

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ імені І. І. МЕЧНИКОВА
БІОЛОГІЧНИЙ ФАКУЛЬТЕТ

ГЕНЕТИКА

Розв'язання задач на зчеплене успадковування

Методичні рекомендації до самостійної роботи
для здобувачів першого (бакалаврського) рівня вищої освіти спеціальностей
091 «Біологія», 162 «Біотехнології та біоінженерія»,
204 «Садово-паркове господарство»

ОДЕСА
ОНУ
2022

УДК 575(076)
Г34

*Рекомендовано Вченою радою
біологічного факультету ОНУ імені І. І. Мечникова.
Протокол № 7 від 11.05.2022 р*

Рецензенти:

*С. Я. Підгорна, кандидат біологічних наук, доцент, доцент кафедри зоології
Одеського національного університету імені І. І. Мечникова;*

І. Л. Рижко, кандидат біологічних наук, доцент кафедри гідробіології та загальної екології Одеського національного університету імені І. І. Мечникова.

Генетика. Розв'язання задач на зчеплене успадковування : метод.
Г34 рекомендації до самостійної роботи для здобувачів першого (бакалавр.) рівня вищої освіти спец. 091 «Біологія», 162 «Біотехнології та біоінженерія», 204 «Садово-паркове господарство» / С. В. Білоконь, Т. Г. Алексєєва, С. Л. Міресь, О. Л. Січняк ; за ред. О. Л. Січняка. – Одеса : Одес. нац. ун-т ім. І. І. Мечникова, 2022. – 31 с.

Методичні рекомендації розроблені відповідно до вимог навчальної програми з дисципліни «Генетика» за темою «Зчеплене успадковування» для здобувачів першого рівня вищої освіти за спеціальностями 091 «Біологія», 162 «Біотехнології та біоінженерія», 204 «Садово-паркове господарство». Мета видання – допомогти студентам засвоїти алгоритми розв'язання задач на зчеплене успадковування та краще розібратися в матеріалі на реальних прикладах зчепленого успадковування в ряду добре вивчених біологічних об'єктів.

Методичні рекомендації містять перелік теоретичних відомостей по зчепленому успадковуванню, приклади розв'язання різних типів задач та задачі для самостійного розв'язання.

УДК 575(076)

© Білоконь С. В., Алексєєва Т. Г., Міресь С. Л., Січняк О. Л., 2022
© Одеський національний університет імені І. І. Мечникова, 2022

ЗМІСТ

Вступ	4
Зчеплене успадковування. Теоретичні відомості	5
Приклади розв'язання задач	7
Задачі для самостійного розв'язання	25
Перелік літератури	30

ВСТУП

Вміння розв'язувати задачі є невід'ємною частиною успішного опанування студентами класичної генетики. Студенти мають засвоїти термінологію та алгоритми розв'язання задач та набути навичок самостійного їх вирішення та правильного оформлення. Дані вказівки присвячені розділу «Зчеплене успадковування». Відомо, що закони Менделя, як і будь-які інші, мають межі свого застосування. Причинами обмеження їх дії є нерепрезентативна вибірка, диференційна виживаність генотипів, залежність прояву генів від довкілля, взаємодія неалельних генів, успадковування зчеплене зі статтю, позахромосомне успадковування, зчеплене успадковування.

Як показує досвід, тема «Зчеплене успадковування» викликає у студентів певні труднощі, перш за все, через необхідність усвідомлення того, що за тригібридного аналізуючого схрещування фенотип гібриду визначається гаметою аналізованої гетерозиготи і тому можливий спрощений запис з використанням лише генотипу гамет гетерозиготи. По-друге, при розрахунку коінциденції студенти плутаються з розрахунком очікуваної частоти подвійних гетерозигот, не беручи до уваги, що одночасне здійснення двох подій є добутком вірогідності здійснення кожної окремої події, тобто добутком частот одинарних кросинговерів, й забуваючи при цьому, що алгебраїчні дії слід виконувати не з відсотками, а з долями одиниці.

