на листях – домінантна ознака. Позначимо алелі, що детермінують наявність лігули: В – листя без лігули, в – листя з лігулою.

### 3) Забарвлення листя:

$F_a$ : зелені:  $275 + 128 + 66 + 18 = 487$

темно-зелені:  $22 + 74 + 112 + 305 = 513$

$H_0$ : розщеплення 1:1, моногенне успадкування ( $\chi^2 = 0,68$ ;  $p > 0,70$ ).  $H_0$  не відкидається. Усі рослини  $F_1$  з темно-зеленим листям, отже, темно-зелене листя – домінантна ознака. Позначимо алелі, що детермінують забарвлення листя: С – темно-зелені, с – зелені. Таким чином, генотипи батьківських рослин: ААВВсс та ааbbCC, генотип гібридів  $F_1$ : АаВbCc.

II. Аналізуємо характер спільного успадкування пар ознак:

1) Забарвлення пагонів – наявність лігули (гени А та В): В  $F_a$  спостерігалось розщеплення на 4 фенотипових класи: АВ – 297 рослин; Ав – 202; аВ – 178; ав – 323. Оскільки розщеплення не 1:1:1:1 ( $\chi^2 = 41,6$ ;  $p < 0,01$ ), ознаки успадковуються зчеплено, тобто гени локалізовані в одній хромосомі, кросоверні класи – Ав та аВ, процент кросинговера між генами А-В:  $[(202 + 178) \times 100\%] : 1000 = 38\%$ .

2) забарвлення листя – наявність лігули (гени В та С). В  $F_a$  спостерігалось розщеплення на 4 фенотипових класи: ВС – 134; Вс – 341; вС – 379; вс – 146. Оскільки розщеплення явно не 1:1:1:1, ознаки успадковуються зчеплено, тобто гени локалізовані в одній хромосомі. Кросоверні класи – ВС та вс, процент кросинговера між генами В-С:  $[(134 + 146) \times 100\%] : 1000 = 28\%$ . Оскільки ген А зчеплений з геном В, а ген В зчеплений з геном С, гени А-С також зчеплені. В  $F_a$  спостерігалось розщеплення на 4 фенотипових класи: АС – 96; Ас – 403; аС – 417; ас – 84. Кросоверні класи – АС та ас. Процент кросинговера між генами А та С:  $[(96 + 84) \times 100\%] : 1000 = 18\%$ .

III. Визначаємо порядок розміщення генів у хромосомі. Найбільшою є відстань між генами А та В (38%). Отже, гени локалізовані в хромосомі в наступному порядку:

А      С      В.

Видно, що порушено правило аддитивності: АВ = АС + СВ = 18% + 28% = 46%  $\neq$  38%. Отже, генотип вихідної форми аСb===АсВ. Це порушення пов'язане з тим, що при визначенні процента кросинговера між генами А та В не були враховані подвійні кросовери (Аbc та аBC). Процент подвійних кросоверів =  $[(22 + 18) \times 100\%] : 1000 = 4\%$ . Відстань між генами А та В з урахуванням подвійних кросоверів:  $[38\% + (2 \times 4\%)] = 46\%$ .

IV. Знаючи проценти кросинговера між генами А та В, В та С, можна з'ясувати, чи спостерігається інтерференція на ділянці А-В, визначивши коефіцієнти співпадіння (К):  $K = 0,04 \times 100\% : (0,18 \times 0,28) = 4 : 5,04 = 0,7$ . Оскільки  $K < 1$ , можна стверджувати, що кросинговер в ділянці А-В переш-





**Відповідь:** у потомстві аналізуючого схрещування спостерігатиметься наступне розщеплення за генотипом й фенотипом:

Abc//abc – 35,27%;      AbC//abc – 4,73%;      aBC//abc – 35,27%;  
ABC//abc – 9,23%;      Abc//abc – 0,77%;      abc//abc – 9,23%;  
aBc//abc – 4,73%;      abC//abc – 0,77%.

**Задача 3.** Самець рудого таргана-прусака, який має чорне тіло і бліді очі, схрестився із самкою з рудим тілом і опуклими очима сірого кольору. Усі нащадки першого покоління мали чорне тіло і очі нормального кольору і форми. Вони активно схрещувалися між собою і в F<sub>2</sub> студенти підраховували: рудих з нормальними очима – 74 637, чорних з нормальними очима – 150 363, рудих з блідими очима нормальної форми – 363, чорних з блідими очима нормальної форми – 7 4637, рудих з опуклими очима кольору дикого типа – 24 879, чорних з опуклими очима кольору дикого типа – 50 121, рудих з опуклими блідими очима – 121, чорних з опуклими блідими очима – 24 876. Визначити, як успадковуються ці ознаки.

**Розв'язання:**

1) Визначаємо характер успадкування ознак. Аналіз фенотипу гібридів F<sub>1</sub> вказує на те, що чорне забарвлення тіла (A) домінує над жовтим (a), нормальна форма очей (B) – над опуклою (b) і сіре забарвлення очей (C) – над блідим (c).

2) Визначаємо тип успадкування генів. В F<sub>2</sub> виникають 8 фенотипових класів у співвідношенні, яке не відповідає формулі незалежного комбінування генів (27:9:9:9:3:3:3:1). У цьому легко впевнитися, поділивши загальну кількість нащадків на 64 частини (4<sup>3</sup>=64 можливих генотипи, див. розділ 5) і підрахувати теоретично очікувану кількість кожного фенотипового класу. Отже, всі три гени або зчеплені між собою, або два з них знаходяться в одній групі зчеплення, третій – в іншій.

3) Визначаємо характер зчеплення генів. Для відповіді на це питання проаналізуємо у гібридів F<sub>2</sub> успадкування лише двох ознак у різних комбінаціях.

**За забарвленням тіла і формою очей** виникають 4 фенотипових класи: 225000 чорних з нормальними очима, 75000 чорних з опуклими очима, 75000 рудих з нормальними очима і 25000 рудих з опуклими очима. Одержане в цьому випадку розщеплення співпадає з формулою 9:3:3:1, що свідчить про незалежне успадкування генів, які контролюють забарвлення тіла і форму очей.

Аналогічно аналізуємо успадкування ознак **забарвлення і форми очей**. У цьому випадку також виникають 4 фенотипових класи: 225000 тарганів з нормальними очима сірого забарвлення, 75000 з нормальними очима блідого забарвлення, 75000 з опуклими очима сірого забарвлення і 25000 з опуклими очима блідого забарвлення. Одержане розщеплення також свідчить про незалежних характер успадкування генів.

Розглянемо тепер останню комбінацію ознак **забарвлення тіла і забарвлення очей**. У другому поколінні з'явилися 200484 чорних таргана з сірими очима, 99 516 чорних з блідими очима, 99516 рудих з сірими очима і 484 рудих з блідими очима. Одержане розщеплення свідчить про те, що гени забарвлення тіла і забарвлення очей успадковуються зчеплено.

Позначивши літерами гени, розпишемо генотип вихідних батьківських особин і гібридів першого покоління:

$$P: \frac{Ac}{Ac} \frac{B}{B} \times \frac{aC}{aC} \frac{b}{b} \quad F_1: \frac{Ac}{aC} \frac{B}{b}$$

**Відповідь:** гени забарвлення тіла і забарвлення очей успадковуються зчеплено, ген форми очей знаходиться в іншій групі зчеплення і успадковується незалежно.

### Задачі для самостійного розв'язання

**85.** У лабораторії схрещували дрозофіл: нормальну самку і самець з жовтим тілом, обрізаними крилами і гранатовими очима. У першому поколінні були одержані чотири класи мух: самки дикого типа, самки з обрізаними крилами, самці дикого типа, самці з обрізаними крилами. Якщо жовте тіло – ознака, рецесивна по відношенню до сірого, гранатові очі – по відношенню до темно-червоних, а обрізані крила – по відношенню до довгих і всі три гени – *y*, *gn*, *ct* локалізовані в X-хромосомі, які найбільш імовірні генотипи батьківських форм?

**86.** В аналізуючому схрещуванні дигетерозиготи відбулося розщеплення на чотири фенотипових класи у співвідношенні: 42, 4% – *AB*, 8% – *Ab*, 7,0% – *aB*, 42,6% – *ab*. Як успадковуються гени? В якій фазі вони знаходяться: “притяжіння” або “відштовхування”?

**87.** Кури з довгими ногами і простим гребнем при схрещуванні з півнем-коротконіжкою з трояндоподібним гребнем, який одержав которконогість від батька, а трояндоподібний гребінь від матері, дали наступне потомство: 5 коротконіжок з трояндоподібним гребнем, 103 коротконіжки з простим гребнем, 89 довгоногих з трояндоподібним гребнем, 12 довгоногих з простим гребнем. Як успадковуються дані ознаки? Визначити генотипи вихідних птахів.

**88.** В аналізуючому схрещуванні від дигетерозиготи *AaBb* одержано особин: *AB* – 243, *Ab* – 762, *aB* – 758, *ab* – 237. Який характер успадкування генів? Якщо вони зчеплені, то яка відстань між ними? Визначити генотип гетерозиготи. Яке співвідношення генотипів спостерігатиметься в потомстві аналізуючого схрещування, якщо б спочатку схрещували гомозиготних особин *AABB*  $\times$  *aabb*?

**89.** Диплоїдна тригетерозиготна клітина хламідомонади виникла в результаті злиття двох гаплоїдних клітин (гамет) з генотипами *ABC* і *abc*. Частота рекомбінантів серед дочірніх клітин за генами *B* і *C* – 20%, за генами *A* і *C* – 38%. Скільки різних типів рекомбінантів і в якому співвідношенні може виникнути в результаті мейозу у цієї зиготи при її проростанні? Якою може бути послідовність генів на карті і яка частота зустрічальності кожного випадку подвійних рекомбінантів?

**90.** Від схрещування білих курей без чуба з чорними чубатими півнями в  $F_1$  всі курчата опинилися білими чубатими, а в  $F_2$  відбулося розщеплення: 5005 білих чубатих, 2505 білих без чуба, 2460 чорних чубатих, 30 чорних без чуба. Всього 10000 особин. Як успадковуються ознаки? Визначити генотип вихідних батьків і

гібридів  $F_1$ . Якщо кросинговер відбувається у особин обох статей, то яке розщеплення очікується в аналізуючому схрещуванні і яких птахів слід використовувати для нього?

**91\***. Який процент білих і жовтих нащадків слід теоретично очікувати в другому поколінні від схрещування двох пацюків: самки-альбіноса із самцем з жовтим забарвленням шерсті, якщо відомо: 1) альбінізм у пацюків визначається рецесивним геном ( $c$ ), який знаходиться в локусі 21 першої групи зчеплення;

2) жовте забарвлення шерсті визначається рецесивним геном ( $p$ ), локалізованим в локусі  $O$  тієї ж  $X$ -хромосоми;

3) для одержання  $F_2$  між собою схрещувалися пацюки з першого покоління, всі нащадки якого мали характерний для диких тварин сірий колір;

4) гени  $c$  і  $p$  взаємодіють між собою за типом криптомерії;

5) кросинговер за аутосомами відбувається у обох статей. Але, хоч локуси  $c$  і  $p$  є не тільки в  $x$ -, але і в  $y$ -хромосомах, кон'югація між  $x$ - та  $y$ -хромосомами у пацюків неможлива.

**92.** У пацюків темне забарвлення шерсті домінує над світлим, рожевий колір очей – над червоним. Обидві ознаки зчеплені. У лабораторії від схрещування рожевооких темношерстних пацюків з червоноокими світлошерстними одержано потомство: світлошерстних червонооких – 77, темношерстних рожевооких – 73, світлошерстних рожевооких – 24, темношерстних червонооких – 26. Визначити відстань між генами на генетичній карті.

**93.** Посмикування головою (*shaker*) – нервове захворювання лабораторних лінійних мишей. Такі миші роблять різкі рухи головою, часто бігають по колу і, до того ж, глухі. Це захворювання обумовлене рецесивним геном  $sh$ , він знаходиться в тій самій хромосомі, що й ген, який викликає альбінізм ( $c$ ). Частота кросинговера між генами  $c$  та  $sh$  складає близько 4%. Самка з головою, яка смикається, була схрещена із самцем-альбіносом з такою ж головою. В результаті декількох пометів одержано 200 мишат. Скільки з них буде альбіносів з головою, яка смикається, і скільки альбіносів із звичною для робітників виварію поведінкою? Самці-альбіноси з головою, яка смикається, одержані від попереднього схрещування, були спарені з нормальними самками. Особин  $F_1$  потім схрестили з мишами-альбіносами з головою, яка смикається, і одержали знову 200 мишат. Скільки з них, за вашою думкою, має бути альбіносів з головою, яка смикається, і скільки альбіносів, які звичайно поводять себе?

**94.** У кролів забарвлення шерсті визначається геном  $C$ , альбінізм –  $c$ , чорне забарвлення –  $B$ , коричневе –  $b$ . Чорний кроль схрещений з альбіносом, а гібриди  $F_1$  схрещувалися з подвійною рецесивною формою. В потомстві одержано: чорних кроленят – 68, коричневих – 132, альбіносів – 200. Визначити, як успадковуються ці ознаки і яка відстань між генами, які взаємодіють.

**95.** Білий короткошерстний кроль із звивистими вусами схрещується з крольчихою, яка має чорну нормальної довжини шерсть і прямі вуса. В  $F_1$  всі кроле-

нята чорні з нормальною шерстю і прямими вусами. В  $F_2$  спостерігається розщеплення: 11 білих з нормальною шерстю і прямими вусами, 10 чорних короткошерстних із звивистими вусами, 3 білих короткошерстних із звивистими вусами і 29 чорних з нормальною шерстю і прямими вусами. Як успадковуються ці ознаки?

**96.** У кукурудзи забарвлений ендосперм і гладкий алейрон контролюється домінантними генами  $C$  і  $S$ , а незабарвлений ендосперм і зморшкуватий алейрон – їх рецесивними алелями  $c$  та  $s$ . Ці гени знаходяться в одній парі гомологічний хромосом, тобто вони зчеплені. Відстань між генами  $S$  і  $C$  складає 3,6 одиниці кросинговера. Які типи гамет і в якому процентному співвідношенні утворюються у рослин, які мають генотипи: а)  $CS//cs$ ; б)  $Cs//cS$ ?

**97.** Відстань між генами  $A$  і  $B$ , розміщеними в одній групі зчеплення, дорівнює 4,6 одиниці кросинговера. Визначити, які типи гамет і в якому процентному відношенні утворюють особини генотипу  $AB//ab$ ?

**98.** При схрещуванні самки дрозофіли, гетерозиготної за генами  $A$  і  $B$ , з рецесивним самцем одержано 8,2% рекомбінантів, а при схрещуванні самки, гетерозиготної за генами  $M$  і  $N$ , з рецесивним самцем одержано 10,4% рекомбінантів. Визначити, на скільки одиниць кросинговеру відстань між генами  $M$  і  $N$  більше відстані між генами  $A$  і  $B$ ?

**99.** Схрещені дві пари дрозофіл. В обох парах самки були гетерозиготні за генами  $A$  і  $B$ , а самці рецесивні за цими генами. У потомстві одержано наступне співвідношення класів. Перше схрещування – 41,5%  $AaBb$  : 8,5%  $Aabb$  : 8,5%  $aaBb$  : 41,5%  $aabb$ . Друге схрещування – 41,5%  $Aabb$  : 8,5%  $AaBb$  : 8,5%  $aabb$  : 41,5%  $aaBb$ . Визначити відстань між генами  $A$  і  $B$  і вказати, як комбінуються в парних хромосомах гени  $A$ ,  $a$ ,  $B$ ,  $b$  у самок в першому та другому схрещуваннях.

**100.** У результаті аналізуючого схрещування одержано наступне співвідношення фенотипів:

$X - Y - Z - 30$	$xx Y - zz 15$
$X - Y - zz 172$	$xxуу Z - 172$
$X - уу Z - 17$	$xxууzz 28$
$X - ууzz 2$	$xx Y - Z - 3$

Вказати порядок розміщення генів і відстань між ними в одиницях кросинговеру.

**101.** У дрозофіли ген зрізаних крил (*cut wings*) знаходиться в локусі 13,7, а ген гранатових очей (*garnet*) в локусі 44,4 статевої хоромосоми. Обидві ознаки рецесивні. Самку, гомозиготну за генами зрізаних крил і нормальних очей, схрестили з самцем, який має нормальні крила і гранатові очі. Самку  $F_1$  з схрестили з самцем з  $F_1$ . Одержане потомство аналізували. Визначити: а) генотипи батьківських особин, генотипи й фенотипи потомства; б) теоретично очікуване співвідношення мух кожного фенотипу в  $F_2$  (самок і самців окремо).

**102.** У дрозофіли в досліді було одержано наступне співвідношення фенотипових класів в  $F_2$ :

Фенотипи	Самці	Самки
A – B – C -	27	152
aa B – C -	106	148
A – B – cc	4	-
A – bb C -	13	-
A – bb cc	111	-
aa B - cc	10	-
aa bb C -	3	-
aa bb cc	26	-
	$\Sigma = 300$	$\Sigma = 300$

Визначити: а) наведені гени аутосомні чи зчеплені із статтю; б) відстань між генами в одиницях кросинговеру; в) генотип вихідної батьківської пари.

**103.** Материнська рослина кукурудзи має рецесивні ознаки забарвленості, зморшкуватості і крохмалистості зерен. Батьківська рослина гетерозиготна за кожним з цих ознак, зерна у неї без кольору, гладкі, воскові. Потомство від цього схрещування опинилося наступним (в %):

- Забарвлених зморшкуватих крохмалистих – 40
- Забарвлених зморшкуватих воскових – 9
- Забарвлених гладких крохмалистих – 0
- Забарвлених гладких воскових – 1
- Без кольору зморшкуватих крохмалистих – 1
- Без кольору зморшкуватих воскових – 0
- Без кольору гладких крохмалистих – 9
- Без кольору гладких воскових – 40.

Визначити: а) в одній чи декількох хромосомах знаходяться гени вказаних ознак і чи спостерігається в даному випадку явище перехреста? б) порядок розміщення генів в хромосомі і відстань між ними.

**104.** Схрещують дві лінії дрозофіли  $b^+pr^+$  (сіре тіло, червоні очі – обидва гени з II групи зчеплення) і  $bpr$  (чорне тіло, пурпурні очі). Кросинговер між генами  $b-pr$  складає 6 %. Визначити розщеплення в  $F_2$ . Яке буде  $F_2$  від схрещування ліній  $b^+pr$  і  $bpr^+$ ?

**105.** У дрозофіли кросинговер між генами  $b-vg$  складає 20%. Визначити, яке буде  $F_2$  від схрещування ліній  $bvg \times b^+vg^+$  та  $bvg^+ \times b^+Vg$ .

**106.** Чи можна визначити процент кросинговера між генами  $A$  і  $B$  в схрещуванні  $Ab//ab \times aB//ab$ ?

**107.** У дрозофіл ознаки забарвлення тіла і форми крил зчеплені. Темне забарвлення тіла рецесивне по відношенню до сірого, короткі крила – до довгого. У лабораторії схрещувалися сірі довгокрилі самки, гетерозиготні за обома ознаками, з самцями, які мали чорне тіло і короткі крила. У потомстві опинилося

сірих довгокрилих особин 1394, чорних короткокрилих – 1418, чорних довгокрилих – 287, сірих короткокрилих – 288. Визначити відстань між генами.

**108.** У дрозофіли ген нормального забарвлення очей домінує над геном білоокості, ген аномальної будови черевця над геном нормальної будови. Обидві пари розміщені в X-хромосомі на відстані 3 морганід. Визначити ймовірні генотипи й фенотипи потомства від схрещування гетерозиготної за обома ознаками самки і самцем, який має нормальний колір очей та нормальну будову черевця.

**109.** У людини локус резус-фактора, зчеплений із локусом, який визначає форму еритроцитів, і знаходиться від нього на відстані трьох морганід (К.Штерн, 1967). Резус – позитивність та еліптоцитоз (ерітроцити еліптичної форми) визначаються домінантними аутосомними генами. Один з подружжя є гетерозиготним за обома ознаками. При цьому резус – позитивність він успадкував від одного батька, еліптоцитоз – від іншого. Другий супруг резус – негативний і має нормальні еритроцити. Визначити процентні співвідношення ймовірних генотипів і фенотипів дітей в цій сім'ї.

**110.** Синдром дефекта нігтів і колінної чашечки визначається домінантним аутосомним геном. На відстані 10 морганід від нього знаходиться локус груп крові системи *ABO*. Один з подружжя має групу крові *A*, інший – *B*. Той, у якого група крові *A*, страждає дефектом нігтів і колінної чашечки. Відомо, що його батько був з групою крові *O* і не мав цих аномалій, а матір з групою крові *AB* мала обидва дефекти. Один з подружжя, який мав групу крові *B*, нормальний у відношенні гена дефекта нігтів і колінної чашечки та гомозиготний за обома парами генів, які аналізуються. Визначити ймовірність народження в цій сім'ї дітей, які страждають дефектом нігтів і колінної чашечки і можливі їх групи крові.