Ще однією проблемою є розвиток у студентів просторового мислення. Розв'язання задачі на зчеплене успадковування є повним лише у випадку складання генетичної карти (схеми розташування алелів аналізованих генів на кожній з гомологічних хромосом). Допомогти студентам опанувати зазначений розділ покликані дані рекомендації.

При підготовці представлених рекомендацій використана інформація (генетичні карти окремих об'єктів) з загальнодоступних джерел.

ЗЧЕПЛЕНЕ УСПАДКОВУВАННЯ

Теоретичні відомості. Зчеплене успадковування є однією з причин відхилень від формул менделівського розщеплення. Суть у тому, що незалежне розходження неалельних генів у різні гамети за мейотичного поділу клітин не завжди можливе і чимало генів успадковується сумісно, тобто зчеплено. Якщо гени містяться в різних хромосомах, то вони розподіляються по гаметах у повній відповідності з розходженням хромосом у мейозі. Однак генів значно більше, ніж хромосом. У людини нараховують більше 30 тис. структурних генів на 23 парах гомологічних хромосом, отже в одній хромосомі можуть знаходитися сотні генів. Цим пояснюється той факт, що чимало генів можуть успадковуватися разом, тобто як один ген.

Гени, що належать одній хромосомі, складають одну групу зчеплення. Кількість груп зчеплення у диплоїда мусить дорівнювати кількості пар хромосом або (що одне і те ж) кількості хромосом гаплоїдного набору. Вказане повністю підтвердилося в дослідях з усіма вивченими у цьому відношенні організмами.

Явище зчеплення ознак (генів) відкрили в 1906 р. В. Бетсон і Р. Пеннет, пізніше цим питанням займався цитолог У. Сеттон. Проте розкриття суті даного явища стало можливим завдяки працям Т. Моргану та його співробітників (А. Стертевант, Г. Меллер, К. Бріджес). Закономірності зчепленого успадкування викладені у створеній цими вченими хромосомній теорії спадковості.

Основні положення хромосомної теорії спадковості та їх тлумачення, необхідні для вирішення задач:

Гени локалізуються в хромосомах. Кожний ген у хромосомі займає певну ділянку – локус.

Гени в одній хромосомі згідно з хромосомною теорією розташовані лінійно (по довжині хромосоми).

Гени, локалізовані в одній хромосомі, зазвичай, успадковуються разом і складають одну групу зчеплення.

Алельні гени локалізовані в певних ділянках гомологічних хромосом, тому групу зчеплення складають дві гомологічні хромосоми.

Отже, на основі принципу гомологічності хромосом, кількість груп зчеплення звичайно відповідає кількості пар хромосом (гаплоїдній кількості хромосом каріотипу). Наприклад, у дрізофіли (*Drosophila melanogaster* Meigen) диплоїдний набір – 8 хромосом і 4 групи зчеплення, у людини (*Homo sapiens* L.) 46 хромосом і 23 групи

зчеплення, у кукурудзи (*Zea mais* L.) – 20 хромосом і 10 груп зчеплення. Таке співвідношення кількості груп зчеплення і гаплоїдного набору хромосом повністю простежується у гомогаметної статі і дещо не збігається у гетерогаметної статі цього ж виду організмів.

При розв'язанні задач щодо визначення кількості груп зчеплення звичайно приймається до уваги диплоїдний набір хромосом, характерний для того чи іншого виду без урахування статі. З метою полегшення розв'язування задач використовують особливий запис генотипу, який дає можливість відокремити зчеплені ознаки від ознак, гени яких знаходяться в різних хромосомах. Наприклад, генотип дигетерозиготи *AaBb* можна записати як *AB//ab* або *Ab//aB*.