**111.** Класична гемофілія і дальтонізм успадковуються як рецесивні ознаки, зчеплені з X-хромосою. Відстань між генами 9,8 морганід.

1) Дівчина, батько якої страждає одночасно гемофілією і дальтонізмом, а матір здорова і походить від благополучної за цими ознаками сім'ї, виходить заміж за здорового чоловіка. Визначити ймовірні фенотипи дітей від цього шлюбу.

2) Жінка, матір якої страждає дальтонізмом, а батько гемофілією, вступає в шлюб з чоловіком, який страждає обома захворюваннями. Визначити ймовірність народження дітей з обома аномаліями у цій родині.

**112.** У кукурудзи буває забарвлений ендосперм (*A*) і незабарвлений (*a*), гладкі зерна (*B*) і зморшкуваті (*b*). Гени, які визначають ці ознаки, успадковуються зчеплено, частота кросинговеру – 3,6%. Визначити, яке буде потомство від схрещування *AB//ab*  $\times$  *ab//ab* і в якому співвідношенні?

**113.** Гени  $A$  і  $B$  зчеплені і кросинговер між ними складає 10%. Ген  $C$  знаходиться в іншій групі зчеплення. Які гамети і в яких співвідношеннях буде утворювати гетерозигота:  $\frac{AB}{ab} \frac{C}{c}$  ?

**114.** У людини рецесивні гени  $a$  і  $b$  зумовлюють схильність до діабету і до гіпертонічної хвороби. За декількома родоводами зроблено припущення, що ці гени зчеплені, відстань між ними становить 10% кросинговеру. Які типи гамет утворюватиме жінка з генотипом  $AB//ab$  і чоловік з генотипом  $Ab//aB$ ? Визначити ймовірність ( $y\%$ ) народження сина, схильного до згаданих хвороб.

**115.** В аналізуючому схрещуванні дрозофіли, дигетерозиготної за генами  $w$  (білі очі) і  $f$  (вільчасті щетинки), одержано два різних результати для двох самок, подібних за фенотипом ( $v\%$ ):

$$1) w^+f^+ : w^+f : wf^+ : wf = 41:9:9:41$$

$$2) w^+f^+ : w^+f : wf^+ : wf = 9:41:41:9$$

Визначити характер успадкування цих ознак. Написати генотип гетерозиготних особин в обох випадках; вказати, в чому відмінності їх генотипів. Визначити приблизну відстань між вказаними генами.

**116.** Катаракта і полідактилія у людини зумовлені двома домінантними генами, відстань між якими складає 6 морганід. Жінка успадкувала катаракту від батька, полідактилію – від матері. Її чоловік має тільки катаракту. Визначте ймовірність народження дитини ( $y\%$ ), подібної за фенотипом до батька.

**117.** Рослину кукурудзи, гетерозиготну за трьома парами генів, схрестили з рослиною, гомозиготною за рецесивними алелями цих генів. В одержаному потомстві спостерігалось наступне співвідношення фенотипів:

$$A - B - C \quad 113 \qquad aabvcc \quad 105$$

$$A - B - cc \quad 70 \qquad aaB - cc \quad 21$$

$$aavvC - 64$$

$$A - vvC - 17$$

Визначити порядок розміщення цих генів в хромосомі і відстань між ними в одиницях кросинговеру.

**118.** В потомстві аналізуючого схрещування одержано наступне співвідношення фенотипів:

$$A - B - C - 120 \qquad aaB - C - 62$$

$$A - B - cc \quad 10 \qquad aaB - cc \quad 68$$

$$A - bbC - 65 \qquad aabbC - 12$$

$$A - bbcc \quad 63 \qquad aabbcc \quad 125$$

Визначити порядок розміщення генів в хромосомі і відстань між ними в одиницях кросинговеру.

**119.** Зелене забарвлення паростків ячменя обумовлене присутністю домінантних алелів генів  $A$  і  $B$  в гомо- або гетерозиготному стані. При відсутності алеля  $B$  з'являються жовті паростки, в решті випадків – білі. В  $F_2$  одного із схрещу-



вань було одержано 205 зелених, 105 білих і 98 жовтих паростків. Як пояснити подібне розщеплення, враховуючи явище зчеплення?

**120.** У дрозофіли є два зчеплених мутантних гени, які визначаються киноварне забарвлення очей ( $v$  – *vermilion*) і розсечені крила ( $c$  – *cleft wings*). Домінантні алелі цих генів визначаються розвиток ознак, характерних для мух дикого типу (червоне забарвлення очей і нормальні крила). В одному із схрещувань було одержано наступне співвідношення гібридів  $F_2$ :

Самці:	Самки:
1) 35 дикого типу	1) 100 дикого типу
2) 71 з киноварними очима, нормальними крилами	2) 103 з червоними очима та розсеченими крилами
3) 65 з червоними очима, розсеченими крилами	
4) 30 з киноварними очима і розсеченими крилами	

Визначити:

- які це гени – зчеплені із статтю або аутосомні;
- яка відстань в одиницях кросинговеру розділяє ці гени;
- вказати генотипи батьків.

**121.** Генотип самки дрозофіли –  $VvCc$ , самця –  $vvcc$ . У результаті схрещування одержано 350 особин. Скільки з них теоретично повинні відрізнятися за фенотипом від батьківських особин? Відомо, що гени  $V$  і  $C$  містяться в одній хромосомі і відстань між ними складає 8 морганід.

**122.** Гени, що визначають наявність резус-фактора і форму еритроцитів, локалізовані в одній аутосомі на відстані 4 морганіди. Від батька жінка успадкувала домінантний ген резус-позитивності  $D$  і домінантний ген еліптичної форми еритроцитів  $B$ , від матері – рецесивні алелі цих генів. Її чоловік має нормальну форму еритроцитів і є резус-негативним. Визначте ймовірність народження дитини, фенотипно подібної за цими ознаками до батька.

**123\*** У кролів чорне забарвлення шерсті домінує над світлим, нормальна за довжиною шерсть – над короткою, білий колір жиру – над жовтим. Дві пари з цих ознак успадковуються зчеплено. Відомо, що зчеплення двох генів в аутосомі є неповним. Порядок розміщення генів і групи зчеплення невідомі. Від схрещування гомозиготних кролів з чорною шерстю нормальної довжини та з білим жиром, зі світлими короткошерстними з жовтим жиром кролями у першому поколінні одержали декілька самок, яких знову спарували з рецесивним самцем. У потомстві аналізуючого схрещування одержали розщеплення:

- чорних, з нормальною довжиною шерсті, з білим жиром – 89;
- чорних, з нормальною довжиною шерсті, з жовтим жиром – 38;
- чорних, з короткою шерстю, з жовтим жиром – 39;

- чорних, з короткою шерстю, з білим жиром – 90;
- світлих, з нормальною довжиною шерсті, з жовтим жиром – 91;
- світлих, з нормальною довжиною шерсті, з білим жиром – 37;
- світлих, з короткою шерстю, з жовтим жиром – 88;
- світлих, з короткою шерстю, з білим жиром – 39.

Визначте групи зчеплення і відстань між генами.

**124.** У результаті аналізуючого схрещування тригетерозиготи одержано співвідношення фенотипів: abc – 280; ABc – 121; aBC – 25; Abc – 26; abC – 116; ABC – 279. Визначте вихідний варіант зчеплення алелів у хромосомі і відстань між генами. Побудуйте ділянку генетичної карти хромосоми для трьох генів.

**125.** Зимуюча зигота одноклітинної водорості хламідомонади є тригетерозиготою. Відстань між генами А і В складає 10 сМ, В і С – 18 сМ. Які генетично різні типи зооспор і в якому співвідношенні з'являться навесні після поділу зиготи? Які генетично різні типи гамет і в якому співвідношенні продукуватиме вегетативна особина хламідомонади восени?

## РОЗДІЛ 7. МІНЛИВІСТЬ ТА ЇЇ ФОРМИ

Універсальною властивістю всіх живих організмів є мінливість ознак, яка є результатом реакції генотипу на вплив умов середовища в процесі онтогенезу особини. Розрізняють мінливість генотипну і фенотипну. Найрізноманітнішою є генотипна мінливість, причинами виникнення якої є утворення нових сполучень (комбінацій) генів унаслідок гібридизації (комбінативна мінливість), мутації генів, хромосом, геномів (мутаційна мінливість) та епігенетичні модифікації геномів під впливом зовнішніх факторів, здатні успадковуватися (онтогенетична мінливість).

Фенотипна (модифікаційна) мінливість є результатом реагування генотипу організму на зміну екзогенних та ендогенних параметрів середовища і характеризується: нормою реакції генотипу (діапазоном варіювання ознаки у різних умовах середовища), неуспадкованістю ознаки, масовістю проявлення ознаки у всіх представників популяції, адекватністю відповіді мінливим параметрам середовища. Різні ознаки мають різний діапазон модифікаційної мінливості. Норма реакції генотипу виражається у граничних позитивних та негативних модифікаціях кількісної ознаки та у модифікаційній присутності або відсутності якісної ознаки. Крайнім випадком є такі ознаки, які мають однозначну норму реакції, коли певному генотипу відповідає тільки один певний фенотип (наприклад, групи крові людини і вищих тварин).

Отже, **модифікації** – це відмінності у ступені фенотипового проявлення тієї ж самої ознаки під впливом мінливих зовнішніх умов, не пов'язані із зміною генотипу особин. Вони є наслідком адаптивної реакції організму на мінливі умови життя, при цьому величина модифікаційних відхилень лімітується нормою реакції генотипу.

**Фенокопія** – поява в особин з певним генотипом ознаки, яка копіює ознаку, характерну для особин з іншим генотипом. Фенокопії є модифікаціями, тобто є не спадковими і виникають під впливом зовнішніх умов, екстремальних і мутагенних впливів. В останньому випадку фенокопії називаються **морфозами**.

Існування норми реакції генотипів, яка зумовлює модифікаційну мінливість, має велике значення в еволюції та селекції. Ця властивість організмів дозволяє їм пристосовуватися до різноманітних мінливих умов середовища, витримувати несприятливі умови життєдіяльності та залишати потомство.

У деяких випадках дуже важко відрізнити спадково обумовлені ознаки від вроджених, сформованих під впливом мінливих умов середовища. Наприклад, причинами формування в ембріогенезі природжених вад розвитку людини можуть бути як мутації спадкового матеріалу клітин, так і вплив зовнішніх (травми, іонізуюче випромінювання, асфіксія плода, віруси, гельмінти, важкі метали тощо) та внутрішніх факторів (порушення гормонального фону, обміну речовин вагітної жінки, неповноцінність гамет, вплив на розвиток плоду ліків, алкоголю, паління, наркотичних речовин). Зокрема, аномалія “вовча паща” та /або “заяча губа” (розщеплення губи та /або піднебіння) може бути спричинена мутаціями генів аутосом (або статевих хромосом) або викликана пошкоджуючим впливом на ембріон зовнішніх чинників середовища (наприклад, авітамінозом вагітної жінки).

У людини ті ж самі захворювання (або дуже подібні хвороби) можуть бути спричинені різними генами, тобто один ген немов би копіює прояв іншого. Такі патологічні ознаки називають **генокопіями**. Прикладом є міопатії. Нині відомі три найпоширеніші форми міопатії: аутосомно-домінантна Ландузі-Детерина, аутосомно-рецесивна Ерба та зчеплена із статтю форма Дюшенна

Від впливу умов середовища іноді залежить і характер домінування. Наприклад, у результаті схрещування форм пшениці з нормальним і гіллястим колосом в  $F_1$  усе колосся є гіллястим при вирощуванні рослин в умовах короткого дня та нормальним при вирощуванні в умовах довгого дня. У суниці восени домінує довга чашечка квітки, влітку – нормальна. Нині добре вивчені ознаки, домінування яких залежить від статевих гормонів – **ознаки, залежні від статі**. До них належить, наприклад, рогатість – безрогість овець (у самців домінує рогатість, у самиць – безрогість). У людини до таких ознак відноситься раннє облісіння: у чоловіків ця ознака домінантна, у жінок – рецесивна.

Подібність між морфологічними ознаками і властивостями видів організмів буде тим більшою, чим ближче ці види за походженням. Така особливість спадкової мінливості близькородинних видів викладена у **законі гомологічних рядів спадкової мінливості** - встановленому **М.І.Вавіловим** законі, згідно якому генетично близькі види і роди рослин мають подібні, паралельні ряди спадкових форм (гомологічні ряди) з такою правильністю, що, знаючи про існування ряду форм з певною ознакою у межах одного виду, за гомологією можна передбачити існування подібних форм у іншого виду, генетично близького першому.

Отже, чим ближче один до одного стоять види за походженням, тим чіткіше проявляється подібність між рядами морфологічних ознак та фізіологічних властивостей.

Залежністю домінування від різних умов пояснюється той факт, що в онтогенезі може відбуватися зміна домінування. Це явище спостерігається у рослин. Наприклад, забарвлення гібридних паростків картоплі змінюється від зеленої до червоної, тому в  $F_2$  розщеплення залежить від часу обліку паростків: 3 зелених: 1 червоний на початку проростання, 3 червоних: 1 зелений – у кінці.

Уміння аналізувати та розпізнавати різні форми мінливості та причини їх виникнення має важливе практичне значення для медицини, селекції, екології, аграрного виробництва.

## **7. І. Вплив генотипу і середовища на формування фенотипу**

### **Приклади розв'язання задач**

**Задача 1.** Дрозофіла в нормі має сіре забарвлення тіла, але, якщо в їжу личинкам додавати нітрат срібла, забарвлення тіла мух буде жовтим. Але існують лінії, в яких мухи є жовтими при будь-якому складі їжі. Якщо ви знайшли жовту муху невідомого походження, то як ви визначите, чи успадковується ця ознака?

#### **Розв'язання:**

Якщо ознака спадково обумовлена, то вона має передаватися у спадок. Якщо серед жовтих мух є особини обох статей, то їх слід схрестити між собою та вирощувати потомство на звичайному поживному середовищі (без добавок).

Якщо мухи жовті внаслідок існування в генотипі гена *yellow*, то потомство також буде жовтим за забарвленням тіла. Якщо ж мухи були жовтими тому, що в їжу додавали нітрат срібла, то у потомстві, вирощеному на нормальному середовищі, усі мухи будуть сірими (дикий тип – ознака природних популяцій). Таким чином легко відрізнити спадково обумовлену ознаку від модифікації - у даному випадку фенкопії *yellow*.

### **Задача 2.**

Введення до культури клітин стрептоміцину спричинює синтез поліпептидного ланцюга з декількома іншими амінокислотами. Після видалення стрептоміцину з культури синтез нормальних білкових молекул відновлюється. До якої форми мінливості можна віднести описане явище? Як його можна пояснити?

#### **Розв'язання:**

Введення в культуру клітин стрептоміцину змінює структуру рибосоми, внаслідок чого вона починає працювати з помилками і вводить до поліпептидного ланцюга ті амінокислоти, які не відповідають кодонам. У даному випадку причиною цього явища є вплив зовнішніх умов без зміни структури генотипу.

**Відповідь:** явище відноситься до модифікаційної мінливості.

### **Задача 3.**

Як відрізнити безхвостість у курей, що контролюється домінантним алелем гена, від фенкопій, які можуть з'являтися, якщо під час інкубації яєць змінити температуру, або сильно трясти яйця перед інкубацією, або зробити ін'єкцію інсуліна в яйце?

#### **Розв'язання:**

Перевірити успадкованість ознаки безхвостості курей можна, схрестивши безхвосту курку з хвостатим півнем. Якщо безхвостість була фенкопією, в результаті мають з'явитися тільки хвостаті нащадки. Якщо батьківська форма має ген безхвостості та домінування було повним, все потомство буде тільки безхвостим.

### **Задачі для самостійного розв'язання**

1. При пророщуванні рослин у темряві з'являються хлоротичні (білі) пагони. При знаходженні на світлі пагони зеленіють. Яка форма мінливості проявляється у цьому випадку? Наслідком якого процесу є зміна забарвлення пагонів? Де розміщені гени, що контролюють появу зеленого забарвлення? Чи зміниться забарвлення блідих пагонів, якщо їх освітлювати зеленим світлом?
2. При вирощуванні рослин арабідопсис в умовах лабораторії іноді з'являються екземпляри, плодючість яких при самоzapиленні не перевищує 0,7 плодючості рослин більшості лабораторних ліній. За схрещування таких аномальних рослин з рослинами дикого типу плодючість гібридів  $F_1$  у половини особин нормальна (дорівнює 1), а у половини не перевищує 0,7. Дати генетичне пояснення цим фактам.

3. У людини одна з форм глухоти, пов'язана з недорозвиненням слухових кісток, обумовлена рецесивним геном. Такий самий фенотип може сформуватися у дитини як наслідок захворювання краснухою, перенесеного матір'ю під час вагітності. Як називається таке явище? Якою буде ймовірність народження глухої дитини у гетерозиготних за цим геном батьків, якщо відомо, що у період вагітності жінка перехворіла коревою краснухою?
4. Вроджена далекозорість успадковується за аутосомно-рецесивним типом. Далекозорість також може розвиватися через вікові зміни очного яблука. Молода дівчина з вродженою далекозорістю вийшла заміж за далекозорого чоловіка середнього віку. Яка ймовірність народження в цій сім'ї сина без вродженої аномалії зору, якщо у дідуся і бабусі з боку батька спостерігається тільки вікова далекозорість?
5. У більшості домашніх тварин забарвлення є більш різноманітним, ніж у їхніх диких предків. Як це можна пояснити? результатом якої мінливості є зміна забарвлення шерсті? Відповідь проілюструвати прикладами.
6. Ріст людини визначається взаємодією декількох пар алелів за типом кумулятивної полімерії. Чи є генотипна мінливість єдиною причиною відмінностей у рості людей? Наведіть механізм регуляції росту людини гормоном соматотропіном. Яка ендокринна залоза продукує цей гормон? Як відбувається регуляція цього процесу за участю центральної нервової системи? Які захворювання виникають у разі порушення функції цієї ендокринної залози?
7. В одному з оповідань Е.Сетон-Томпсона йдеться про безпородну кішку, яку господарі вирішили підготувати до виступу на виставці кішок. Для зміни конституції кішку тримали на холоді і годували жирною їжею. Як ви думаєте, в якому напрямі змінився фенотип тварин і чому в годівлі переважали жири?

## 7.2. Механізми генних та хромосомних мутацій

**Генні мутації** – це структурні зміни функціональних ділянок ДНК. Розрізняють два типи внутрігених мутаційних змін: заміна азотистих основ і зсув рамки зчитування. **Рамка зчитування** – один з трьох можливих способів зчитування послідовності нуклеотидів у вигляді ряду триплетів. Мутації із зсувом рамки зчитування спричинені випадінням (делецією), вставкою (інсерцією) або заміною одного або декількох нуклеотидів. Якщо мутації зачіпають лише одну пару азотистих основ і призводять до її заміни на іншу, подвоєнню або делеції, то вони називаються **точковими**.

**Спонтанні мутації** - це побічні продукти нормальної клітинної фізіології, помилка трьох Р – реплікації, репарації, рекомбінації. Вони призводять до виникнення нових, переважно рецесивних алельних генів, відбуваються з дуже низькою частотою і дуже повільно закріплюються в панміктичних популяціях, зберігаючи еволюційно обумовлені рівноважні частоти під впли-

вом добору. Результатом генних мутацій є заміна однієї амінокислоти на іншу або передчасне закінчення трансляції. Мутація фенотипово проявляється, якщо замінена амінокислота входить до складу активного центра фермента або впливає на біологічно важливі функції білка, або якщо в результаті передчасної термінації трансляції фермент не утворюється і відбувається зміна напрямку метаболітичних процесів у клітині. Але оскільки генетичний код вироджений, частота мутацій в гені та зустрічальність мутантів по ньому можуть не співпадати.

Хромосомні мутації (**аберації**) спричинені зміною структури хромосом і можуть бути внутріхромосомними (делеції, дуплікації, інверсії) або міжхромосомними (транслокації, транспозиції).

### Приклади розв'язання задач

#### Задача 1.

У свійських кіз кількість хромосомних змін, що призводять до аномального розвитку організма (хромосомні аберації), складають 5: 1000 новонароджених козенят. Визначити частоту виникнення хромосомних мутацій у популяції кіз.

#### Розв'язання:

1) розраховуємо частоту хромосомної мутації прямим методом, який не враховує присутність хромосомних змін в ембріонах та летальність, спричинену ними, або особин із зниженою життєздатністю, які загинули зразу ж після народження. Отже,  $F = M : 2 N$ , де  $F$  – частота появи мутацій;  $M$  - кількість виявлених мутантних фенотипів,  $N$  – загальна кількість обстежених організмів.

У нашому випадку  $F = 5 : (2 \times 1000) = 0,0025$ .

**Відповідь:** частота виникнення хромосомних мутацій у популяції кіз становить 0,0025.

#### Задача 2.

В алелі дикого типу така послідовність нуклеотидів:

ЦЦЦ- ГГТ- ГГТ – АЦЦ- ЦЦЦ

ГГГ –ЦЦА –ЦЦА – ТГГ – ГГГ

У результаті точкової мутації послідовність нуклеотидів у мутантного алеля стала такою:

ЦЦЦ – ГГТ – АЦЦ – ЦЦЦ

ГГГ - ЦЦА – ТГГ - ГГГ

Вказати тип генної мутації. Порівняти фрагменти білкової молекули, яка кодується нормальним і мутантним генами. Які фенотипні прояви може мати ця подія?

#### Відповідь :

У результаті генної мутації відбулася делеція – втрата одного нуклеотиду. Це призвело до зсуву рамки зчитування, унаслідок чого замість однієї амінокислоти буде синтезуватися інша або відбудеться передчасне закінчення трансляції. Фенотипним проявом цієї події можуть бути: зниження активності фермента або повна його відсутність, зміна фізико-хімічних властивостей білка.

### Задача 3.

Під час проведення каріотипування лімфоцитів вагітної жінки в них виявлена транслокація 21-ої аутосоми на 13-ту, в результаті її каріотип містив 45 хромосом. Розрахувати ризик народження у цієї жінки дитини, хворої на синдром Дауна.

#### Розв'язання:

При транслокації каріотип індивідуума складається з 45 хромосом, оскільки одна хромосома збільшена у розмірах. При утворенні гамет в одну з них надходить 23 хромосоми, в іншу – 22. Але транслокована хромосома може опинитися як у гаметі з 22 хромосомами, так і в гаметі з 23 хромосомами. Таким чином, теоретично можливими є чотири варіанти гамет: 23 нормальні хромосоми, 23 з транслокацією, 22 нормальні хромосоми, 22 з транслокацією. Якщо такі гамети запліднюватимуться нормальними гаметами протилежної статі, то одержимо наступні комбінації хромосом у зиготах:

- 1)  $23 + 23 = 46$  (нормальний каріотип);
- 2)  $23$  (з транслокацією) +  $23 = 46$  (з транслокацією), але фактично 47 хромосом – хвороба Дауна;
- 3)  $22 + 23 = 45$  (зигота нежиттєздатна);
- 4)  $22$  (з транслокацією) +  $23 = 45$  (з транслокацією) – носій транслокації.

Отже, ймовірність народження дитини з хворобою Дауна при транслокації у одного з батьків становить 33%. Це досить великий ризик, у такому випадку подальше народження дитини небажане, тим більше, що є ризик одержати транслокацію й онукам. Але не у всіх випадках при народженні дитини з хворобою Дауна внаслідок транслокації 21-ої аутосоми остання існує у соматичних клітинах матері. Приблизно у 50% матерів каріотип є нормальним, а транслокація відбулася під час мейозу, що передувало утворенню яйцеклітини, з якої сформувалася хвора дитина.

**Відповідь:** ризик народження дитини, хворої на синдром Дауна, при транслокації у одного з батьків складає 33 %.

### Задачі для самостійного розв'язання

8. Вірус тютюнової мозаїки (ВТМ) синтезує ділянку білка з такою послідовністю амінокислотних залишків: ала – тре- сер – глу - мет. Під впливом азотистої кислоти (мутаген) цитозин у результаті дезамінування заміщується на урацил. Яку будову матиме ділянка білка ВТМ за умови, що всі цитидилові нуклеотиди зазнали вказаного хімічного перетворення? Носієм спадкової інформації ВТМ є РНК.
9. В Х-хромосомі людини знаходиться ген, в якому закодована інформація про первинну структуру антигемофільного глобуліну (фактор зсідання крові). Внаслідок мутації в одному з триплетів цього гена трапилась заміна однієї азотистої основи на іншу. Але після цього у клітині тривав синтез антигемофільного глобуліна. 1) Чому так відбулося? 2) Чи хворітимуть нащадки цієї людини на гемофілію?
10. У клітинах шкіри людини та аскариди в нормі не синтезується гемоглобін. Порівняйте ці явища та вкажіть їх можливі генетичні механізми. Чи є



ці явищами проявами мутаційної мінливості? Скласти схему регуляції активності генів для кожного з цих випадків.

11. У популяції кролів чисельністю 100 000 особин народилося 50 кроленят з фенотиповою мутацією. Розрахувати частоту виникнення мутацій даного типу в популяції. Які додаткові дослідження слід провести для з'ясування типу цієї мутації?
12. Одним із показників загального рівня мутагенності середовища є визначення частоти сестринських хроматидних обмінів (СХО). Фонова дія зовнішніх чинників має частоту 7 випадків СХО на клітину, яка вважається нормою. При дослідженні культури лімфоцитів периферичної крові людини у 100 метафазних пластинках виявлено 2 500 випадків СХО. Визначити середню частоту СХО на одну клітину.
13. Фрагмент кодуючого ланцюга ДНК має таку послідовність триплетів: АГГ – ТГА – ЦТЦ – АЦГ – АТТ. Що більшою мірою вплине на первинну структуру білка – одного першого нуклеотиду з другого триплету або випадіння усього другого триплету? Порівняйте відповідні ділянки поліпептидних ланцюгів у нормі та після мутаційних змін у цьому гені.
14. Нормальний гемоглобін здорової людини – білок-тетрамер, який складається з двох  $\alpha$ - та двох  $\beta$ - поліпептидних ланцюгів. Нормальний початковий фрагмент  $\beta$ - ланцюга має таку послідовність амінокислотних залишків: вал – гіс – лей – тре – про – глу – глу – ліз. У хворих на серпоподібно клітинну анемію в  $\beta$ -глобіновому ланцюзі у 6-ій позиції глютамінова кислота (глу) внаслідок точкової мутації замінюється на валін (вал), при цьому синтезується аномальний гемоглобін  $S$ . Якщо у тій самій позиції глютамінова кислота заміниться на лізин (ліз), то синтезуватиметься гемоглобін С. 1) Які зміни у послідовності нуклеотидів відбуваються при перетворенні нормального гемоглобіну на його мутантні молекулярні форми? Як це фенотипово проявляється? 2) Порівняйте послідовність нуклеотидів першого екзону гена  $\beta$ -глобінового ланцюга в нормі та при двох вищезгаданих мутаціях.

### 7.3. Статистичний аналіз модифікаційної мінливості

Вивчення закономірностей модифікаційної мінливості проводять з використанням методів математичної статистики. При цьому необхідним є дотримання наступних умов:

- 1) матеріал, що піддається обробці, має бути генотипово однорідним (наприклад, рослини одного сорту, лінії, сім'ї);
- 2) вимірювання слід проводити з однаковою високою точністю;
- 3) спостереження мають бути багаторазовими, тому що тільки при масовості проявлення випадкові явища набувають закономірностей;
- 4) для аналізу використовуються не всі особини популяції (тобто генеральна сукупність), а тільки їхня частина – вибірка. Остання має бути репрезентативною, тобто відображати всю генеральну сукупність, та складатися зі значної кількості особин (від 30 – 100 і більше). Кожна особина генеральної су-

купності потенційно повинна мати рівну можливість потрапити у вибірку, що досягається випадковим добором особин.

При дотриманні цих умов використання статистичних методів є досить надійним і дозволяє виявити статистичні закономірності модифікаційної мінливості.

Основними характеристиками фенотипної мінливості є варіаційний ряд та варіаційна крива.

**Варіаційний ряд** – варіанти вибірки, розміщені в порядку збільшення або зменшення кількісної ознаки. Основними статистичними характеристиками варіаційного ряду є: середня арифметична ( $\bar{x}$ ) та її похибка ( $m$ ), середнє квадратичне відхилення ( $\sigma$ ), дисперсія або варіанса ( $\sigma^2$ ), коефіцієнт варіації ( $V$ ), показник точності дослідження ( $m\%$ ).

Якщо окрему варіанту позначити  $x_1$ , то при кількості варіант у варіаційному ряді ( $n$ ) наведені показники складатимуть:

$$\bar{x} = \frac{\sum x}{n}; \quad \sigma^2 = \frac{\sum (x - \bar{x})^2}{n - 1}; \quad \text{де } \sum (x - \bar{x})^2 = \sum x^2 - \frac{(\sum x)^2}{n};$$

$$\sigma = \sqrt{\sigma^2}; \quad V = \frac{\sigma}{\bar{x}} \times 100\%; \quad m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}};$$

$$m\% = \frac{m}{\bar{x}} \times 100$$

**Варіаційна (модифікаційна) крива** – графічне зображення ранжированого за даною ознакою варіаційного ряду. На вісі абсцис відкладається шкала кількісного вираження ознаки, на вісі ординат – частота особин. Характеризується середньою арифметичною даного ряду, величиною середнього квадратичного відхилення ( $\sigma$ ). Чим більшою є  $\sigma$  при даній середній арифметичній, тим більше праворуч або ліворуч по абсцисі від неї заходять сторони варіаційної кривої. За умови відсутності генотипового різноманіття та суттєвих відхилень в умовах життя варіаційна крива наближається до кривої нормального розподілення (Гаусової кривої).

Коефіцієнт успадкованості ознаки  $H = D : G$ ; де  $D$  – середнє значення ознаки у батьків;  $G$  – середнє значення цієї ж ознаки у нащадків.

У генетиці людини (антропогенетиці) при проведенні близнюкових досліджень коефіцієнт успадкованості кількісної ознаки розраховується за формулою:  $H = V_f - V_i : V_f$ , де  $V$  – фенотипові дисперсії відповідно ДЗ та МЗ близнюків (дизиготних та монозиготних близнюків).

$V = (x_1 - x_2)^2 : n$ , де  $x_1$  та  $x_2$  – значення ознак у ДЗ та МЗ близнюків;  $n$  – кількість пар близнюків.

Коефіцієнт успадкованості з урахуванням особливостей дії генів розраховується за формулою:

$$h^2 = \sigma_A^2 / \sigma_{ph}^2, \sigma_A^2 = \sigma_g^2 - \sigma_D^2 - \sigma_I^2, \text{ где}$$

$h^2$  – коефіцієнт успадкованості,

$\sigma_{ph}^2$  – фенотипова варіанса,

$\sigma_A^2$  - варіанса, що пояснюється адитивною дією генів,

$\sigma_D^2$  - варіанса, що пояснюється взаємодією генів за типом домінування,

$\sigma_I^2$  - варіанса за рахунок неалельної взаємодії генів.

Часто  $\sigma_D^2$  та  $\sigma_I^2$  важко визначаються, тому  $\sigma_A^2 \approx \sigma_g^2$ .

$\sigma_g^2 = \sigma_{ph}^2 - \sigma_E^2$ , где  $\sigma_E^2$  – середовищна варіанса .

### Задачі для самостійного розв'язання

**15.** При визначенні норми реакції довжини колоса пшениці (вибірка  $n=100$ ) склали такий варіаційний ряд:

Класи (довжина колоса), см	10,6- 11,1	10,0- 10,5	9,4- 9,9	8,8- 9,3	8,2- 8,7	7,6- 8,1	7,0- 7,5
Частота (f)	1	7	1 7	3 9	2 3	1 0	3

Визначити статистичні показники варіаційного ряду: 1) середню арифметичну, стандартне відхилення, коефіцієнт варіації (V), похибку середнього (m). Визначити норму реакції генотипів.

**16.** У результаті підрахунку кількості колосків у 100 колосах пшениці (одна вибірка) одержали такі первинні дані:

18,17,16, 18,17,17, 20,18,17, 16,  
17,15,19, 17,14,16, 16,15,16,18  
20,16,17, 15,18,14, 17,17,19,17  
15,14,18, 19,17,16, 16,14, 17,15  
19,18,17, 16,17, 18, 15,18,19,18  
16,17,15, 18,16,17, 18,17, 16, 17  
18, 19,16, 18, 19,18,15,17,18,16  
17,18, 17,17, 16,17, 18, 16, 17,18  
15, 18, 17, 19,15, 18,17,18,15,15  
16,17,18, 16, 18,15, 17,16, 18,17.

Проранжувати їх та визначити відповідні частоти. Скласти варіаційний ряд, розрахувати його характеристики, побудувати варіаційну криву.

**17.** Після ранжування довжини колосів пшениці у вибірці 100 рослин одержали такі класи (см):

10,6 – 11,1; 10,0 – 10,5; 9,4 – 9,9; 8,8 – 9,3; 8,2 – 8,7;  
7,6 – 8,1; 7,0 – 7,5.

Скласти варіаційний ряд та варіаційну криву та розрахувати основні характеристики варіаційного ряду.

**18.** При аналізі структури урожаю трьох селекційних номерів озимої пшениці по 10 рослинам одержані наступні дані:

Кількість зерен на головному колосі: 33, 31, 32,34, 36,37, 41,37, 34,36;

Маса зерна з однієї рослини у грамах: 1,7; 1,8; 1,6; 1,9,1;7; 2,0; 2,2; 1,9; 1,7; 1,9;

Маса 1000 зерен у грамах: 51,5; 57,9; 49,8; 50,1; 47,1; 54,4; 50,8; 51,8; 50,2; 51,5. визначити для кожної ознаки характеристики варіаційного ряду.

**19.** Якщо варіанти будь-якої ознаки у двох сортів є різними (однаковими) за величиною, то чи відрізняються ( або є однаковими) рівні мінливості за цією ознакою?

**20.** У лабораторній популяції середня вага мишей у віці 6 тижнів складала 21, 5 грамів. В якості батьків для одержання наступного покоління використовували мишей з виборок:

1) важкі миші із середньою вагою 27,5 грамів;

2) легкі миші із середньою вагою 15,5 грамів.

Середня вага потомства при досягненні 6-місячного віку складала у першому випадку – 22,7 грамів, у другому – 18,1 грама. Розрахувати успадкованість ваги у кожній з двох вибірок.

**21.** Фенотипова варіанса ( $V_{ph}$ ) для довжини коренеплодів редьки приблизно дорівнює 50. Середовищна варіанса дорівнює 12. Яка величина коефіцієнта успадкованості цієї ознаки? Ретельніші кількісні дослідження показали, що адитивна варіанса для цієї ознаки дорівнює 30. Розрахувати дійсний коефіцієнт успадкованості. Які типи варіанси визначають різниці між цими значеннями коефіцієнта успадкованості?

#### **7.4. Механізми геномних мутацій. Анеуплоїдія. Поліплоїдія**

##### **Приклади розв'язання задач**

###### **Задача 1.**

Рослина, гетерозиготна за генами А та В, дає розщеплення за фенотипом при самозапиленні 9: 3: 3: 1. При подвоєнні її хромосом колхцинуванням утворюється автотетраплоїд ААааВВвв. Припустимо, що кросинговер між цими генами та центромірою не відбувається. Якого розщеплення слід очікувати в потомстві від самозапилення такої рослини?

###### **Розв'язання:**

Розщеплення 9: 3: 3: 1 вказує, що обидва гени знаходяться у різних групах зчеплення та успадковуються незалежно. Розщеплення у потомстві тетраплоїда є добутком розщеплення за кожною парою алельних генів. Отже, тетраплоїд ААаа утворюватиме три типи гамет у співвідношенні 1 АА: 4 Аа: 1 аа, що легко визначити, використовуючи правило алельного квадрата.

У потомстві від самоzapилення тетраплоїда за геном А спостерігатиметься розщеплення у такому співвідношенні генотипів:

F<sub>2</sub> :

♂ \ ♀	1 AA	4 Aa	1 aa
1 AA	1 AAAA	4 AAAa	1 AAaa
4 Aa	4 AAAa	16 AAaa	4 Aaaa
1 aa	1 AAaa	4 Aaaa	1 aaaa

Отже, у випадку повного домінування гена А розщеплення за фенотипом за цим геном в F<sub>2</sub> складатиме 35 А : 1 а.

За геном В розщеплення при самоzapиленні тетраплоїда спостерігатиметься у такому ж співвідношенні генотипів, як і за геном А: 35 В : 1 в. Тоді сумарне розщеплення за фенотипом за обома ознаками у потомстві від самоzapилення рослини буде визначатися як добуток двох розщеплень (за геном А та за геном В): (35 А : 1 а) x (35 В : 1 в) = 1225 АВ : 35 Ав : 35 аВ : 1 ав.

Ось чому поліплоїдні рослини значно триваліше, ніж диплоїдні, зберігають цінні ознаки гетерозису за продуктивністю, життєздатністю, плодючістю.

**Відповідь:** у потомстві від самоzapилення автотетраплоїдної рослини ААаа-аВВвв слід очікувати розщеплення за фенотипом 1225 АВ : 35 Ав : 35 аВ : 1 ав.

## Задача 2.

Якого співвідношення генотипів і фенотипів слід очікувати від схрещування автотетраплоїдів з генотипом ААаа при повному домінуванні і незалежному розподіленні хромосом під час мейозу?

**Розв'язання:**

При випадковому розподіленні хромосом під час мейозу автотетраплоїди з генотипом Аааа утворюватимуть три типи гамет у співвідношенні: 1 АА : 1аа : 4Аа. Отже, в потомстві від схрещування таких особин має відбутися розщеплення:

F<sub>2</sub> :

♂ \ ♀	1 AA	4 Aa	1 aa
1 AA	1 AAAA	4 AAAa	1 AAaa
4 Aa	4 AAAa	16 AAaa	4 Aaaa
1 aa	1 AAaa	4 Aaaa	1 aaaa

Співвідношення фенотипів в F<sub>2</sub> за умови повного домінування: 35А : 1а; співвідношення генотипів: 1АААА : 8АААа : 18ААаа : 8Аааа : 1аааа.

**Відповідь:** від схрещування автотетраплоїдів з генотипом ААаа при повному домінуванні і незалежному розподіленні хромосом під час мейозу слід очікувати співвідношення генотипів : 1АААА : 8АААа : 18ААаа : 8Аааа : 1аааа. і фенотипів 35А : 1а.

### Задача 3.

Які фенотипи та в якому співвідношенні виникатимуть при реципрокних схрещуваннях двох трисомиків Ааа та ААа за умови повного домінування гена? При цьому слід врахувати, що у батьківських рослин життєздатними є тільки гаплоїдні гамети.

#### Розв'язання:

1) Аналізуємо розщеплення у випадку прямого схрещування:

♀ Ааа × ♂ ААа. Материнська рослина може утворювати чотири, а батьківська - два типи гамет в такому співвідношенні:

F<sub>2</sub> :

♀ \ ♂	2 А	а
2 Аа	4 ААа	2 Ааа
2 а	4 Аа	2 аа
А	2 АА	Аа
аа	2 Ааа	ааа

Співвідношення фенотипів у потомстві: 15А : 3а = 5 А : 1 а.

2) Аналізуємо розщеплення у випадку зворотнього схрещування: ♀ ААа × ♂ Ааа. Материнська рослина може утворювати чотири, а батьківська - два типи гамет у такому співвідношенні:

F<sub>2</sub> :

♀ \ ♂	2 аа	А
2 Аа	4 Аааа	2 ААа
2 А	4 Ааа	2 АА
АА	2 ААаа	ААА
а	2 ааа	Аа

Співвідношення фенотипів у потомстві: 16А : 2а = 8 А : 1 а.

**Відповідь:** при реципрокних схрещуваннях двох трисомиків Ааа та ААа за умови повного домінування гена виникатимуть фенотипи у такому співвідношенні : пряме схрещування - 5 А : 1 а; зворотнє - 8 А : 1 а.

### Задача 4.

Види щавлю (*Rumex*) складають поліплоїдний ряд з основним числом хромосом (x), що дорівнює 10. Визначити диплоїдну кількість хромосом диплоїдного, тетраплоїдного, гексаплоїдного, октаплоїдного видів щавлю.

#### Розв'язання:

Група близькородинних видів рослин, набори хромосом яких складають ряд збільшення основного числа хромосом, утворюють **поліплоїдні ряди**. У представників поліплоїдних видів диплоїдний набір хромосом містить кратно збільшену кількість гаплоїдних наборів (основного числа) хромосом диплоїдного виду. Отже, диплоїдна кількість хромосом диплоїдного вида щавлю  $2n = 2 \times 20 = 40$  хромосом; тетраплоїдного -  $2n = 4 \times 20 = 80$  хромосом; гексаплоїдного -  $2n = 6 \times 20 = 120$  хромосом; октаплоїдного -  $2n = 8 \times 20 = 160$  хромосом.

### Задача 5.

Визначити, які типи гамет утворюють тетраплоїди: а) АААа; б) Аааа; в) ААаа.

#### Розв'язання:

а) У мейозі тетраплоїд АААа утворюватиме такі типи гамет:

АА, Аа, ААА, а, А, ААа, АААа, 0.

б) У мейозі тетраплоїд Аааа утворюватиме гамети:

Аа, аа, Ааа, а, А, ааа, Аааа, 0.

в) У мейозі тетраплоїд ААаа утворюватиме типи гамет:

АА, аа, А, Ааа, Ааа, А, ААаа, 0.