З одного боку паралельних ліній, які символізують гомологічні хромосоми, записують комбінації генів, успадковані організмом від матері, а з іншого – від батька. В особини з генотипом *AB//ab* утворюються два типи гамет: некросоверні, тобто такі, що містять батьківські сполучення алелів (*AB*, *ab*) і кросоверні, які внаслідок кросинговеру містять нові, порівняно з батьківськими, комбінації алелів (*Ab*, *aB*). Частота кросинговеру між певними генами прямо пропорційна відстані між ними і вимірюється в умовних одиницях – сантиморганах. Один сантиморган – це відстань між генами, за якої кросинговер відбувається з частотою 1 %. Кількісно частота кросинговеру між даними генами дорівнює відсоткові кросоверних особин, отриманих внаслідок аналізуючого схрещування, або відсоткові кросоверних гамет, які утворює гетерозиготна батьківська особина.

Отже, при повному зчепленні дигетерозиготний організм продукує два типи гамет, а при неповному зчепленні – чотири типи гамет. Наприклад, дигетерозиготний організм з генотипом *ab//AB* (за умов неповного зчеплення) може продукувати чотири типи гамет: *AB*, *ab*, *Ab*, *aB*. Гамети типу *Ab* і *aB* утворилися внаслідок кросинговеру, тобто між хроматидами гомологічних хромосом відбувся обмін певними ділянками, що призвело до рекомбінації генетичного матеріалу і появи відмінного від вихідної форми сполучення генів. Кожна із утворених в результаті кросинговеру хроматид (надалі – самостійні хромосоми) потрапляє в окрему гамету і утворюється чотири їх типи. Проте, співвідношення цих гамет на відміну від вільного комбінування буде нерівним. Частота кросинговеру прямо пропорційна відстані між генами в групі зчеплення: чим далі розташовані один від одного гени, тим частіше спостерігається кросинговер. Отже, чим більша відстань між генами в групі зчеплення, тим вища ймовірність перехресту і утворення

кросоверних гамет і навпаки. Тому кількість некросоверних гамет завжди більше, ніж кросоверних. Тобто частота утворення кросоверних (рекомбінантних) гамет завжди складає менше 50 %. Особини, що розвиваються з кросоверних (рекомбінантних) гамет, називають кросоверами (або рекомбінантами). Виникають рекомбінантні особини з такою самою ймовірністю, як і кросоверні гамети. Особини, що розвиваються з некросоверних гамет, називають некросоверами (нерекомбінантами). Для визначення відстані між генами використовують винятково аналізуюче схрещування, тобто схрещування з гомозиготним за рецесивними ознаками організмом. При такому схрещуванні процент рекомбінантів дорівнює як частоті кросоверних гамет, так і відстані між відповідними генами. Наприклад, від аналізуючого схрещування дигетерозиготи одержано 12 % кросоверів. Це означає, що дигетерозигота утворила 12 % кросоверних гамет і що відстань між генами А і В (а також a і b , A і b , a і B) становить 12 % або 12 сантиморганів.

Для розрахунку відносної відстані між генами, які локалізовані в одній хромосомі, використовують формулу:

$$X = \frac{a + c}{n} \cdot 100\%$$

де X – процент кросоверів від аналізуючого схрещування; $(a+c)$ – кількість кросоверів; n – загальна кількість нащадків. При розв'язуванні задач на зчеплене успадкування слід пам'ятати, що у самця дрозофіли (*Drosophila melanogaster* Meigen), самки шовковичного шовкопряда (*Bombyx mori* L.) кросинговер не відбувається.

Приклади розв'язання задач

Задача 1. На певному генетичному фоні у гороху домінантний алель Wlo детермінує нормальний восковий наліт, а рецесивний алель wlo обумовлює відсутність нальоту на верхній поверхні листочків. Ген Lm в рецесивному стані скорочує довжину міжвузля. Ген Lt у рецесивному стані збільшує ширину боба. Гени розташовані в 6-й хромосомі гороху у зазначеній послідовності. Відстань між генами Wlo і Lm 6 сантиморганів, між генами Lm і Lt – 29 сантиморганів. Скільки рослин і яких фенотипових класів буде серед 1000 нащадків від аналізуючого схрещування тригетерозиготи з нормальним восковим нальотом, нормальною довжиною міжвузля і нормальною шириною боба ($Wlo Lm Lt$ // $wlo lm lt$).