### Задача 6.

Гібрид  $F_1$  від схрещування рослин суниці з червоними та білими ягодами має рожеві ягоди. Зворотнє схрещування гібрида з рослиною з білими ягодами дало розщеплення: 19 рослин з білими ягодами, 22 – з рожевими, 78 – із світло-рожевими. Пояснити одержані результати. Визначити генотипи вихідних форм.

#### Розв'язання:

1) Визначаємо тип успадкування ознак. Аналіз успадкування ознаки забарвлення ягід свідчить про те, що має місце неповне домінування в  $F_1$ . Але результати  $F_{зв}$  (3 класи розщеплення за забарвленням) свідчить про велику ймовірність гіпотези щодо адитивної взаємодії алелів (з одного боку) та про складне розщеплення в  $F_{зв}$ , що може спостерігатися у випадку диплоїдії – з іншого боку. Співвідношення в  $F_{зв}$  особин трьох фенотипів – 1:1:4 добре узгоджується з припущенням про тетраплоїдію форм, що схрещуються.

2) Проводимо перевірку гіпотези: Р: АААА (червоні) x аааа (білі)

$F_1$ : ♀ ААаа (рожеві) x ♂ аааа (білі)

$G_{♀}$  : 1 АА : 4 Аа : 1 аа       $G_{♂}$  : аа

$F_1$ : 1 ААаа, 4 Аааа, 1 аааа.

Співвідношення за фенотипом, якщо прийняти гіпотезу про адитивну взаємодію алелів: 1 – рожеві (як  $F_1$ ) : 1 білі (як вихідні рослини) : 4 – світло-рожеві (Аааа).

3) порівнюємо теоретичне з фактичним розщепленням: білі – 19; рожеві – 22; світло-рожеві – 78.

**Відповідь:** тип успадкування ознак – неповне домінування з адитивною взаємодією алелів; генотипи вихідних форм – АААА (з червоними ягодами), аааа – з білими.

### Задачі для самостійного розв'язання

**22.** А.Блекслі під час дослідження поліплодного дурману *Datura stramonium* спостерігав за ознакою: присутність шипів на коробочці – **А**, відсутність шипів – **а**. За схрещування гібридних, з домінантною ознакою форм одержано 3383 рослини з шипами на коробочці та 118 – без них. Визначте генотип форм, що схрещуються.

**23.** При схрещуванні рослин жита, паростки яких були з антоціаном, з рослинами, паростки яких були без антоціану, у гібридів першого покоління паростки – з антоціаном. В аналізуючому схрещуванні з 295 паростків тільки 45 були без антоціану; в другому гібридному поколінні було 353 паростка з антоціаном та 11 – без нього. Визначити генотип форм, що схрещуються.

**24.** Тетраплоїдна рослина жита нормальної висоти при схрещуванні з тетраплоїдним карликовим дала в потомстві 19 рослин: 16 нормальної висоти та 3 карликових. Визначте генотипи вихідних рослин.

**25.** Червоноплідна тетраплоїдна рослина томату невідомого походження при запиленні пилком жовтоплідної рослини дала 50% червоноплідних та 50% жовтоплідних рослин. Визначити генотип материнської рослини.

**26.** Чому поліплоїдія зменшує можливість знаходження генних мутацій?

**27.** Генотип вихідної форми червоноквіткової конюшини Ааа. Яким буде розщеплення в  $F_1$ ?

**28.** При схрещуванні високої рослини дурману (дисомик) з білими квітками з низькою рослиною (трисомик) з червоними квітками, в  $F_1$  – рослини високі з червоними квітками, а в  $F_2$  відбулося розщеплення: 17 червоноквіткових : 1 білоквіткове, за іншою ознакою – 3 високих: 1 низька. Поясніть розщеплення за різними ознаками.

**29.** Чому поліплоїдія дуже рідко поширена серед тварин?

**30.** Визначити, які життєздатні гамети та в якій пропорції утворюватимуть тетраплоїди Аааа; АААа.

**31.** Яку частку від загальної кількості гамет складатимуть життєздатні гамети, що утворюються триплоїдами ААа, ААА, ааа?

**32.** Які життєздатні гамети та в якій пропорції утворюватиме гексаплоїд АААаа?



- 33.** Якого розщеплення слід очікувати від самозапилення гексаплоїда АААааа?
- 34.** У пшениці основне число хромосом  $x = 7$ , гаплоїдна кількість ( $n$ ) вдвічі менше диплоїдної. Користуючись позначеннями  $x$  та  $n$ , встановити диплоїдну кількість хромосом пшениці: а) м'якої ( $n=21$ ) ; б) твердої ( $n=14$ ); в) однозернянки ( $n=7$ ).
- 35.** У культурної сливи (*Prunus domestica*) - гексаплоїдного виду – основне число хромосом  $x = 8$ . Визначити гаплоїдну кількість ( $n$ ) та диплоїдну ( $2n$ ) кількість хромосом цього виду.
- 36.** В якому поколінні та з якою ймовірністю з'являться білокріткові рослини від схрещування тетраплоїдних гомозиготних пурпурнокріткової та білокріткової рослин дурману при умові повного домінування та випадкового хромосомного розщеплення?
- 37.** Яке співвідношення фенотипів слід очікувати від схрещування автотетраплоїда АААа з диплоїдом Аа при умові повного домінування та випадкового хромосомного розщеплення у поліплоїда?
- 38.** У дрозофіли зустрічаються життєздатні трисоміки за IV хромосоною. Самка з нормально розвиненими очима, трисомік за IV хромосоною з генотипом ААа, схрещується з безоким самцем з генотипом аа. Яке потомство слід очікувати від цього схрещування?
- 39.** Схрещуються дві автотетраплоїдні рослини ротиків з генотипами АААА и аааа. Визначити забарвлення квітки в  $F_1$  та розщеплення за фенотипом в  $F_2$ , якщо має місце кумулятивна дія алелів та випадкове хромосомне розщеплення.
- 40.** Топінамбур (*Helianthus tuberosus*) - гексаплоїдний вид ( $2n = 102$ ). Визначити гаплоїдну ( $n$ ) та основну ( $x$ ) кількість хромосом.

## РОЗДІЛ 8. ГЕНЕТИЧНІ ПРОЦЕСИ У ПОПУЛЯЦІЯХ

Кожна популяція особин, що входить до складу біологічного виду, має специфічну генетичну структуру, яка характеризується:

- 1) **генофондом** – сукупністю генів, поширених у популяції з певною частотою;
- 2) частотами поширеності різних генотипів, утворених внаслідок комбінацій цих генів.

Мінливість генофонду менделівської популяції є основою еволюції виду.

**Менделівська популяція** – сукупність у певному ступені подібних за генотипом і фенотипом особин, що заселяють певний ареал, характеризуються однаковим способом розмноження, однаковою спадковою мінливістю і підлягають дії добору та зовнішнього середовища. Це поняття поширюється тільки на сукупність організмів, що вільно схрещуються та перехресно запліднюються. Популяції самозапильних (або тих, що самозапіднюються) форм є сукупністю чистих ліній.

Генетична структура ідеальних менделівських популяцій залишається незмінною протягом багатьох поколінь і є моделлю для вивчення процесів, що відбуваються в панміктичних популяціях у реальних умовах при накопиченні в ній мутацій, здійсненні міграцій, при обмеженні панміксії, дії різних форм добору.

Популяційна генетика вивчає закономірності змін генетичної структури популяцій з часом під впливом мінливих умов довкілля, що лежать в основі мікроеволюційних процесів.

Панміктичні (з випадковим, вільним схрещуванням особин) популяції, як правило, знаходяться у стані рівноваги та характеризуються певним співвідношенням генотипів, встановленим Дж.Харді та В. Вайнбергом.

**Закон Харді-Вайнберга** (закон рівноваги генних частот у панміктичній популяції) : у присутності альтернативних алелів і при однаковій життєздатності різних генотипів вихідне співвідношення алелів (незалежно від їхньої абсолютної частоти) зберігається в усіх наступних поколіннях (тобто зберігається популяційна рівновага).

При частоті алеля  $A$ , яка дорівнює  $p$ , частота  $a$  алеля дорівнює  $1-p$ . При вільному схрещуванні частота генотипів від рівноймовірного сполучення різних типів гамет, що несуть ці алелі, дорівнюватиме:

$$(pA+qa)^2 = p^2AA + 2pqAa + q^2aa$$

Яйце-клітини	спермії	
	pA	qa
pA	$p^2AA$	pqAa
qa	pqAa	$q^2aa$

Сума частот генів однієї алельної пари в даній популяції є величиною постійною:  $pA+qa=1$

Частоти генів виражають у частках одиниці або у відсотках, тоді:

$$pA+qa=100\%$$

Цей закон справедливий лише для ідеальних «менделівських» популяцій, які відповідають таким умовам: вільна панміксія (схрещування), відсутність появи нових генів за рахунок міграцій і мутацій, відсутність відтоку генів за рахунок добору, однакова плодючість гомозигот і гетерозигот, повна ізоляція даної популяції, велика чисельність особин.

Отже, закон Харді-Вайнберга виражає ймовірні розподілення генотипів у популяції, що вільно схрещується, у відповідності з коефіцієнтом розкладу бінома Ньютона  $(p+q)^2$ .

З умовними припущеннями закон Харді-Вайнберга використовується для прогнозування кількісних співвідношень особин з різними генотипами або для визначення поширеності алелів певного гена серед особин даної популяції. Такі прогнози знаходять практичне використання в екології, селекції, медицині.

## 8.1. Генетична структура ідеальних менделівських популяцій

### Приклади розв'язання задач

#### Задача 1.

Розрахувати частоту ( $p$ ) алеля  $A$  і частоту ( $q$ ) алеля  $a$  у популяції з такою генетичною структурою:  $p^2 AA = 36\%$ ,  $2pq Aa = 48\%$ ,  $q^2 aa = 16\%$

<b>Дано:</b>	<b>Розв'язання:</b>
$p^2 AA = 36\%$	1) Визначаємо частоту ( $p$ ) алеля $A$ :
$2pq Aa = 48\%$	$pA = \sqrt{p^2 AA}$
$q^2 aa = 16\%$	$pA = \sqrt{36 : 100} = 0,6(60\%)$
$pA - ?$	2) Визначаємо частоту ( $q$ ) алеля $a$ :
$qa - ?$	$qa = 1 - 0,6 = 0,4(40\%)$

**Відповідь:**  $pA=0,6$ ,  $qa=0,4$ .

#### Задача 2.

Альбінізм у кукурудзи (білі паростки внаслідок блокади синтезу хлорофілу) успадковується як аутосомна рецесивна ознака. У деяких сортів кукурудзи рослини-альбіноси зустрічаються з частотою 25: 10000. Визначити частоту гена альбінізму у цих сортів, а також частоту гомо- та гетерозиготних генотипів ( $RR$  і  $Rr$ ) з нормальним забарвленням листя.

<b>Дано:</b>	<b>Розв'язання:</b>
$R$ – ген зеленого забарвлення	1) Визначаємо частоту ( $q$ ) алеля $r$ :
$r$ – ген альбінізму	
$q^2 rr = 25 / 10000$	

$qr - ?$   
 $p^2 RR - ?$   
 $2pqRr - ?$

$qr = \sqrt{q^2 rr}$   
 $qr = \sqrt{25/10000} = 0,05$   
 2) Визначаємо частоту ( $p$ ) алеля R:  
 $pR = 1 - qr$   
 $pR = 1 - 0,05 = 0,95$   
 3) Визначаємо частоту генотипів з нормальним забарвленням:  
 $p^2 RR = 0,95^2 = 0,9025(90,25\%)$   
 $2pqRr = 2 \times 0,95 \times 0,05 = 0,0950(9,5\%)$

**Відповідь:** частота гена альбінізму 5%, частота гомозигот за домінантною ознакою (RR) 90,25% , гетерозигот 9,5%.

### Задача 3.

У великої рогатої худоби породи шортгорн червона масть неповно домінує над білою. Гібриди від схрещування червоних з білими мають чалу масть. У районі, який спеціалізувався на розведенні шортгорнів, зареєстровано 4169 червоних тварин: 3780 чалих і 756 білих. Визначити частоту генів червоного і білого забарвлення худоби у цьому регіоні.

#### Дано:

$A$  – ген червоного забарвлення  
 $a$  – ген білого забарвлення  
 $Aa$  – чала масть  
 $AA$  – червона масть  
 $aa$  – біла масть  
 $n(Aa) = 3780$   
 $n(aa) = 756$   
 $pA - ?$   
 $qa - ?$

#### Розв'язання:

1) Визначаємо загальну кількість худоби різного фенотипу:

$$N(\text{заг.}) = n(AA) + n(Aa) + n(aa)$$

$$n(\text{заг.}) = 4169 + 3780 + 756 = 8705$$

2) Визначаємо частоту генотипу  $AA$ :

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

$$p^2 AA = \frac{n(AA)}{n(\text{заг.})}$$

$$p^2 AA = \frac{4169}{8705} = 0,5$$

3) Визначаємо частоту генотипу  $Aa$ :

$$2pqAa = \frac{n(Aa)}{n(\text{заг.})}$$

$$2pqAa = \frac{3780}{8705} = 0,4$$

4) Визначаю частоту генотипу  $aa$ :

$$q^2 aa = \frac{n(aa)}{n(\text{заг.})}$$

$$q^2 aa = \frac{756}{8705} = 0,09$$

5) Визначаємо частоту гена  $a$ :

$$qa = \sqrt{q^2 aa}$$

$$qa = \sqrt{0,09} = 0,3(30\%)$$

6) Визначаємо частоту гена  $A$ :

$$pA = 1 - qa$$

$$pA = 1 - 0,3 = 0,7(70\%)$$

**Відповідь:** у регіоні частота гена червоного забарвлення шортгорнів ( $A$ ) складає 0,7, частота гена білого забарвлення шортгорнів ( $a$ ) - 0,3.

#### Задача 4.

У популяції, яка розмножується шляхом вільного схрещування, визначена частота генотипів: 0,2 AA ; 0,8 Aa. Розрахувати частоти генотипів AA, Aa, aa у першому поколінні після схрещування особин популяції.

#### Дано:

$$p^2 AA = 0,2 (20\%)$$

$$2pqAa = 0,8 (80\%)$$

F<sub>1</sub>:

$$p^2 AA - ?$$

$$2pqAa - ?$$

$$q^2 aa - ?$$

#### Розв'язання:

У цій популяції кожний генотип утворює однакову кількість яйцеклітин або сперматозоїдів. Оскільки відбувається вільне схрещування, чисельність ймовірних співвідношень гамет знаходимо алгебраїчним шляхом:

Утворення яйцеклітин:

$$p^2 AA = 0,2 \quad 2pqAa = 0,8 \quad \begin{cases} \text{гамет}(A) = 0,4 \\ \text{гамет}(a) = 0,4 \end{cases}$$

Стільки ж утворюється і сперматозоїдів.

Звідси співвідношення особин з різними генотипами, що утворилися:

$$F_1: (0,2A + 0,4A + 0,4a) \times (0,2A + 0,4A + 0,4a) = \\ = 0,36AA + 0,48Aa + 0,16aa = 1$$

**Відповідь:**  $p^2 AA = 0,36$ ,  $2pqAa = 0,48$ ,  $q^2 aa = 0,16$ .

#### Задача 5.

Уроджений вивих стегна успадковується як аутосомно-домінантна ознака, середня пенетрантність у популяції складає 25%. Захворювання зустрічається з частотою 6: 10000. Визначити кількість рецесивних гомозиготних осіб. Яка частка здорових людей у цій популяції?

#### Дано:

A – ген уродженого вивиху стегна

a – ген норми

$$p^2 AA + 2pqAa =$$

$$6: 10\,000 = 0,0006$$

$$q^2 aa - ?$$

#### Розв'язання:

1) Визначаємо частоту доміантних генотипів при повній пенетрантності. Складаємо пропорцію:

$$0,0006 - \text{при } 25\% \text{-ній пенетр.}$$

$$X - \text{при } 100\% \text{-ній пенетр.}$$

$$X = 0,0024$$

Отже, при повній пенетрантності гена частка хворих людей  $(p^2 AA + 2pqAa) = 0,0024$ .

1) Тоді частка здорових людей з генотипом aa складатиме:

$$q^2 aa = 1 - (p^2 AA + 2pqAa)$$

$$q^2 aa = 1 - 0,0024 = 0,9976 =$$

$$99,76\%$$

**Відповідь:** частка здорових людей у цій популяції складає  $q^2 aa = 99,76\%$ .

### Задача 6.

Як зміниться розподіл генотипів у популяції ( $p^2 AA=0,49$ )+( $2pqAa=0,42$ )+( $q^2 aa=0,9$ ) при встановленні нової концентрації алелів:  $pA=0,6$ ,  $qa=0,4$ ?

#### Дано:

Початкове співвідношення частот генотипів:

$$0,49AA + 0,42Aa + 0,09aa = 1$$

Остаточна концентрація алелів:

$$pA = 0,6$$

$$qa = 0,4$$

$$F_2 - ?$$

#### Розв'язання:

1) Визначаємо частоту генотипу  $AA$ :

$$p^2 AA = (pA)^2$$

$$p^2 AA = 0,6^2 = 0,36$$

2) Визначаємо частоту генотипу  $aa$ :

$$q^2 aa = (qa)^2$$

$$q^2 aa = 0,4^2 = 0,16$$

3) Визначаємо частоту генотипу  $Aa$ :

$$2pqAa = 2 \times 0,6 \times 0,4 = 0,48$$

4) Визначаємо остаточне співвідношення частот генотипів:

$$F_2 : p^2 AA + 2pqAa + q^2 aa = 1$$

$$0,36AA + 0,48Aa + 0,16aa = 1$$

**Відповідь:** остаточне співвідношення частот генотипів в  $F_2$ :  $0,36AA + 0,48Aa + 0,16aa = 1$ . Звідси бачимо, що частота рецесивів збільшилася, а гомозиготних домінант зменшилася в порівнянні з вихідними формами.

### Задача 7.

Якщо частота алеля  $a$  у самок дорівнює 0,5, то яка частота цього алеля у самців? Яка генотипова структура популяцій самців і самок? Чи однаково часто зустрічаються особини з рецесивними ознаками серед самців і самок?

#### Розв'язання:

1) Оскільки гамети з різними алелями гена у самців і самок мають однакову життєздатність і плодючість та утворюються з однаковою частотою, то у самців частота рецесивного алеля буде такою ж, як і в самок, тобто 0,5.

2) Визначаємо генотипову структуру популяції самок:

$$0,25 AA : 0,5 Aa : 0,25 aa.$$

Генотипова структура популяції самців:  $0,5 A : 0,5 a$ .

3) Частота зустрічальності самок з рецесивною ознакою складає 0,25, самців – 0,5. Отже, такі самці зустрічатимуться у  $q : q^2 = 1 : q$  разів частіше, тобто в  $0,5 : 0,5^2 = 0,5 : 0,25 = 2$  рази.

**Відповідь:** 1) частота рецесивного алеля у самців і самок співпадають,

2) генотипова структура популяції самок:  $0,25 AA : 0,5 Aa : 0,25 aa$ .

генотипова структура популяції самців:  $0,5 A : 0,5 a$ ;

3) особини з рецесивними ознаками серед самців зустрічаються у 2 рази частіше, ніж серед самок.

### Задача 8.

У вихідній популяції жита співвідношення гомозиготних рослин нормальної висоти і карликових рослин становить 3:2. Нормальна висота домінує над карликовістю. Визначити частку гетерозигот ( $y\%$ ) в третьому поколінні після встановлення рівноваги.

#### Дано:

$A$  – ген нормальної висоти  
 $a$  – ген карликовості  
 $AA : aa = 3:2$   
 $2\text{ pg } Aa - ?$

#### Розв'язання:

1) Визначаємо частоту генотипів  $AA$ :  
 $p^2 AA = 3 : 5 = 0,6$

2) Визначаємо частоту генотипів  $aa$ :  
 $q^2 aa = 2 : 5 = 0,4$

3) Визначаємо частоту гамет з генами  $A$  та  $a$ :

$$p A = p^2 AA = 0,6$$

$$q a = q^2 aa = 0,4$$

3) Визначаємо частоту генотипів  $Aa$ :

$$2pqAa = 2 \times 0,6 \times 0,4 = 0,48$$

Оскільки жито відноситься до перехреснозапильних рослин, то після встановлення рівноваги

$$pA + qa = 1$$

така частка гетерозигот буде спостерігатися у всіх наступних поколіннях.

**Відповідь:** частка гетерозигот у третьому поколінні після встановлення рівноваги у панміктичній популяції жита буде 48 %.

### Задачі для самостійного розв'язання

1. Алькаптонурія успадковується як аутосомна рецесивна ознака та характеризується забарвленням хрящових тканин і швидким потемнінням підлуженої сечі. У старечому віці при цій аномалії розвивається артрит. Захворювання зустрічається з частотою 1:100000. Розрахувати частоту гетерозигот у популяції.

2. У популяції, яка розмножується шляхом вільного схрещування, існує така частота генотипів:  $0,4 AA$ ,  $0,4 Aa$  і  $0,2 aa$ . Визначте частоти генотипів  $AA$ ,  $Aa$  і  $aa$  в першому поколінні після схрещування.

3. Розрахувати частоту ( $p$ ) домінантного алеля і частоту ( $q$ ) рецесивного алеля в популяціях, що складаються з: 1) 180 особин  $MM$  і 20 особин  $mt$ ; 2) 60 особин  $NN$  і 40 особин  $nt$ .

4. Глухонімота, пов'язана з уродженою глухотою, перешкоджає нормальному розвитку мовлення та успадковується аутосомно-рецесивно. Середня частота захворювання варіює в різних країнах. Для європейських країн вона дорівнює приблизно 4:10000. Визначте теоретично можливу кількість гетерозиготних за глухонімотою людей у місті Києві з населенням 4 000 000 чоловік.

5. В Африці на 1 000 000 населення трапляються 4 альбіноси з відсутністю пігментації шкіри. Визначити частку гомозигот ( $y\%$ ) з нормальною для негроїдної раси пігментацією шкіри через 4 покоління.
6. Подагра зустрічається у 2% населення Європи і обумовлена аутосомним домінантним геном. У жінок ген подагри не проявляється, у чоловіків його пенетрантність (ступінь фенотипового проявлення) дорівнює 20%. Визначте генетичну структуру популяції за цією ознакою.
7. При обстеженні населення південної Польщі виявлено осіб з групою крові  $MM-11163$ ,  $MN-15267$ ,  $NN-5134$ . Визначте частоту генів  $M$  і  $N$  серед населення південної Польщі.
8. Анірідія успадковується як домінантна аутосомна ознака і зустрічається з частотою 1:10000. Визначте генетичну структуру популяції.
9. У місті із постійним складом населення протягом 5 років серед 25000 новонароджених зареєстровано 2 хворих на фенілкетонурію, яка успадковується за аутосомно-рецесивним типом. Визначте кількість гетерозигот за фенілкетонурією серед населення даного міста.
10. Серед каракульських овець вівчарні було виявлено таке співвідношення генотипів за геном безвухості:  $729AA : 111Aa : 4aa$ . Чи відповідає це співвідношення генотипів формулі Харді-Вайнберга?
11. Штучно створена популяція складається з 20 особин з генотипом  $AA$ , 1 –  $aa$  і 40 –  $Aa$ . Визначте співвідношення генотипів  $F_1$  при умові панміксії.
12. Популяція складається з 50% особин з генотипом  $AA$  і 50% з генотипом  $aa$ . Доведіть, що в умовах панміксії у першому поколінні встановиться рівновага між частотами генотипів  $AA$ ,  $aa$  і  $Aa$ . Визначте ці частоти.
13. В одному з пологових будинків протягом років виявлено 210 дітей з патологічною рецесивною ознакою серед 84000 новонароджених. Встановіть генетичну структуру популяції за цією ознакою, якщо вона відповідає умовам панміксії.
14. Група особин складається з 30 гетерозигот  $Aa$  і 1000 гомозигот  $AA$ . Розрахувати частоту обох алелів, виразивши їх в частках одиниці і відсотках.
15. Частота кодомінантного, зчепленого із статтю гена  $D$  (знаходиться тільки в X-хромосомах кішок), який обумовлює руде забарвлення шерсті, складає у Лондоні 0,19. Який відсоток складають черепахові кішки від загальної їх кількості? А чорні коти?
16. Серед білого населення Північної Америки частка резус-негативних індивідумів складає 16%. Припускаючи, що вибір подружжя не визначається антигенами їх крові, розрахувати ймовірність того, що резус-негативна дівчина стане жінкою чоловіка з генотипом  $Rh\ rh$ .



17. У районі з населенням 280000 людей при повній реєстрації випадків хвороби Шпильмейера-Фогта (юнацька форма амавротичної ідіотії) виявлено 7 хворих. Хвороба контролюється рецесивним аутосомним геном. Визначте частоту поширеності гетерозиготних носіїв хвороби серед населення 1 мільйон чоловік.

18. На одному з островів було обстежено 10000 лисиць, з них виявилося 9991 рудих і 9 білих особин (альбіносів). Рудий колір домінує над білим. Визначте генетичну структуру цієї популяції лисиць, припустивши, що вона є ідеальною. Скільки у цій популяції рудих гомозиготних лисиць?

19. Популяція складається з 60% особин з генотипом  $NN$  і 40% з генотипом  $nn$ . Визначити у частках одиниці частоти генотипів  $NN$ ,  $Nn$  і  $nn$  після встановлення у популяції рівноваги.

20. Розрахувати частоту ( $p$ ) домінантного алеля і частоту ( $q$ ) рецесивного алеля у вибірках з таким співвідношенням особин: 1) 400  $CC$  і 100  $cc$ ; 2) 700  $AA$  і 300  $aa$ .

21. Популяція складається з 80% особин з генотипом  $AA$  і 20% з генотипом  $aa$ . Визначити у частках одиниці частоти генотипів  $AA$ ,  $Aa$  і  $aa$  після встановлення рівноваги у популяції.

22. У державі кожний десятий чоловік – дальтонік. Скільки у цій державі людей, хворих на дальтонізм, якщо населення держави становить 1 млн. чоловік, а кількість жінок і чоловіків є однаковою?

23. На баштані частка висіяних смугастих кавунів складає 40%. Решта кавунів є домінантними гомозиготами з зеленим суцільним забарвленням плодів. Визначити генетичну структуру популяції та встановити, чи зміниться ця структура у шостому поколінні після встановлення рівноваги.

24. У популяції міста з постійним населенням 3 млн. мешканців обстежено 30 000 чоловіків, з яких 300 були хворими на гемофілію. Визначити частку носіїв гемофілії та здорових осіб у цьому місті.

25\*. У рівноважній популяції частота жінок, хворих на гемофілію, становить 0,0001. Частота алеля, що визначає групу крові А, становить 0,251, групу крові В – 0,06. Визначити частоту хворих на гемофілію чоловіків з другою групою крові.

26. У вибірці з 1100 японців Токіо групи крові  $MM$ ,  $MN$ ,  $NN$  мали відповідно 356, 519, 225 осіб. Розрахувати частоти алелів і теоретично очікувані частоти генотипів у відповідності із законом Харді-Вайнберга. Використовуючи метод  $\chi^2$ , визначити, чи достовірно розрізняються фактичні та теоретично очікувані частоти.

27. У популяції частота дальтонізму серед чоловіків становить 0,08. Якими будуть очікувані частоти всіх трьох генотипів у жінок та двох – у чоловіків?
28. Найпоширенішу форму гемофілії викликає алель, присутній у популяції з частотою 0,0001. Визначити теоретично очікувані частоти всіх генотипів чоловіків та жінок.
29. Частота алеля дальтонізму становить 0,08. У скільки разів частіше дальтонізм зустрічається у чоловіків, ніж у жінок?
30. Розрахувати частоту поширеності людей з групами крові системи АВО при таких частотах алелів у популяції:  $I^A(p) = 0,268$ ;  $I^B(q) = 0,052$ ;  $i^0(r) = 0,680$ .

## 8.2. Генетична структура реальних популяцій

При обмеженні панміксії у випадку інбридинга відносну кількість гетерозигот за однією парою алелів визначають за формулою:  $(1/2)^n$ , чисельність гомозигот дорівнює  $1 - (1/2)^n$ , де  $n$  – кількість інбредних поколінь.

### Задачі для самостійного розв'язання

31. У штучно створеній популяції перехресників співвідношення генотипів складає 0,3 AA : 0,6 Aa : 0,1 aa. Дати характеристику вихідній популяції та описати її подальшу долю при збереженні панміксії.
32. Вихідна популяція має наступну генетичну структуру за зчепленим із статтю локусом:  
Самці: 400 A ; 600 a  
Самки: 640 AA; 320 Aa; 40 aa.  
Враховуючи панміксію, розрахувати рівноважні частоти всіх генотипів.
33. У популяції з генетичною структурою 1 AA: 2Aa: 1 aa при  $p_A = 0,5$ ;  $q_a = 0,5$  з усіх рослин 50% переходить до мейотичного апоміксису. Якою буде генетична структура популяції у наступному поколінні?
34. У вихідній популяції з наступною генетичною структурою: 0,25 AA: 0,5 Aa: 0,25 aa особини з генотипом aa гинуть. Якою буде частота генів A та a в 8-му поколінні?
35. У популяції вихідна частота рецесивного алеля складає 0,01. В якому поколінні частота цього алеля зменшиться у 10 разів?
36. Розрахувати частоту алелів груп крові системи АВО у людини при таких частотах фенотипів у популяції:  $p^2 (A-) = 0,45$ ;  $q^2 (B-) = 0,13$ ;  $2pq AB = 0,06$ ;  $r^2 (i^0 i^0) = 0,36$ .

- 37.** У вихідній популяції пшениці усі рослини є гетерозиготними за геном забарвлення колоса. Який відсоток гетерозигот буде у шостому поколінні цієї популяції у разі самозапилення?
- 38.** Посівний матеріал гороху складається з 50% зелених насінин та 50% – жовтих гетерозиготних. Скільки жовтих і зелених насінин (у %) теоретично буде у третьому поколінні цієї популяції, враховуючи, що горох є самозапилюючим видом?
- 39.** Гетерозиготні гібридні рослини гороху розмножувалися самозапиленням протягом декількох поколінь. Визначити, на скільки відсотків стало більше гомозиготних рослин у цій популяції у 8-му поколінні самозапилення у порівнянні з 4-тим поколінням? Визначити кількість гетерозиготних форм за однією парою алелів після: а) чотирьох; б) шести; в) восьми послідовних поколінь інбридинга.
- 40.** Популяція пшениці складалася з червонозерних та білозерних форм і мала таку генетичну структуру за цими ознаками: 1 AA: 2 Aa: 1 aa. Пшениця – факультативний самозапилювач. Скільки червонозерних і білозерних рослин (у %) буде в цій популяції через 3 роки, враховуючи повне самозапилення рослин та їх однакову життєздатність і плодючість?

## СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Барабанщиков Б.И., Сапаев Е.А. Сборник задач по генетике: Учебно-методическое пособие.- Из-во Казанского университета, 1988.
2. Ватти К.В., Тихомирова М.М. Руководство к практическим занятиям по генетике.- М.: Просвещение, 1972.
3. Гуляев .Г.В. Задачник по генетике.- М.: Колос, 1980.
4. Каминская Э.А. Сборник задач по генетике.- Минск: Вышэйшая школа, 1982.
5. Лановенко О.Г., Чинкіна Т.Б. Від молекул нуклеїнових кислот до людини: Генетичні задачі з методикою розв'язання: Навч.-метод. посібник.- Херсон: Айлант, 2005.- 160 с.
6. Овчинніков С.О. Збірник задач і вправ із загальної біології: Навч.посіб.-К.: Генеза, 2000.- 152 с.
7. Сборник задач по общей генетике / Н. Н. Орлова, В. М. Глазер, А. И. Ким, Т. А. Кокшарова, Ю. П. Алтухов.- М.: Издательство МГУ, 2000.- 114 с.
8. Хелевин Н.В., Лобанов А.М., Колесова О.Ф. Сборник задач по общей и медицинской генетике.- М.: Высшая школа, 1976.

## ВІДПОВІДІ НА ЗАДАЧІ ЗБІРНИКА

### Розділ 1. Молекулярні основи спадковості

#### 1.1. Структура та властивості нуклеїнових кислот Генетичний код та його реалізація під час трансляції

1.  $L$  (гена)  $\approx 4,08$  нм;  $W(A)=W(T) = 25 \%$ ,  $W(G) = W(C) = 25 \%$ .
2.  $A = T = 360$ ;  $G = C = 640$ .
3. а)  $4,08$  нм; б) Т-Ц-Т-Г-Г-Т-Ц-Т-А-Т-Г-А
4.  $180$  секунд.
5. УАЦ – ААЦ - УУУ- АЦГ- УАГ; тир – асн – фен – тре – термінація трансляції (стоп-кодон).
6.  $M_r$  (і-РНК)  $\approx 3000$
7.  $295,8$  нм
  10.  $153\ 000$  а.о.м.;  $86,7$  нм
  13.  $135\ 000$  а.о.м.
  14.  $4\ 000$ .
  15.  $750$ .
  16.  $135$ ;  $13\ 500$  а.о.м.
  17.  $n(C) = 880$ ;  $n(A) = 1120$ ;  $n(T) = 1120$ .
  18.  $210$ .
  19.  $7\ 000$ .
  20.  $400$ .
  21.  $10\ 000$ .
  24.  $22\ 000$ .
  26. а)  $161,2$  нм; б) ген,  $10$  разів; в)  $10-11$  видів; г) вірусний.
  28. 1) стартовий кодон; 2) АУГ; 3) напрямок транскрипції –  $3' - 5'$  (лідуючий ланцюг),  $5' - 3'$  (запізнілий ланцюг); напрямок трансляції –  $5' - 3'$ ; 4) УАЦ.
  29. АГА – АУА – АГА – УАЦ).
  31.  $340$  нм
  33.  $500$ .
  34.  $870$ ;  $300\ 150$  а.о.м.;  $147,9$  нм;  $145$  кодонів;  $29$  секунд).
36.  $2:1$ ;  $9,18$  нм;  $18\ 630$  а.о.м.;  $1,8$  секунд.
37. 1) Зворотня транскрипція (РНК комплементарна ДНК (к ДНК) ; вбудовування вірусної кДНК в геном людини; транскрипція вірусної кДНК ; трансляція рибосомами клітини людини вірусних білків; 2) формування нових вірусних часток з віріонних білків і вірусної РНК; утворення оболонок віріонів з ліпопротеїнів клітини; звільнення нових вірусних часток із клітини хазяїна;

2) зворотня транскриптаза (ревертаза, РНК-залежна ДНК полімераза; ферменти трансляції; 3) 1 798 485 а.о.м.

39. 1) В-інсулін: фен-вал-аспарал-глу- гіс-лей-цис-глі-сер-гіс.

ДНК:  $\underline{AAA} - \underline{CAA} - \underline{CTA} - \underline{CTT} - \underline{GTA} - \underline{GAA} - \underline{ACA} - \underline{CCC} - \underline{AGA} - \underline{GTA}$

2)  $n(A) = 14$ ;  $n(T) = 5$ ;  $n(G) = 4$ ;  $n(C) = 7$ .

3)  $\frac{n(A+T)}{n(G+C)} = \frac{19}{11} = 1,7$ .

40. а) серін, цистеїн, аланін, гліцин, глютамін, аргінін, лізін;

б)  $\underline{C-U-G}, \underline{C-U-U}, \underline{A-U-G}, \underline{G-U-G}$ .  
ала сер глут глі

41. а) 6-7секунд; б) 57400.

42. 1500; L (гена) = 510 нм

44. 4080 нм

45. ліз-мет-цис-тре-вал; 500 а.о.м.

## 1.2. Екзонно-інтронна організація геному еукаріотів

46. 248 400 а.о.м.; 122,4 нм

47. 1660; гемофілія В – хвороба Кристмаса.

48. 1)  $n(АК) = 200$ ; 2) 204 нм; 3) 207 000.

49. 966 000 а.о.м.

51. 102 нм

53.  $1,1 \cdot 10^4$

54. 329 екзонів, 8 463 інтронів; 340 515 а.о.м.

55. 876

56. 400

57. 423 та 438 відповідно.

58. 1) 6750 та 9750 відповідно; 2) 6750 та 9750 відповідно; 3) 1500.

59. 1) 51 080; 2) 1080; 3) 360.

60. 135 000.

64. 125.

65. 1) 17,5 нм; 2) 150; 3) 10 секунд.

## Розділ 2. Цитологічні основи спадковості

### 2.1. Цитологічні основи нестатевого розмноження. Мітоз

1. В ядрі однієї з клітин, що утворилися, налічуватиметься 47 хромосом, в іншому -45 хромосом.
2. 45 хромосом.
3. 28 хромосом.
4.  $3 \times 10^{-9}$  мг
5.  $x, m/2, d/2$
6. 16 хромосом.
7. 8 хромосом; не зміниться.
8.  $6,84 \times 10^{-9}$  мг ДНК
10. 92

## **2.2. Цитологічні основи статевого розмноження. Мейоз. Гаметогенез**

11.  $0,114 \times 10^{-9}$  мг ДНК
12.  $174 \times 10^{-9}$  мг
13. дві гамети з 24 хромосомами, дві - з 22
14. 7; 14
15. 14
16. 14; 28
17. чотири гамети, дві з яких матимуть X-хромосому, дві – O.
18.  $58 \times 10^{-9}$  мг ДНК, інформація не зміниться, оскільки яйцеклітини у рослин утворюються в результаті мітозу
19.  $3,28 \times 10^{-9}$  мг
20.  $2^4 = 16 \times 2 = 32$  типи
21. 40 000
22. 4 сперматозоїди з 23 хромосомами
23. 2; 4;  $2^{23}$  типів
24. 2 типи по 500 сперматозоїдів у кожному
25.  $2^8$
27. 2; 4; 8 388 608
28. 2; 4
29.  $2^1, 2^{12}$
30.  $2^4$ ; 20
33. один тип
34. 6 000
36. а) 24; б) 12; в) 24; г) 12; д) 12; е) 12; ж) 12; з) 36; і) 12; ї) 24
37. 40
38. 16
39.  $2^{18}$
40.  $2^{16}$ ; 1 сперматозоїд з одного сперматогонію внаслідок відсутності мейозу

## РОЗДІЛ 3. МОНОГЕННЕ УСПАДКУВАННЯ ОЗНАК

### 3.1. Взаємодія алельних генів при моногібридному схрещуванні

5. провести аналізуюче схрещування (схрестити з м'якошерстим).

9. 73 нормальних, 25 шовковистих

13. 50 %

14. Aa x Aa; розщеплення у співвідношенні 1/2 червоно квіткових: 1/2 білоквіткових; в якості аналізатора мають використовуватися білоквіткові рослини

15. ні, за рахунок комбінації хромосом і кросинговеру під час мейозу формуються генетично різні гамети

17. 50%

18. коричневе забарвлення; 16 – коричневих та 15 сірих; провести аналізуюче схрещування

19. 50%

21. приблизно така ж сама кількість

22. брахідактілія – аутосомна домінантна ознака

24. 1) Aa x aa; 2) Aa x Aa; 3) AA x aa (або Aa x AA)

25. 1) Aa x aa; 2) Aa x Aa

26. 50%

27. генотип півня: Rr; першої курки - RR ; другої - Rr

29. 50%

30. за повного домінування розщеплення за фенотипом

в F<sub>5</sub>:

$$\left[ \frac{1}{2} - \left( \frac{1}{2} \right)^5 + \left( \frac{1}{2} \right)^{5-1} \right] \text{ червоних; } \left[ \frac{1}{2} - \left( \frac{1}{2} \right)^5 \right] \text{ білих або } \frac{15}{32} CC : \frac{1}{16} Cc : \frac{15}{32} cc$$

в F<sub>n</sub>:

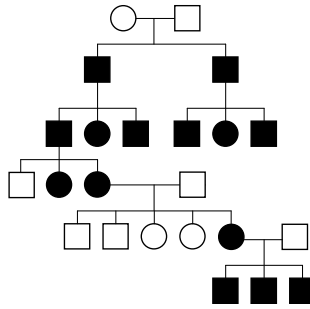
$$\left[ \frac{1}{2} - \left( \frac{1}{2} \right)^n \right] CC : \left( \frac{1}{2} \right)^{n-1} Cc : \left[ \frac{1}{2} - \left( \frac{1}{2} \right)^n \right] cc$$

### 3.2. Аналіз родоводів

37. У першому родоводі тип успадкування брахідактілії – аутосомно-домінантний. Генотипи батьків: Aa x aa. Розщеплення в потомстві: 22Aa:20aa або 1:1. У другому родоводі – тип успадкування глухонімоти – аутосомно-рецесивний. У третьому родоводі хворіють лише чоловіки. Тип успадкування – зчеплений із статтю. Хворі діти з'являються від здорових батьків. Отже, тип успадкування хвороби – рецесивний. Рецесивний ген аномалії зчеплений з X-хромосою.



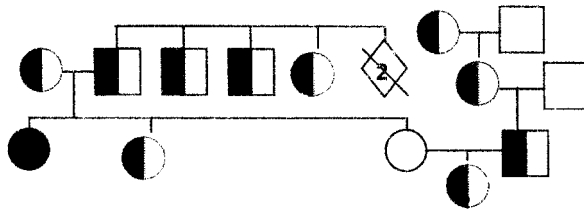
39.



Аналіз родоводу вказує, що ця форма сутінкової сліпоти успадковується, як домінантна аутосомна ознака. Пробанд має генотип Аа, його жінка – аа. Ймовірність народження хворих дітей складатиме 50%.