Розв'язання:

Від аналізуючого схрещування тригетерозиготи отримаємо 8 фенотипових класів:

Типи гамет	Генотипи гамет	Пояснення	Кількість рослин та їх фенотип
некросові- рні гамети	<i>Wlo Lm Lt</i>	Загальна частка некросовірів складе 65 % (згідно умов задачі відстань між крайніми генами складає $6+29=35$ %, це сумарна частка кросовірних гамет), а	325, з нормальним восковим нальотом, нормальною довжиною міжвузля і нормальною шириною боба
	<i>wlo lm lt</i>	частка кожного з класів – по 32,5 %.	325, без воскового нальоту, коротким міжвузлям і широким бобом
гамети з подвійним кросинго- вером	<i>Wlo lm Lt</i>	Частота подвійних кросовірів дорівнює добутку вірогідності здійснення кожного з одинарних кросинговерів, переведеному у відсотки, тобто $0,06 \cdot 0,29 \cdot 100 \% = 1,7 \%$. Оскільки кросинговер є симетричним процесом, то кількість кожного типу подвійних кросовірів складе 0,85 % ($1,7/2=0,85$)	8-9 (8,5), з восковим нальотом, коротким міжвузлям і нормальним бобом
	<i>wlo Lm lt</i>		8-9 (8,5), без воскового нальоту, з нормальним міжвузлям і широким бобом
кросовірні гамети за ділянкою <i>Wlo Lm</i>	<i>wlo Lm Lt</i>	Відстань між генами <i>Wlo</i> і <i>Lm</i> 6 сантиморганід з умови задачі, отже сумарна частка кросовірних гамет за даною ділянкою складе $6-0,85=5,15$ %, а частота	25-26 (25,75), без воскового нальоту, з нормальною довжиною міжвузля і нормальною шириною боба
	<i>Wlo lm Lt</i>	кожного типу кросовірних гамет складе по 2,575 % ($5,15/2=2,575$)	25-26 (25,75), з восковим нальотом, коротким міжвузлям і широким бобом
кросовірні гамети за ділянкою <i>Lm Lt</i>	<i>Wlo Lm Lt</i>	Відстань між генами <i>Lm</i> і <i>Lt</i> 29 сантиморганід з умови задачі, отже сумарна частка кросовірних гамет за даною ділянкою складе $29-0,85=28,15$ %, а кількість кожного типу кросовірних гамет складе по 14,5 % ($28,15/2=14,08$ %).	141, з восковим нальотом, нормальним міжвузлям і широким бобом
	<i>wlo lm Lt</i>		141, без воскового нальоту, з коротким міжвузлям і нормальним бобом
Разом			1 000

Задача 2. На певному генетичному фоні у гороху ген *Lm* в рецесивному стані скорочує довжину міжвузля. Ген *Lt* у рецесивному стані

збільшує ширину боба. Алель *Pl* детермінує чорний насіннєвий рубчик, алель *pl* – білий. Гени розташовані в 6-й хромосомі гороху у зазначеній послідовності. Схрестили рослину з чорним насіннєвим рубчиком і широким бобом і нормальною довжиною міжвузля з рослиною з білим насіннєвим рубчиком, нормальною шириною боба, скороченим міжвузлям. В аналізуючому схрещуванні гібридів F_1 отримали наступне розщеплення:

22 рослини з чорним насіннєвим рубчиком, нормальною шириною боба і довжиною міжвузля;

78 рослин з чорним насіннєвим рубчиком, нормальною шириною боба і укороченим міжвузлям;

256 рослин з чорним насіннєвим рубчиком, широким бобом і нормальною довжиною міжвузля;

138 рослин з чорним насіннєвим рубчиком, широким бобом і укороченим міжвузлям;

151 рослина з білим насіннєвим рубчиком, нормальною шириною боба і довжиною міжвузля;

261 рослина з білим насіннєвим рубчиком, нормальною шириною боба і укороченим міжвузлям;

72 рослини з білим насіннєвим рубчиком, широким бобом і нормальною довжиною міжвузля;

19 рослин з білим насіннєвим рубчиком, широким бобом і укороченим міжвузлям.