40. 75%.

42. Див. схему родоводу. Хвороба успадковується за аутосомним типом з неповним домінуванням. Ймовірність народження дітей з тяжкою формою анемії – 25%:



43. 50% хлопчиків з коричневим забарвленням зубів, 50% – із білими зубами. Ген коричневого забарвлення емалі зубів знаходиться в Х-хромосомі та успадковується за домінантним типом.

44. всі будуть п'ятипалими.

## РОЗДІЛ 4. АНАЛІЗ ПРИЧИН ПОРУШЕННЯ МЕНДЕЛІВСЬКИХ ЗАКОНОМІРНОСТЕЙ РОЗЩЕПЛЕННЯ ПРИ МОНОГЕННОМУ УСПАДКУВАННІ ОЗНАК

### Неповне домінування

- 1) 50% білих, 50% кохінурових;  
2) гомозиготними будуть 74 білих і 77 чорних).
3.  $P(F_1): Aa \times Aa$ ;  $F_2: 1AA:2Aa:aa$ ;  $P'Aa \times aa$ ;  $F_{зв.}: 1Aa:1aa$ ;  $P'': Aa \times AA$ ;  $F_{зв.}: 1AA:1Aa$ .
5. 67 чорних (AA), 7 білих (aa).
6.  $\frac{1}{2}$ ;  $\frac{1}{4}$ .
7. 1) 25% – ксантоми з атеросклерозом, 50% – підвищений вміст холестерину в крові, 25% – нормальний. 2) Всі будуть гетерозиготними і мати підвищений вміст холестерину в крові.

### Кодомінування і множинний алелізм

8. дівчина з групою крові O є дитиною першої пари батьків.
11. другої пари батьків.
12. 10 генотипів.
13. дикого типу; 50% сіамських : 50% альбіносів.
16.  $I^A i^o$ ;  $I^B i^o$ .
18. за типом неповного домінування.
19. генотипів –  $6 \times (6 + 1) : 2 = 21$ ; стільки ж буде фенотипів.

### Плейотропна дія гена

21. генотип лінійних карпів – Aa, лускатих – aa. Ген лінійності карпів у гомозиготному стані (AA) спричинює загибель організмів, при цьому спостерігається зниження плодючості на 25%.
22.  $\frac{1}{2}$  або 50% у випадку гетерозиготності батька.
24. коротконогих повинно бути:  $7498 \cdot \frac{3}{4} = 5632 > 5015$ . Особини AA гинуть, Aa – повзаючі кури, aa – нормальні. Ген A впливає на довжину ніг і життєздатність.  
2) A – ген норми, a – ген відсутності шерсті, Aa x Aa; Aa x AA; Aa x Aa.
25. ознака чубатості домінантна з плейотропним ефектом: всі нормальні.
26. 1) Aa x a;  $F_a: \frac{1}{2} Aa : \frac{1}{2} aa$ ; 2) Aa x A;  $F_2: Aa; AA$  (гинуть)
29.  $n F_2 (aa)_{теор.} = 1542$ ;  $n F_2 (aa)_{факт.} = 1234$ ; відносна життєздатність зигот, гомозиготних за алелем зачаткових крил – 80%.

### Пенетрантність гена

30. 24,35%.
31. 7,5%.
32. у лінії №20 – 266 особин, №35 – 236 особин, №31 – 225 особин.
33. 1) 31,5% ; 2) 45%.
34. 1) хворих дітей – 45%, здорових – 55%; 2) хворих – 30%, здорових – 70%.

**35.** 1)  $3/4 \cdot 1/2$  (чоловіки) =  $3/8 \cdot 1/5$  (20%) = 7,5%; 2)  $1/2$  (ймовірність народження хворого)  $\cdot 1/2$  (ймовірність народження чоловіка)  $\cdot 1/5$  (20% пенетрантність) =  $1/20$  або 5%.

## РОЗДІЛ 5. НЕЗАЛЕЖНЕ КОМБІНУВАННЯ ОЗНАК

2. Ознака остистості успадковується за повним домінуванням, щільності полоса – за неповним; P : aaBB x AAbb F<sub>1</sub>:AaBb; F<sub>2</sub> за фенотипом: (3/4 безостий; 1/4 остистий) x (1/4 щільний x 2/4 середньої щільності : 1/4 рихлий=3:6:3:1:2:1.

5. P: Wwss x wwSS.

7. P<sub>1</sub>: AABV x AABV; P<sub>2</sub>: AABV x AавV; P<sub>3</sub>: AавV x AaBV.

8. aaBB x Aabb.

9. у другому гібридному поколінні; n F<sub>2</sub> (aaBB) = 1/16.

12. P:AaBb x AaBb.

14. Wwss x wwSs.

16. син прийомний; за групою крові.

17. ні; можливі групи крові дітей III та IV.

18. 3/64.

20. P: AавVcc x aaBVcc; n F<sub>2</sub>: (aaBVc-) – 3/16; AавVc- 3/16; aавvcc – 1/16.

21. Генотипи батьків: Aabb x aaBb, дитини – aabb.

22. 3/8.

23. половина дітей – кароокі, хлопчики всі лисі.

24. 1/4 (або 25%); 1/2 (або 50%).

26. 1/64.

29. 1) P: aaBVcc x AавVcc; n F<sub>2</sub>: 3/16 A-B-C-; 3/16 aaB-C-; 3/16 A-авC-; 3/16 aавC-; 1/16 Aавvcc; 1/16 A-B-cc; 1/16 aавvcc; 1/16 aaB-cc.

30. P: AaBV x aaBV.

32. а) 2<sup>3</sup>= 8; б) 8 фенотипів у співвідношенні 27:9:9:9:3:3:3:1; 27 різних генотипів у співвідношенні 8:4:4:4:4:4:2:2:2:2:2:2:2:2:2:2:2:2:1:1:1:1:1:1:1.

33. 1) 9/16 або 56,2%; 2) треба схрестити купленого собаку з кавовим довгошерстним.

34. 1/64; 1/32; 1/32.

37. 3/4 x 1/2 = 3/8.

38. 4 фенотипових класи у рівному співвідношенні.

39. 1/64; 0; 1/32.

## РОЗДІЛ 6. АНАЛІЗ ПРИЧИН ПОРУШЕННЯ МЕНДЕЛІВСЬКИХ ЗАКОНОМІРНОСТЕЙ РОЗЩЕПЛЕННЯ ПРИ НЕЗАЛЕЖНОМУ УСПАДКУВАННІ ОЗНАК

### 6.1. Взаємодія неалельних генів

2. за типом комплементарності: P : AAbb x aaBB; F<sub>1</sub> : AaBb ;  
коричневі
- F<sub>2</sub> : 9A-B- : 3 aaB- : 3 A- bb : 1 aabb  
коричневі    сірі    бежеві    кремові
3. за типом рецесивного епістазу; P : AAII x aaii → F<sub>1</sub> : AaIi x aaii  
чорні    білі    чорні    білі
- F<sub>зв</sub> : 1AaIi : 1aaIi : 1Aaai : 1aaii  
чорні    білі    білі    білі
4. б) 9/16; в) P: RrPp x rppr; г) P: Rrpp x RrPp; F<sub>1</sub>: 3/8 RRpp; 1/8 rrPP;  
3/8 RrPp; 1/8 rppr.
6. за рецесивним епістазом; P: AAII (чорн.) x aaii (біл.); F<sub>a</sub>: 1/4 AaIi (чорн.);  
 1/4 aaIi (біл.); 1/4 Aaai (біл.); 1/4 aaii (біл.).
7. домінантний епістаз.
8. комплементарність; F<sub>2</sub> : 9:7.
9. а) DDee x ddEE; б) Ddee x ddee або ddee x ddee
10. P: AaBbCc x AaBbCc; F<sub>2</sub>: можливі генотипи глухонімої дитини-альбіноса: 1/64 AABbcc; 1/64 aaBBcc; 1/32 AaBbcc; 1/32 aaBbcc.
11. 2) 165 см; 3) матір – a<sub>1</sub>a<sub>1</sub>a<sub>2</sub>a<sub>2</sub> – 150 см, батько – A<sub>1</sub>A<sub>1</sub>A<sub>2</sub>a<sub>2</sub> – 165 см
14. 1) так, 2) чорношкірих - A<sub>1</sub>A<sub>1</sub>A<sub>2</sub>A<sub>2</sub> – 1/16, білошкірих a<sub>1</sub>a<sub>1</sub>a<sub>2</sub>a<sub>2</sub> – 1/16, мулатів - 14/16, 3) так, 4) ні.
17. 1) P: AABb x aabb → F<sub>1</sub> : AaBb x AaBb → F<sub>2</sub> : 9A-B-3aaB- :  
зелені    білі    зелені    зелені    зелені    жовті
- 3A-вв : 1aавв, 2) жовтих з блакитними.  
блакитні    білі
19. P: CcPp x CcPp
21. за типом домінантного епістазу; F<sub>2</sub> : 12:3:1.
22. тип взаємодії генів забарвлення – криптомерія (відсутність фенотипового проявлення гена, якщо він не взаємодіє з неалельним геном):  
 P: AAbb x aaBB → F<sub>1</sub>: AaBb x AaBb; F<sub>2</sub>: 9A-B- : 3A- bb : 3 aaB- : 1 aabb)  
9 пурп. : 3 коричн. : 4 білі
27. успадкування зеленого забарвлення гороху відбувається за типом некумулятивної полімерії; F<sub>1</sub> : A<sub>1</sub> a<sub>1</sub> A<sub>2</sub> a<sub>2</sub>; F<sub>2</sub> : 15 (A<sub>1</sub>- A<sub>2</sub>-; 3 A<sub>1</sub>- a<sub>2</sub>a<sub>2</sub>; 3 a<sub>1</sub>a<sub>1</sub>A<sub>2</sub>-) : 1 a<sub>1</sub> a<sub>1</sub> a<sub>2</sub> a<sub>2</sub>.
29. забарвлення кукурудзи контролюється двома парами неалельних генів. Які взаємодіють за типом некумулятивної полімерії; P : A<sub>1</sub> a<sub>1</sub> A<sub>2</sub> a<sub>2</sub>.
34. 1/16.
35. зелені AABb, блакитні AAbb або Aabb
38. 1) 15 коричневих : 1 платинова; 2) В усіх випадках, коли не можуть утворюватися подвійні рецесивні гомозиготи (aавв), а їх утворення можливе

лише в тому випадку, коли обидва батьки матимуть одночасно хоча б по одному рецесивному алелю кожного гена.

## 6.2. Особливості успадкування ознак, зчеплених із статтю

42. P:  $X^{w+} X^w Bb \times X^{w+} Y Bb$
47. 60 самців та 30 самиць.
58. успадкування “кріс-крос”, P:  $Z^a Z^a \times Z^A W$
61. 1) P:  $Z^A Z^a \times Z^A W$ ;  $F_1$ :  $Z^A Z^A$ ;  $Z^A Z^a$ ;  $Z^A W$ ;  $Z^a W$ ; 2) P:  $Z^a W \times Z^A Z^a$ ;  $F_1$ :  $Z^A Z^A$ ;  $Z^A Z^a$ ;  $Z^A W$ ;  $Z^a W$
63. 25%.
68. захворювання успадковується за зчепленим із статтю домінантним типом.
69. успадкування мутантного гена вкорочення нігтів - за типом неповного зчеплення зі статтю; P<sub>1</sub>:  $X^a X^a \times X^A Y^A$ ;  $F_1$ :  $X^A X^a \times X^a Y^A$ ;  $F_2$ :  $X^A X^a$ ;  $X^A Y^A$ ;  $X^a X^a$ ;  $X^a Y^A$ ; P<sub>2</sub>:  $X^A X^A \times X^a Y^a$ ;  $F_1$ :  $X^A X^a \times X^A Y^a$ ;  $F_2$ :  $X^A X^A$ ;  $X^A Y^a$ ;  $X^a X^a$ ;  $X^a Y^a$
- 70.
- |   |  |                              |               |
|---|--|------------------------------|---------------|
| P: $Z^A W \times Z^a Z^a$               | F <sub>2</sub> : 1/2 $Z^A Z^a$ ; 1/2 $Z^a Z^a$ | 1) P: AA x aa                | 2) Aa x aa    |
| F <sub>1</sub> : $Z^A Z^a \times Z^a W$ | 1/2 $Z^A W$ ; 1/2 $Z^a W$                      | F <sub>1</sub> : Aa x Aa     | 1/2 Aa:1/2 aa |
|   |  | F <sub>2</sub> : 1AA:2Aa:1aa |               |
71. P:  $X^D X^d \times X^D Y$ ; G♀:  $X^D X^d$ ; O G♂ :  $X^D$ ; Y
- З урахуванням нерозходження X-хромосом у жінки буде наступне потомство:
- |   |  |   |                |
|---|--|---|----------------|
| F <sub>1</sub> :<br>$X^D X^d X^d$             | $X^D O$  | $X^d X^d Y$   | $Y O$          |
| жінка з<br>трисомією<br>X, з нормальним зором | жінка з<br>синдромом<br>Тернера, з<br>нормальн.<br>зором | чоловік з<br>синдромом<br>Клайнфельтера,<br>дальтонік | зигота<br>гине |
- Як відомо, у людини в кожній соматичній клітині активна лише одна X-хромосома, інша X-хромосома інактивується в ембріогенезі і утворює тільце Барра (статевий хроматин). Отже, індивіди з двома X-хромосомами мають одне тільце Барра, з трьома – два. У цьому схрещуванні всі чоловіки – нащадки будуть мати одне тільце Барра, а серед жінок половина матиме два тільця Барра в соматичних клітинах, а половина – жодного не матиме.
72. 1/8 частина особин другого покоління буде чорною і “знепритомнілою” одночасно.
75. 25%, з групою крові A(II) або B(III).
78. 30 самиць і 15 самців.
79. слід провести реципрокні схрещування.
80. рецесивний, локалізується в X-хромосомі.
81. рубіновоокість - зчеплена із статтю рецесивна ознака.
82. P:  $X^A X^a Aa \times X^a Y aa$ ; F<sub>2</sub>:  $X^A X^a Aa$ ;  $X^a Y Aa$ ;  $X^A X^a Aa$ ;  $X^A Y Aa$ ;  $X^A X^a aa$ ;  $X^a Y aa$ ;  $X^A X^a aa$ ;  $X^A Y aa$ ; імовірність народження дитини (дочки) з обома видами сліпоти дорівнює 1/8 (або 12,5%).

**84.** У дочок дальтонізм не проявиться, альбінізм можливий у 25% дітей. Імовірність народження дочки без аномалій - 75%.

### 6.3. Зчеплення генів і кросинговер

**92.** 25 М (морганід) або 25% кросинговеру.

**93.** Перше схрещування:  $P_{\text{♀}} \text{shC//shc} \times \text{♂shc//shc}$

$F_1: \frac{1}{2} \text{shC//shc}; \frac{1}{2} \text{shc//shc}$

За фенотипом всі 200 нащадків – з головою, що смикається, з них  $\frac{1}{2}$  - альбіноси,  $\frac{1}{2}$  - нормального забарвлення.

Друге схрещування:  $P_{\text{♀}} \text{sh}^+\text{C//sh}^+\text{C} \times \text{♂shc//shc}$

$F_1: \text{sh}^+\text{C//shc}$

За фенотипом всі особини з нормальним забарвленням тіла і нормальною поведінкою.

$F_1: \text{sh}^+\text{C//shc} \times \text{shc//shc}$

G ( $F_1$ ) :

sh<sup>+</sup>C (некросоверні гамети, 48%)

shc (некросоверні гамети, 48%)

sh<sup>+</sup>c (кросоверні гамети, 2%)

shC (кросоверні гамети, 2%).

$F_2: \text{sh}^+\text{C//shc}$  (48%) ;  $\text{shc//shc}$  (48%);  $\text{sh}^+\text{c//shc}$  (2%);  $\text{shC//shc}$  (2%).

В  $F_2$  з'являються чотири фенотипові класи, співвідношення яких буде визначатися кількістю відповідних гамет. Отже, серед 200 нащадків другого схрещування повинно бути: 1) з головою, що смикається, та нормальним забарвленням тіла – 4 особини; 2) альбіносів з головою, що смикається – 96 особин; 3) з нормальною поведінкою та забарвленням тіла – 96 особин;

4) альбіносів з нормальною поведінкою – 4 особини.

**98.** на 2,2% кросинговеру.

**99.** відстань між генами дорівнює 17% кросинговеру; генотип самки у першому схрещуванні – АВ//ав; у другому – аВ // Ав.

**100.**  $\underbrace{X \ 8,4 \ Y \ 14,3 \ Z}_{22,7}$

$$X/Y = \frac{32+5}{439} \times 100\% = 8,4\%$$

$$X/Y = \frac{58+5}{439} \times 100\% = 14,3\%$$

$$X/Y = \frac{32+58}{439} \times 100\% = 20,5\%$$

**101.** P:  $X^{cG}X^{cG} \times X^{cG}Y$

$F_1: X^{cG}X^{cG} \times X^{cG}Y$

$F_2$ : самці:  $X^{cG}Y$  – 34,65%,  $X^{cG}Y$  – 34,65%,  $X^{cG}Y$  – 15,35%,  $X^{cG}Y$  – 15,35%.

самки: C-G- 50%, ccG – 50%).

**102.** Вказані гени зчеплені із статтю, оскільки серед самок і самців в F<sub>2</sub> спостерігаються відмінності за кількістю фенотипових класів.

$$\text{Частота кросинговеру } A/B = \frac{27+26+7}{300} \times 100\% = 20\%$$

$$\text{Частота перехресту } B/C = \frac{13+10+7}{300} \times 100\% = 10\%$$

$$\text{Частота кросинговеру } A/C = \frac{27+26+13+10}{300} \times 100\% = 25,3\%$$

Відстань між генами: A 20 B 10 C.

**103.** Всі три гени знаходяться в одній хромосомі, спостерігається в даному випадку явище перехреста. Ген зморшкуватості зерен знаходиться між генами крохмалистості і забарвлення, причому значно (в дев'ять разів) ближче до гена забарвлення, ніж до гена крохмалистості. Утворення нащадків із забарвленим гладким і крохмалистим зерном (тобто заміна "проміжного" гена зморшкуватості проміжним геном, який визначає гладке зерно, гомологічної хромосоми) можливе лише в результаті подвійного кросинговеру.

**106.** Ні, оскільки кросоверні форми фенотипово не проявлятимуться.

**107.** Генотип материнської форми –  $v^+vg^+$  в  $vg$ ; відстань між генами  $v$ -  $vg$  дорівнює 16, 98 % кросинговеру.

**109.** 48,5% Rha rha – резус – позитивний з еритроцитами нормальної форми, 48,5% rha rha - резус негативний з еліптозом, 1,5% RhA rha – резус-позитивний з еліптозом; 1,5% rha rha – резус-негативний з еліптозом.

**110.** 50%, з них з групою крові B-5%, з групою крові AB-45%.

**111.** 1) 22,55% – з обома аномаліями; 2,45% з дальтонізмом; 2,45% з гемофілією; 72,55% – здорові. 2) 2,45% – хлопчики і дівчатка.

**112.** 1,8% Abab, 1,8% aBab, 48,2% abab, 48,2% ABab.

**113.** Спочатку визначаємо кількість кросоверних і некросоверних гамет при зчепленні генів A і B: 90% некросоверних AB і ab; 10% кросоверних Ab і aB. При утворенні гамет кожна з цих комбінацій алелів може з рівною ймовірністю поєднуватись або з алелем C, або з алелем c. Внаслідок цього утворюються 8 типів гамет: 4 типи некросоверних ABC, ABc, abC, abc по 22,5%; та 4 типи кросоверних гамет AbC, Abc, aBC, aBc з частотою по 2,5% (10%:4=2,5%).

**115.** Характер розщеплення при аналізуючому схрещуванні дрозофіли вказує, що гени w і f зчеплені неповністю, оскільки утворилося 4 класи розщеплення в різному співвідношенні: кросоверних особин – по 9%, некросоверів –



по 41%. Отже, в одній хромосомі у першої самки зчеплені гени  $w^+f^+$ , а в іншій гомологічній хромосомі –  $wf$  (кросоверів завжди менше). У другій самки некросоверні особини трапляються з частотою по 41% ( $w^+f^+$  та  $wf^+$ ). Отже, у цієї самки в одній гомологічній хромосомі зчеплені гени  $w^+i^+$ , а в іншій  $w^+i$ . Таким чином, генотип першої самки  $w^+f^+//wf$ , другої  $w^+f//wf^+$ . Оскільки частота кросинговеру прямо пропорційна відстані між генами і дорівнює відсотковій частоті кросоверних особин, то у обох самок відстань між зчепленими генами дорівнюватиме  $9\%+9\%=18\%$ .

### 117.

Гени розміщені на хромосомі в такій послідовності: В А С.

Фенотипи нащадків:

В-А-	
С – 113	Некросовери
bbaac	
с 105	
В-	
аacc 21	кросовери I порядку
bbA-	
С 17	

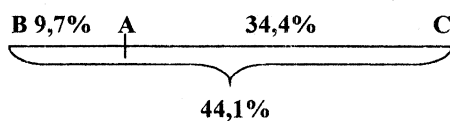
Частота кросинговеру  $B/A = \frac{17+21}{390} \times 100\% = 9,7\%$

В-А-	
сс 70	кросовери II
bbaa	
С – 17	

Частота кросинговеру  $A/C = \frac{64+70}{390} \times 100\% = 34,4\%$

Частота кросинговеру  $B/C = \frac{17+21+64+70}{390} \times 100\% = 44,1\%$

Відстань між генами В 9,7 А 34,4 С.



### 118.

В-А-С	
120	Некросовери
aabbc	
с 125	
А-	
bbC – 65	Кросовери II
aaВ-	
сс 68	
А-	
bbcc	Кросовери I

63  
aaB-C -  
62

A-B-  
cc - 10                      подвійні кросовери  
aabb

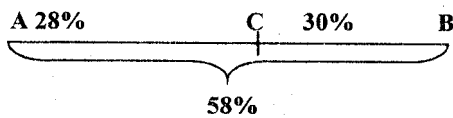
C - 12

Частота кросинговеру  $A/C = \frac{63+62+22}{525} \times 100\% = 28\%$

Частота кросинговеру  $C/B = \frac{65+68+22}{525} \times 100\% = 30\%$

Частота кросинговеру  $A/B = \frac{63+62+65+68}{525} \times 100\% = 49,1\%$

Відстань між генами в одиницях кросинговеру:



**119.** За умовою задачі в досліді одержано паростків: зелених (A- B -) 205, жовтих (A- bb) 98, білих (aaB -)103. Отже, в F<sub>2</sub> спостерігається моногенне розщеплення у співвідношенні 1 частина жовтих, 2 частини зелених, 1 частина білих, що вказує на зчеплення генів:

$$P: \frac{Ab}{Ab} \times \frac{aB}{aB} \quad F_1: \frac{Ab}{aB} \times \frac{Ab}{aB}$$

F<sub>2</sub>: 1 Ab//Ab жовті  
2 Ab//aB зелені  
1 aB//aB білі

Таким чином, вказане розщеплення пояснюється комплементарною взаємодією двох тісно зчеплених генів.

**120.**

- а) гени V і C зчеплені із статтю;
- б) відстань між цими генами дорівнює 32% або 32 одиниці кросинговеру;
- в) генотипи вихідних батьків: P X<sup>Vc</sup>X<sup>Vc</sup> x X<sup>Vc</sup>Y.

**121.** 28 особин.

**125.** 1) зооспори: ABC; авс – по 36 %; Авс; аBC – по 4,1%; АВс; авС – по 8,1%; АвС; аВс – по 1,8%; 2) залежно від генотипу вегетативної особини гамети тільки одного з 8 типів зооспор.

## РОЗДІЛ 7. МІНЛИВІСТЬ ТА ЇЇ ФОРМИ

### 7.1. Вплив генотипу і середовища на формування фенотипу

2. фенкопія; імовірність є більшою, ніж генетично детермінована (більше 25%).
3. 100%.

### 7.2. Механізми генних та хромосомних мутацій

9. 1) мутація не призвела до заміни амінокислоти внаслідок виродженості генетичного коду; 2) заміна нуклеотида відбулася в інтронній ділянці гена.
10. у людини відсутність меланіну в клітинах шкіри спричинена аутосомно-рецесивною мутацією відповідного гена, у кутикулі аскариди цей ген відсутній.
11. 0, 00025; провести гібридизацію цих форм з нормальними особинами.
12. 25 на одну клітину; цей показник значно вищий за фоновий (7 СХО на клітину), отже, мутагенність факторів середовища є значною.
13. норма: сер – тре – асп – цис – стоп-кодон; перша мутація: сер – лей – сер – ала; друга мутація: сер – асп – цис – стоп-кодон; випадіння одного нуклеотиду призведе до значно більших змін у первинній структурі білка.
14. 1) у нормі ген має таку послідовність нуклеотидів ДНК: ГТТ – ЦАТ – ТТА – АЦТ – ЦЦТ – ГАА – ГАА – ААА – ЦАА – ГТА – ААТ – ТГА – ГГА – ЦТТ – ЦТТ – ТТТ; 2) перший екзон мутантного гена гемоглобіну S – ЦАА; гемоглобіну С – ТТТ.

### 7.3. Статистичний аналіз модифікаційної мінливості

19. Ні, ступінь мінливості сортів за даною ознакою залежить у цих випадках від співвідношення середніх величин. Наприклад, варіанта маси зерна з головного колоса сорта 1 дорівнює 0,12, а сорта 2 – 0,08. Коефіцієнти варіації обох сортів є практично однаковими (25,9% та 26,7%).
20.  $H = D : G$ ;  $x = 21,5$ ;  $D = 27,5 - 21,5 = 6,0$ ;  $G = 22,7 - 21,5 = 1,2$ ;  $H = 0,2$   
 $H = D : G$ ;  $x = 21,5$ ;  $D = 15,5 - 21,5 = - 6,0$ ;  $G = 18,1 - 21,5 = - 3,4$ ;  $H = 0,56$ .
21.  $h^2 = (50 - 12) : 50 = 0,76$ . При точному визначенні  $\sigma_A^2$ ,  $h^2 = 30 : 50 = 0,6$ .

### 7.4. Механізми геномних мутацій. Анеуплоїдія. Поліплоїдія

22. 3383:118 = 35:1, генотип форм – Аааа – дуплекс.
23. 250:45 = 5:1;  $F_2$  : 35:1 (353:11). АААА х аааа; ААаа (дуплекс).
24. ААаа х аааа; 5:1.

25. Червоноплідна - Аааа – симплекс, жовтоплідна – аааа.
26. Генні мутації, як правило, рецесивні, а при розщепленні у поліплоїдів рецесиви складають значно меншу частину, ніж у диплоїдів. В  $F_2$  у диплоїда на їх частку припадає  $\frac{1}{4}$ , у тетраплоїда –  $\frac{1}{36}$ , у гексаплоїда –  $\frac{1}{400}$  за умови, що в генотипі гетерозиготи половина алелів рецесивна. У алотетраплоїдів потомство  $F_1$  внаслідок відсутності нормальної кон'югації хромосом є стерильним, а за фенотипом є константно-проміжним. При схрещуванні з батьківськими видами (диплоїдами або поліплоїдами) вони часто дають стерильних гібридів (повністю або частково). Тому алополіплоїди в природі - ізольовані групи, а в культурі їхній генетичний аналіз практично є нерезультативним.
27. Гамети чоловічі – 1 А:2 а; жіночі – 1 А: 2а :2 Аа : 1 аа;  $F_2$  : 12 червоноквіткових : 6 білоквіткових у співвідношенні 2:1.
28. Розщеплення 3:1 відповідає розщепленню при моногенному успадкуванні, якщо форми диплоїдні. Отже, гени, що контролюють відмінності рослин за висотою, знаходяться не в тій хромосомі, яка тричі повторена у трисоміка. Р: ААА х аа;  $F_1$ : ААа х ААа;  $F_2$ : 17:1. Отже, схрещування з трисоміком дає можливість за розщепленням в  $F_2$  не тільки визначити локалізацію генів у хромосомах, але й кількість генів, за якими відрізняються форми, що схрещуються.
29. Поліплоїдія у тварин зустрічається рідко, тому що більшість їх є двостатевими. Викликаючи зміну співвідношення аутосом і статевих хромосом, поліплоїдія заважає визначенню статі, в результаті чого форми опиняються слабо життєздатними та безплідними. Найчастіше поліплоїдія зустрічається серед гермафродитних організмів, що розмножуються партеногенетично. Триплоїди та тетраплоїди можуть утворюватися як результат поліспермії та соматичного подвоєння кількості хромосом.
34. а)  $2n = 4x = 28$ ; б)  $2n = 6x = 42$ ; в)  $2n = 2x = 14$ .
35.  $6x = 2n = 48$ .
39. АААА - темно-червоне забарвлення квітки, АААа - червоне, ААаа - світло-червоне, Аааа - рожеве та аааа -біле.
40.  $n = 51$ ;  $x = 17$ ;  $6x = 2n = 102$ .

## РОЗДІЛ 8. ГЕНЕТИЧНІ ПРОЦЕСИ У ПОПУЛЯЦІЯХ

### 8.1. Генетична структура ідеальних менделівських популяцій

1.  $2pq = 0,0064$ .
2.  $0,36 AA + 0,48 Aa + 0,16 aa$ 
  3. 1)  $pM = 0,9$ ,  $qm = 0,1$ ; 2)  $pN = 0,6$ ,  $qn = 0,4$ .
4. 156 800.
5.  $p^2 AA = 99,6\%$ .
10.  $p^2 AA = 0,93^2 \times 844 = 730$ ;  $2pq Aa = 2 \times 0,93 \times 0,07 \times 844 = 440$ ;  $q^2 = 0,07^2 \times 844 = 4$ . Отже, популяція знаходиться у рівноважному стані ( $\chi^2 < 5,99$ ).
  
15. Черепахових кішок - 15,4%; чорних котів - 40,5%.
  
18. Відсоткове співвідношення рудих гомозиготних, рудих гетерозиготних і білих лисиць складає відповідно 94,09% (AA), 5,82% (Aa), 0,09% (aa).
  
19. Частоти генотипів NN, Nn і nn в даній популяції після встановлення рівноваги становлять відповідно 0,36, 0,48, 0,16.
  
20.  $pA = 0,7$ ;  $qa = 0,3$ ;  $pC = 0,8$ ;  $qc = 0,2$ .
  
21. Частоти генотипів AA, Aa, aa у даній популяції після встановлення рівноваги відповідно будуть 0,64, 0,32, 0,04.
22. 55 000 хворих на дальтонізм.
23. 36 %.
26. Частоти алелів:  $pM = 0,56$ ;  $qN = 0,44$ ; частоти генотипів:  $p^2 MM = 0,314$  (345 чоловік);  $2pq MN = 0,493$  (542 чоловік);  $q^2 NN = 0,194$  (213 чол.);  $\chi^2 = 2,0 < 3,8$ . Отже, фактичні та теоретично очікувані частоти відрізняються несуттєво.
  
27. Оскільки успадкування дальтонізму зчеплене зі статтю, частота цієї аномалії у чоловіків дорівнює частоті (q) алеля  $X^d$ :  $q X^d = 0,08$ ;  $p X^D = 1 - 0,08 = 0,92$ . У жінок очікувані частоти трьох можливих генотипів:  $p^2 X^D X^D = 0,92^2 = 0,846$ ;  $2pq X^D X^d = 2 \times 0,92 \times 0,08 = 0,147$ ;  $q^2 X^d X^d = 0,08^2 = 0,006$ .
  
28.  $q^h = 0,0001$ ;  $p^H = 1 - 0,0001 = 0,9999$ . Це частоти двох чоловічих генотипів. Частоти трьох жіночих генотипів:  $p^2 X^H X^H = (0,9999)^2 = 0,9998$ ;  $2pq X^H X^h = 0,0002$ ;  $q^2 X^h X^h = (0,0001)^2 = 10^{-8}$ .
29.  $q : q^2 = 1 : q = 1 : 0,08 = 12,5$  разів. У 12,5 разів частіше дальтонізм зустрічається у чоловіків, ніж у жінок.
30.  $I^A I^A + I^A i^o = p^2 + 2pr = (0,268)^2 + 2 \times 0,268 \times 0,680 = 0,436$ ;  
 $I^B I^B + I^B i^o = q^2 + 2qr = 0,074$ ;  $I^A I^B = 2 \times 0,268 \times 0,052 = 0,028$ ;  $i^o i^o = (0,68)^2 = 0,462$ .

## 8.2. Генетична структура реальних популяцій

31.  $p_A = 0,6$ ;  $q_a = 0,4$ ; співвідношення генотипів має бути: 0,36 AA: 0,48 Aa: 0,16 aa. Порівняння структури вихідної популяції з теоретично очікуваним співвідношенням генотипів свідчить про те, що штучно створена популяція не знаходиться у рівновазі. При панміксії на наступний рік співвідношення генотипів у популяції буде точно відповідати очікуваному: 0,36 AA: 0,48 Aa: 0,16 aa. Відбудеться стабілізація рівноважної структури і надалі буде підтримуватися.

32.  $p_A = 0,6$ ;  $q_a = 0,4$ ;  $p^2_{AA} = 0,36$ ;  $2p q_{Aa} = 0,48$ ;  $q^2_{aa} = 0,16$ .

33. Якщо коефіцієнт розмноження є однаковим у самців і самок усіх генотипів, то в наступному поколінні частина популяції, що панмік-

тично розмножується, збереже генетичну структуру та частоту алелів 0,5. Апоміктична половина популяції дасть різну кількість особин AA та aa.

Якщо кросинговер між центромірою та геном не відбувається, то гетерозиготи не утворюються. Тоді структура популяції у наступному поколінні

$$\begin{array}{r} 1 \text{ AA} : 2 \text{ Aa} : 1 \text{ aa} \\ + \\ 2 \text{ AA} : 0 : 2 \text{ aa} \\ \hline 3 \text{ AA} : 2 \text{ Aa} : 3 \text{ aa} \end{array}$$

При цьому частота алелів збережеться:  $p_A = 0,5$ ;  $q_a = 0,5$ , а рівноваги не буде.

34.  $q^t = 1: t + 1/q^0 = q_a = 1: 8 + (1: 0,5) = 0, 1$ ;  $p_A = 1 - 0,1 = 0,9$ . Отже, популяція змінить свою структуру: 0,81 AA: 0,18 Aa: 0,01 aa.

35.  $q^0 = 0,01$ ;  $q^i = 0,001$ ;  $t = 1: q^i - 1: q^0 = 1: 0,001 - 1: 0,01 = 900$  поколінь. Отже, тільки через 900 поколінь вихідна частота алеля зменшиться у 10 разів.

36.  $r = 0,6$ ;  $I^B = 0,1$ ;  $I^A = 0,3$ ;  $I^A I^B = 2 \times 0,3 \times 0,1 = 0,06$ .

37. 1, 5625%.

38. 28, 125%.

39. 1/16; 1/64; 1/256.

40. 90, 625 %.

## ДОДАТКИ

### 1. Етапи розвитку генетики

Роки	Події	Автори
<i>I етап. Гіпотези спадковості. Розвиток класичної генетики.</i>		
1838-1839	Виникнення клітинної теорії	Т. Шванн М. Шлейден
1865	Надрукована праця “Досліди над рослинними гібридами”	Грегор Йоганн Мендель (Mendel, 1822-1884, Австрія)
1868	Висунення теорії пангенезіса, яка намагалася пояснити явище спадковості (в книзі “Изменение животных и растений в домашнем состоянии”)	Чарлз Дарвін (Darwin, 1809-1882, Англія)
1868	Відкриття хімічної будови ДНК	Р. Мішер (США)
1870 1879-1882	Описання мітозу: у рослин у тварин	Е. Страсбургер, В. Флеммінг (США)
1875 1883	Відкриття злиття пронуклеусів при заплідненні: у тварин у рослин	Е. Ван Бенеден, О. Гертвіг, І. М. Горожанкін, Е. Страсбургер
1883-1884	Виникнення ядерної теорії спадковості	В. Ру, О. Гертвіг, Е. Страсбургер
1883	Виникнення терміну “хромосоми”	В. Вальдейер
1884-1887	Відкриття “розщеплення” хромосом	Л. Лейзер, Л. Гін’яр, Е. Ван Бенеден
1885	Встановлення постійності хромосомних наборів	К. Рабль
1887	Описання редукційного поділу мейозу	В. Флеммінг, Е. Ван Бенеден
1900	Перевідкриття законів Г. Менделя	К. Корренс (Німеччина), Е. Чермак (Австрія), Г. де Фриз (Голандія)
1903	Виявлення зв’язку в поведінці хромосом в мейозі і при заплідненні з успадкуванням ознак за законами Менделя	Т. Бовері І. Сеттон (США)
1906	Введений в науку термін “генетика”	В. Бетсон (Англія)
1906	Відкрито явище зчепленого успадкування	В. Бетсон, Р. Пеннет (Англія)
1908	Сформульований закон рівноваги генних концентрацій в панміктичній популяції	Г. Харді (Hardy, Англія), В. Вайнберг (Weinberg, Німеччина)
1908	Вивчення закономірностей успадкування кількісних ознак (полімерія) в дослідженнях забарвлення зерен пшениці	Г. Нильсон-Еле (Швеція, 1873-1949)
1909	Введені поняття “ген”, “генотип”, “фенотип”	В. Йогансен (Данія)
1909	Представлені перші цитологічні докази кросинговеру – утворення хіазм в профазі мейозу	Ф. Янсенс (Данія)
<i>II етап. Створення і затвердження хромосомної теорії спадковості.</i>		
1911-1915	Сформульовані основні положення хромосомної теорії спадковості на основі дослідів з дрозофілою ( <i>Drosophila melanogaster</i> )	Т. Морган (1866-1945) та його співробітники: А. Стертевант, К. Бріджерс, Г. Меллер (США)
1920	Сформульований закон гомологічних рядів в спадковій мінливості	М. І. Вавілов (1887-1943)
1922	Сформульована балансова теорія визначення етапів в досліді з дрозофілою	К. Бріджерс (США)
<i>III етап. Відкриття можливості штучного одержання мутацій (ера індукованого мутагенезу)</i>		
1925	Відкритий вплив радіоактивного випромінення на мутаційний процес у нижчих грибів	Г. О. Надсон, Г. С. Філіпов (СРСР)
1927	–”– у дрозофіли	Г. Меллер (США), Дж. Стадлер (США)
1927	–”– у рослин	
1926	Вивчення генетики панміктичних популяцій	С. С. Четвериков (СРСР)
1927	Сформульована білкова гіпотеза будови гена	М. К. Кольцов (СРСР)
1928	Відкриття трансформації у пневмоконів	Ф. Гриффітс (Англія)
1929-1937	Вивчення будови генів у дрозофіли і відкриття їх складної структури	О. С. Серебровський (1892-1948) та співробітники (СРСР)

1932-1939	Відкриття перших хімічних мутагенів	В.В.Сахаров М.Ю.Лобашев С.М.Гершензон (СРСР)
1938-1965	Розгром генетики в СРСР	
<b><i>IV етап. Вивчення біохімічних процесів, які є основою передачі генетичної інформації</i></b>		
1941	Вивчений генетичний контроль метаболізму у нейроспори за допомогою мутацій. Сформульований постулат “один ген – один фермент” (за синтез кожного фермента в клітині відповідає певний ген).	Дж.Бідл, Е.Тейтем (Татум, США)
1944	Доведено, що носієм спадкової інформації є ДНК (в дослідях з трансформації ознак у пневмококів)	О.Евері та співробітники (США)
1946	Відкрито явище трансдукції. Наевдені вище відкриття ознаменували народження молекулярної генетики	Леденберг, Зиндер (Німеччина)
1946	Відкриття супермутагенів – хімічних сполук, що індукують мутації з частотою до 100%	І.А.Рапопорт (СРСР), Ш.Ауербах, Дж.Робсон (Англія)
1947-1950	Відкриття транспозонів – мігруючих генетичних елементів (МДГ-елементів) в дослідях по забарвленню зерна у кукурудзи	Б.Мак Клінток (США) (Нобелівська премія, 1956)
50-ті роки	Встановлено, що у бактеріях, здатних до коніюгації, спостерігається полярність (диференціація на статеві типи)	Б.Хейс (США)
1952	Доведена роль ДНК у спадковості при вивченні трансдукції бактеріофага T2, який інфікує E. coli	А.Хейші, М.Чейз (США)
1953	На основі фізико-хімічних досліджень (див. правило Чаргаффа) побудована молекулярна модель ДНК	Дж.Уотсон Ф.Крик (США)
<b><i>V етап. Дослідження генів на молекулярному рівні</i></b>		
1958	Сформульована центральна догма молекулярної біології	Ф.Крик (США)
1961-1966	Розшифрований генетичний код – система запису генетичної інформації в ДНК	Ф.Крик, М.Ниренберг, Дж.Маттеї (США), С.Очоа (Японія), Х.Корана (США)
1969	Вперше здійснений хімічний синтез гена (аланінової-РНК дріжджів – 71 п.н.)	Х.Корана (США)
1969	Виділення групи генів лактозного оперона E. coli.	Шапіро, Беквіт (США)
1970	В онкогенних вірусах відкриті ферменти зворотньої транскрипції – ревертази, що каталізують синтез ДНК на матриці РНК in vitro (Нобелівська премія 1975 р.) Відкрита здатність синтезувати гени ферментативним шляхом	Г.Тьомін С.Мізугані Д.Балтимор (США)
1972	Створена перша рекомбінантна ДНК in vitro, яка об'єднала в своєму складі генетичний матеріал трьох джерел: повний геном онкогенного вірусу мави (SV40), частину генома бактеріофага гени галактозного оперона E. coli. Почалася ера генної інженерії	П.Берг та співробітники (станфордський університет, США)
1972	Створена схема регуляції білкового синтеза	Ф.Жакоб, Ж.Моно (Франція)
70-ті роки	Відкриття явища надлишковості ДНК	Група вчених США
1970-1972	Розроблені методи виділення і фрагментації R-плазмід (векторів для переносу генетичної інформації)	С.Коен та співробітники (США)
1977-1978	Вияснено, що ряд генів еукаріот має перервчасту структуру і складається з екзонів (копіюються в і-РНК) та інтронів (копій в і-РНК немає)	Група вчених США
80-ті роки	Визначення порядку чергування нуклеотидів в генах	Група вчених різних країн світу
1997	Початок ери клітинної інженерії. Вперше здійснено генетичне клонування тварини (вівці). Доведено: 1) що диференційовані соматичні клітини дорослого організму ссавців мають тотипотентність – здатність передавати повну генетичну інформацію про розвиток його ознак і властивостей; 2) експериментально підтверджена гіпотеза про диференційну активність генів в процесі розвитку	Ян Вілмут (Единбургський університет, Шотландія)
2000	Розшифрований геном людини (50 тис. структурних генів)	Група вчених США і Англії