Всього 997 рослин.

Визначте порядок розташування генів та відстань між ними.

Розв'язання:

I. Аналізуємо характер спільного успадкування пар ознак:

1) забарвлення насіннєвого рубчику – ширина боба (гени *Pl* та *Lt*):

В F_2 спостерігалось розщеплення на 4 фенотипових класи:

чорний насіннєвий рубчик, нормальна ширина боба: $22+78=100$ рослин;

чорний насіннєвий рубчик, широкий біб: $256+138=394$ рослини;

білий насіннєвий рубчик, нормальна ширина боба: $151+261=412$ рослин;

білий насіннєвий рубчик, широкий біб: $72+19=91$ рослина.

Оскільки розщеплення відмінне від 1:1:1:1, ознаки успадковуються зчеплено, тобто гени локалізовані в одній хромосомі, кросоверні класи – *Pl Lt* та *pl lt*, процент кросинговеру між генами *Pl* - *Lt*: $(100 +$

91) : $997 \times 100 \% = 19,2 \%$, гетерозигота за даною ділянкою входить у схрещування у стані відштовхування.

2) ширина боба – довжина міжвузля (гени *Lt* і *Lm*):

нормальна ширина боба і довжина міжвузля: $22+151=173$ рослин;

нормальна ширина боба і укорочене міжвузля: $78+261=339$ рослин;

широкий біб і нормальна довжина міжвузля: $256+72=328$ рослин;

широкий біб і укорочене міжвузля: $138+19=157$ рослин.

Ознаки успадковуються зчеплено, кросоверні класи – *Lt Lm* та *lt lm*, процент кросинговеру між генами *Lt - Lm*: $(173+157) : 997 \times 100 \% = 33,1 \%$, гетерозигота за даною ділянкою входить у схрещування в стані відштовхування.

3) забарвлення насіннєвого рубчику – довжина міжвузля (гени *Pl* і *Lm*):

чорний насіннєвий рубчик, нормальна довжина міжвузля: $22+256=278$ рослин;

чорний насіннєвий рубчик, укорочене міжвузля: $78+138=216$ рослин;

білий насіннєвий рубчик, нормальна довжина міжвузля: $151+72=223$ рослини;

білий насіннєвим рубчик, укорочене міжвузля: $261+19=280$ рослин.

Ознаки успадковуються зчеплено, кросоверні класи – *Pl lm* та *pl Lm*, процент кросинговеру між генами *Pl - Lm*: $(216+223) : 997 \times 100 \% = 44,0 \%$, гетерозигота за даною ділянкою входить у схрещування у стані притягнення.

II. Визначаємо порядок розміщення генів у хромосомі. Найбільшою є відстань між генами *Pl* та *Lm* (44 %). Отже, гени локалізовані в хромосомі в наступному порядку: *Pl Lt Lm*.

Видно, що порушено правило адитивності: $Pl Lm = Pl Lt + Lt Lm = 19,2+33,1 = 52,3 \% \neq 44 \%$. Це порушення пов'язане з тим, що при визначенні процента кросинговеру між генами *Pl* та *Lm* не були враховані подвійні кросовери. Гамети *Pl Lt Lm* та *pl lt lm* були утворені в результаті подвійного кросинговеру. Процент подвійних кросоверів = $(22 + 19) : 997 \times 100 \% = 4,11 \%$. Відстань між генами *Pl* та *Lm* з урахуванням подвійних кросоверів: $44 \% + (2 \times 4,11 \%) = 52,3 \%$. Додавання подвоєної частоти подвійних кросоверів обумовлене тим, що кожний

подвійний кросовер одночасно відбувається в кожній з ділянок одинарних кросоверів.