### 3. Таблиця генетичного коду

Перша азотиста основа	Друга азотиста основа I-РНК (ДНК)				Третя азотиста основа
	У(А)	Ц(Г)	А(Г)	Г(Ц)	
У(А)	Фен	Сер	Тир	Цис	У(А)
	Фен	Сер	Тир	Цис	Ц(Г)
	Лей	Сер	-	-	А(Г)
	Лей	Сер	-	Три	Г(Ц)
Ц(Г)	Лей	Про	Гіс	Арг	У(А)
	Лей	Про	Гіс	Арг	Ц(Г)
	Лей	Про	Глн	Арг	А(Г)
	Лей	Про	Глн	Арг	Г(Ц)
А(Г)	Іле	Тре	Асн	Сер	У(А)
	Іле	Тре	Асн	Сер	Ц(Г)
	Іле	Тре	Ліз	Арг	А(Г)
	Мет	Тре	Ліз	Арг	Г(Ц)
Г(Ц)	Вал	Ала	Асп	Глі	У(А)
	Вал	Ала	Асп	Глі	Ц(Г)
	Вал	Ала	Глу	Глі	А(Г)
	Вал	Ала	Глу	Глі	Г(Ц)

#### 4. Довідкова таблиця диплоїдної кількості хромосом (2n)

<b>Тварини</b> Аскаріда – <i>Ascaris megalocephala</i>	2,4	Диня – <i>Cucumis melo</i>	24
Бджола – <i>Apis mellifera</i>	16,32	Дуб звичайний – <i>Quercus robur</i>	24
Вепр – <i>Sus scrofa</i>	40	Дурман – <i>Datura stramonium</i> 24	24
Вівця – <i>Ovis aries</i>	54	Жито – <i>Secale cereale</i>	14++(0–8)B
Воша головна – <i>Pediculus capitus</i>	12	Кавун – <i>Citrullus vulgaris</i>	22
Гідра прісноводна – <i>Hydra vulgaris</i>	32	Капуста городня – <i>Brassica oleracea</i>	18
Голуб – <i>Columba livia</i>	80	Картопля – <i>Solanum tuberosum</i>	48
Жаба – <i>Rana sp.</i>	26	Квасоля звичайна – <i>Phaseolus vulgaris</i>	22
Індик – <i>Meleagris gali pavo</i>	82	Конвалія – <i>Convallaria majalis</i>	36,38
Капустяний білан – <i>Pieris brassicae</i>	30	Коноплі посівні – <i>Cannabis sativa</i>	20
Качка, крижень – <i>Anas platyrhynchos</i>	80	Коношина лугова – <i>Trifolium pratense</i>	14
Квакша, жаба деревна – <i>Hyla arborea</i>	24	Коношина повзуча – <i>Trifolium repens</i>	32
Кінь – <i>Equus caballus</i>	66	Куколиця біла – <i>Melandrium album</i>	24
Кішка домашня – <i>Felix catus</i>	38	Кукурудза – <i>Zea mays</i>	20++(1–7)B
Коза домашня – <i>Capra hircus</i>	60	Кульбаба – <i>Taraxacum officinale</i>	24
Комар-пискун – <i>Culex pipiens</i>	6	Латук – <i>Lactuca sativa</i>	18
Коник – <i>Stenobothrus lineatus</i>	18	Ліщина звичайна – <i>Corylus avellana</i>	22
Курка – <i>Gallus domesticus</i>	78	Лілія – <i>Lilium sp.</i>	24
Кріль – <i>Lepus cuniculus</i>	44	Липа серцелиста – <i>Tilia cordata</i>	82
Корова – <i>Bos taurus</i>	60	Лисохвіст луговий – <i>Alopecurus pratensis</i>	28
Лисиця – <i>Vulpes vulpes</i>	38	Люцерна посівна – <i>Medicago sativa</i>	16,32
Людина – <i>Homo sapiens</i>	46	Льон звичайний – <i>Linum usitatissimum</i>	30
Миша домашня – <i>Mus musculus</i>	40	Мак снотворний – <i>Papaver somniferum</i>	22
Мотиль – <i>Chironomus plumosus</i>	6	Малина звичайна – <i>Rubus idaeus</i>	14,24,28
Муха хатня – <i>Musca domestica</i>	12	Модрина – <i>Larix sp.</i>	24
Мушка плодова – <i>Drosophila melanogaster</i>	8	Морква городня – <i>Daucus carota</i>	18
Окунь – <i>Perca fluviatilis</i>	28	Нічна краса – <i>Mirabilis jalapa</i>	58
Осел – <i>Equus asinus</i>	66	Овес – <i>Avena sativa</i>	42
Пацюк сирій – <i>Rattus norvegicus</i>	42	Огірок – <i>Cucumis sativus</i>	14
Плазмодій малярійний – <i>Plasmodium malarie</i>	2	Осіка – <i>Populus tremula</i>	38,57
Планарія – <i>Planaria gonoccephala</i>	16	Переступень – <i>Bryonia alba, B. dioica</i>	20
Равлик садовий – <i>Helix pomatia</i>	24,48	Перець – <i>Capsicum annuum</i>	48
Ропуха – <i>Bufo sp.</i>	22	Персик – <i>Prunus persica</i>	16
Сазан – <i>Syrphius carpio</i>	104	Пирій повзучий – <i>Elytrigia repens</i>	28
Саламандра – <i>Salamandra sp.</i>	24	Просо – <i>Panicum miliaceum</i>	36
Сарана мандрівна – <i>Locusta migratoria</i>	23	Пшениця дика однозернянка – <i>Triticum monococcum</i>	14
Свинка гвінейська – <i>Cavia cobbaya</i>	64	Пшениця тверда – <i>Triticum durum</i>	28
Свиня свійська – <i>Sus scrofa domestica</i>	40	Пшениця м'яка – <i>Triticum aestivum</i>	42
Собака домашній – <i>Canis familiaris</i>	78	Редис – <i>Raphanus sativus var. radicola</i>	18
Тарган – <i>Blatta orientalis</i>	48	Редька – <i>Raphanus sativus var. major</i>	18
Тритон – <i>Triturus vulgaris</i>	24	Рис – <i>Oryza sativa</i>	24
Хом'як золотистий – <i>Mesocricetus auratus</i>	44	Ріпак – <i>Brassica napus var. oleifera</i>	38
Хом'як сирій – <i>Cricetus griseus</i>	22	Свиріпа – <i>Sinapis arvensis</i>	18
Черв'як дощовий – <i>Lumbricus terrestris</i>	36	Скереда – <i>Strepis capillaris</i>	6
Шовкопряд шовковичний – <i>Bombyx mori</i>	28,56	Слива – <i>Prunus domestica</i>	48
Шимпанзе – <i>Anthroporhethicus pan</i>	48	Смородина – <i>Ribes nigrum</i>	16
Ящірка прудка – <i>Lacerta agilis</i>	38	Соняшник – <i>Helianthus annuus</i>	34
<b>Рослини</b> Абрикос – <i>Armeniaca vulgaris</i>	16	Сосна – <i>Pinus sp.</i>	24
Агрус – <i>Ribes grossularia</i>	16	Стоколос – <i>Bromus inermis</i>	28,56
Акація біла – <i>Robinia pseudoacacia</i>	20	Суніці лісові – <i>Fragaria vesca</i>	14
Алича – <i>Prunus divaricata</i>	16	Суніці садові – <i>Fragaria ananassa</i>	56
Арабідопсис – <i>Arabidopsis thaliana</i>	10	Суніці мускусні – <i>Fragaria moschata</i>	42
Береза бородавчаста – <i>Betula verrucosa</i>	28,42	Тимофійка – <i>Phleum pratense</i>	14,42
Боби кінські – <i>Vicia faba</i>	12	Томат – <i>Lycopersicon esculentum</i>	24
Бруква – <i>Brassica napus var. rapifera</i>	38	Тополя чорна – <i>Populus nigra</i>	38,57
Бук – <i>Fagus silvatica</i>	24	Традесканція – <i>Tradescantia virginiana</i>	24
Вербна – <i>Salix sp.</i>	38,76	Тютюн – <i>Nicotiana tubacum</i>	24,48
Вербена – <i>Verbena hybrida</i>	10	Флокс – <i>Phlox sp.</i>	14
Виноград – <i>Vitis vinifera</i>	38,57,76	Хміль – <i>Humulus lupulus</i>	20
Вишня садова – <i>Prunus cerasus</i>	32	Хрін – <i>Armoracia rusticana</i>	28,32
Вільха клейка – <i>Alnus glutinosa</i>	28,56	Цибуля – <i>Allium cepa</i>	16
Гальтонія – <i>Galtonia sp.</i>	16	Цикорій – <i>Cichorium intybus</i>	18
Гаплопантус – <i>Haplopanthus gracilis</i>	4	Черешня – <i>Prunus avium</i>	16
Гарбуз – <i>Cucurbita pepo</i>	24,40,44,48	Шпинат – <i>Spinacia oleracea</i>	12
Горобина звичайна – <i>Sorbus arcturoparia</i>	34,51,68	Шовковиця біла – <i>Morus alba</i>	28
Горіх волоський – <i>Juglans regia</i>	32	Яблуна – <i>Malus silvestris</i>	34
Горох посівний – <i>Pisum sativum</i>	14	Ялина – <i>Picea sp.</i>	24
Горошок запашний – <i>Lathyrus odoratus</i>	14	Ялиця – <i>Abies sp.</i>	24
Грицики – <i>Capsella bursa pastoris</i>	32	Ясен звичайний – <i>Fraxinus excelsior</i>	46
Груша – <i>Pyrus communis</i>	34	Ячмінь – <i>Hordeum vulgare</i>	14

## 5. Характер успадкування деяких ознак у людей, тварин і рослин

Домінант	Рецесив
<b>ЛЮДИНА</b>	
<b>Волосся, шкіра, нігті, зуби</b>	
Темне волосся	Світле волосся
Неруде волосся	Руде волосся
Кучеряве волосся	Пряме волосся
Дуже волосате тіло	Слабковолосате тіло
Раннє облісіння (домінує у чоловіків)	Нормальний термін облісіння
Біле пасмо волосся	Здноколірне волосся
Плямистість (на шкірі і волосі білі плями)	Відсутність плямистості
Нормальна пігментація шкіри, волосся і очей	Альбінізм
Чорна шкіра (2 пари генів, домінування неповне)	Біла шкіра
Іхтіоз (луската шкіра)	Нормальна шкіра
Бульозний епідермоліз (чутливість до незначних саден)	Нормальний стан
Відсутність емалі на зубах	Нормальні зуби
Нормальна шкіра	Відсутність потових залоз
<b>Очі</b>	
Карі	Голубі або сірі
Світло-карі або зелені	Голубі або сірі
Наявність епікантуса	Відсутність епікантуса
Вроджена катаракта	Нормальний стан
Короткозорість	Нормальний стан
Далекозорість	Нормальний стан
Астигматизм	Нормальний зір
Глаукома	Нормальний стан
Аніридія (відсутність райдужної оболонки)	Нормальне око
Вроджене зміщення кришталика	Нормальне око
Нормальне око	Атрофія зорового нерва (ознака, зчеплена зі статтю)
Нормальне око	Мікрофтальм
<b>Риси обличчя</b>	
Обличчя кругле	Видовжене
Вільні вушні мочки	Прирослі вушні мочки
Товсті губи	Тонкі губи
Здатність скручувати язик трубочкою	Нездатність скручувати язик трубочкою
Великі очі	Маленькі очі
Довгі вії	Короткі вії
Широкі ніздрі	Вузькі ніздрі
Високе і вузьке перенісся	Вузьке і широке перенісся
Римський ніс	Прямий ніс
Наявність ластовиння	Відсутність ластовиння
<b>Скелет і м'язи</b>	
Низький зріст (зумовлений багатьма генами)	Високий зріст
Ахондроплазія (карликовість)	Нормальний стан
Ателіоз (карликовість)	Нормальний стан
Полідактилія (більше п'яти пальців на руках або ногах)	Нормальна кількість пальців
Синдактилія (зрощення 2 або більшої кількості пальців)	Нормальні пальці

<p>Брахідактилія (короткопалість) Хрящові екзостози (розростання кісток) Прогресивна м'язова атрофія <b>Системи кровообігу і дихання</b> Спадкова трофедема (хвороба Мілроя) Групи крові <i>A, B і AB</i> Гіпертонія Нормальний стан крові</p> <p>Нормальний стан крові <b>Видільна система</b> Багатокамерні нирки <b>Ендокринна система</b> Нормальний стан <b>Органи травлення</b> Розширення товстої кишки (хвороба Гіршпрунга) <b>Нервова система</b> Здатність відчувати смак фенілтіокарбаміду</p> <p>Нормальний слух Нормальний стан Хорея Гентінгтона Нормальний стан Мігрень (головні болі) Нормальний стан Дрижачий параліч <b>Злоякісні пухлини</b> Нормальний стан Хвороба Реклінгаузена (нейрофіброматоз) Нормальний стан</p>	<p>Нормальні пальці Нормальний стан Нормальний стан</p> <p>Нормальний стан Група крові <i>O</i> Нормальний тиск Гемофілія (ознака, зчеплена зі статтю) Серпоподібно-клітинна анемія</p> <p>Нормальні нирки</p> <p>Цукровий діабет</p> <p>Нормальний стан</p> <p>Нездатність відчувати смак фенілтіокарбаміду Вроджена глухота Спинномозкова атаксія Нормальний стан Амавротична ідіотія Нормальний стан Фенілкетонурія Нормальний стан</p> <p>Пігментна ксеродерма Нормальний стан Іліома сітківки</p>
<b>ТВАРИНИ</b>	
<p><b>Велика рогата худоба</b> Комолість (безрогість) Чорна, чорно-ряба масть</p> <p><b>Кури</b> Короткі ноги Оперені ноги Розоподібний гребінь Горохоподібний гребінь Біле оперення у порід леггорн, корніш, російські білі Забарвлене оперення</p> <p>Чорне оперення порід: австралорпи, мінорки, чорні леггорни, чорні віандоти</p> <p><b>Лисиця</b> «Платинове» хутро Чорна шерсть</p> <p><b>Морська свинка</b> Кошлата шерсть</p> <p><b>Миша</b> Коротка шерсть Сіра шерсть дикого типу Чорна шерсть Королівська шерсть (пряма, густа) Довгі вуха Скручений хвіст</p> <p><b>Норка</b> Коричневе (стандартне) хутро</p> <p><b>Вівці</b> Сіра шерсть</p>	<p>Рогатість Червона масть</p> <p>Нормальні ноги Голі ноги Простий гребінь Простий гребінь Забарвлене оперення Біле оперення порід: плімутроки, віандоти, мінорки, дорксенги Червоне оперення (род-айленд нью-гемпшир)</p> <p>Сріблясте хутро Біла шерсть</p> <p>Гладенька шерсть</p> <p>Довга шерсть Альбінізм, чорна шерсть Коричнева шерсть Гладенька шерсть Короткі вуха Прямий хвіст</p> <p>«Платинове», сіро-голубе хутро</p>

Жовтий жир <b>Свиня</b> Біла щетина Зрослопала нога <b>Шовковичний шовкопряд</b> Жовті кокони <b>Хом'як</b> Золотистий колір шерсті Рожеве забарвлення шерсті	Чорна шерсть Білий жир  Чорна щетина Нормальна нога  Білі кокони  Рожевий, білий колір шерсті Біла шерсть
<b>РОСЛИНИ</b>	
<b>Кавун</b> Темний плід з рисунком <b>Блекота</b> Дворічна форма <b>Горох</b> Високий Нормальні стебла Листки з вусиками Прилистки нормальні Забарвлені квітки Пурпурові квітки  Цвітіння пізне Прямий біб Зелене забарвлення плодів Пурпурові боби Боби сизі Кругле насіння Жовте забарвлення сім'ядоль Насіннева шкірка забарвлена рівно- мірно Рубчик чорний <b>Дурман</b> Пурпурові квітки Колоче насіння Лежача форма куща <b>Запашний горошок</b> Високий Темні пазухи листків Листок з вусиком Пізнє цвітіння Пурпурові квітки Забарвлені квітки Інтенсивне забарвлення квітки Прямий парус Пиляки фертильні Пилкові зерна видовжені Зелені боби Кругле насіння <b>Суниця</b> Червоні ягоди (неповне домінування) <b>Кукурудза</b> Високе стебло Гладеньке зерно Забарвлений ендосперм Фіолетове забарвлення рослин Зелене забарвлення рослин Фертильна волоть Червоний стрижень качана Високий процент білка <b>Левкой</b>	Світлий плід без рисунка  Однорічна  Карликовий Зрості стебла Листки без вусиків Прилистки дуже зменшені Білі квітки Фіолетові, жовтувато-рожеві, роже- во-білі квітки Цвітіння ранне Загнутий біб Жовте забарвлення плодів Зелені боби Смарагдові (не сизі) боби Зморщене насіння Зелене забарвлення сім'ядоль Насіннева шкірка плямиста Рубчик непігментований  Білі квітки Гладеньке насіння Пряма форма куща  Карликовий Світлі пазухи листків Листок без вусика Раннє цвітіння Червоні квітки Білі квітки Ослаблене забарвлення квіткк Парус у вигляді капюшона Пиляки стерильні Пилкові зерна круглі Жовті боби Зморщене насіння  Білі ягоди  Низьке стебло Зморщене зерно (у цукрових сортів) Білий ендосперм Зелене забарвлення Білі рослини (альбіноси) Стерильна волоть (ядерна стериль- ність) Білий стрижень качана Низький вміст білка

Високий	Карликовий
Гіллястий тип	Негіллястий тип
Без залозок на листках	Із залозками на листках:
Синє забарвлення зародка	Жовте забарвлення зародка
Біла насіннева шкірка	Світло-сіре забарвлення насін кевової шкірки
<b>Мак</b>	
Червоні квітки (неповне домінування)	Білі квітки
<b>Овес</b>	
Нормальна висота стебла	Гігантизм
Ранньостиглість	Пізнньостиглість
Розлога волоть	Одногрива волоть
<b>Персик</b>	
Плід опушений	Плід гладенький
М'якуш плоду білий	М'якуш плоду жовтий
Великі квітки (неповне домінування)	Дрібні квітки
Ниркоподібні залозки на листках (неповне домінування)	Без залозок
<b>Первоцвіт китайський</b>	
Короткі маточки	Довгі маточки
Зелена приймочка	Червона приймочка
<b>Пшениця</b>	
Фіолетове забарвлення сходів	Зелене забарвлення сходів
Карликова	Нормальна
Антоціанове забарвлення соломи	Солома без забарвлення
Яра форма	Озима форма
Короткий колос (неповне домінування)	Довгий колос
Чорні ості	Білі ості
Опущений колос	Гладенький колос
Червоне зерно	Біле зерно
Червоне забарвлення колоса	Білий колос
Звичайний колос	Гіллястий колос
Безоста форма (неповне домінування)	Остиста форма
Зерно склоподібне	Зерно борошнисте
<b>Жито</b>	
Фіолетові проростки	Зелені проростки
<b>Соняшник</b>	
Гіллясте стебло	Негіллясте стебло
Високе стебло	Низьке стебло
Висока лужистість	Низька лужистість
Високий вміст олії	Низький вміст олії
Стійкість до ураження вовчком (неповне домінування)	Відсутність стійкості до ураження вовчком
<b>Ротики</b>	
Червоне забарвлення квіток (неповне домінування)	Біле забарвлення квіток
Нормальні квітки	Пілоричні квітки
Високий ріст	Низький ріст
<b>Томати</b>	
Високе стебло	Карликове стебло
Нештамбовий кущ	Штамбовий кущ
Пурпурове забарвлення стебла	Зелене забарвлення стебла
Розсічені листки	Цілі листки