Тепер треба визначити алельний склад за даними генами кожного з гомологів батьківського типу. Як ми з'ясували, за генами *Pl Lt* та *Lt Lm* гетерозигота входить у схрещування в стадії відштовхування, а за генами *Pl Lm* – у стадії притягнення. Отже, на одному з гомологів розташовані алелі *Pl lt lm*, а на іншому – *pl Lt Lm*; таким чином, хромосомну карту гібрида F_1 можна записати наступним чином:

Pl lt lm // pl Lt Lm

III. При зчепленні генів ми можемо спостерігати явище ДНК-інтерференції – зміну ймовірності проходження одного кросинговеру при проходженні іншого. Ступінь ДНК-інтерференції оцінюється за допомогою коефіцієнта коінциденції *C*. Коефіцієнт коінциденції – це співвідношення теоретичної ймовірності проходження кросинговеру до експериментального:

$$C = \frac{\text{фактична частка подвійних кросоверів}}{\text{теоретично очікувана частка подвійних кросоверів}}$$

Якщо $C < 1$ – то ДНК-інтерференція позитивна, тобто ймовірність проходження одного кросинговеру зменшує ймовірність проходження іншого. Якщо $C > 1$, ми спостерігаємо негативну ДНК-інтерференцію, тобто проходження одного кросинговеру збільшує ймовірність проходження другого кросинговеру у сусідній точці. Якщо $C = 1$, ДНК-інтерференція не спостерігається.

Для розрахунку теоретично очікуваних подвійних кросоверів треба перемножити ймовірність кросинговеру між відповідними парами генів. У даному випадку теоретично очікувана частота подвійних кросоверів = частота кросоверів *Pl Lt* × частоту кросоверів *LtLm* = $(0,192 \times 0,331) \times 100 \% = 6,36 \%$, фактична частка подвійних кросоверів 4,11 %, отже, $C = 4,11/6,36 = 0,65$. Таким чином, $C < 1$, а значить, ми спостерігаємо позитивну ДНК-інтерференцію.

Задача 3. На певному генетичному фоні у гороху домінантний алель *Wlo* детермінує нормальний восковий наліт, а рецесивний алель *wlo* обумовлює відсутність нальоту на верхній поверхні листочків. Ген *Lm* в рецесивному стані скорочує довжину міжвузля. Ген *p* у рецесивному стані приводить до фрагментації пергаментного шару внутріш-

ньої поверхні стулок, домінантний алель *P* приводить до сильного розвитку пергаментного шару. Проведіть генетичний аналіз результатів аналізуючого схрещування тригетерозиготи *wlo lm P // Wlo Lm p*:

Wlo Lm P – 23

Wlo Lm p – 445

Wlo lm P – 27

Wlo lm p – 1

wlo Lm p – 36

wlo lm P – 451

wlo lm p – 18

Всього 1001 рослина.

Розв'язання:

Аналізуємо характер спільного успадкування пар ознак:

1) наявність воскового нальоту – довжина міжвузля (гени *Wlo* і *Lm*):

наявність воскового нальоту, нормальна довжина міжвузля – 468 рослин;

наявність воскового нальоту, укорочене міжвузля – 28 рослин;

відсутність нальоту на верхній поверхні листочків, нормальна довжина міжвузля – 36 рослин;

відсутність нальоту на верхній поверхні листочків, укорочене міжвузля – 469 рослин.

Оскільки розщеплення відмінне від 1:1:1:1, ознаки успадковуються зчеплено, тобто гени локалізовані в одній хромосомі, кросоверні класи – *Wlo lm* і *wlo Lm*, процент кросинговеру між генами *Wlo* - *Lm*: $(28 + 36) : 1001 \times 100 \% = 6,4 \%$, гетерозигота за даною ділянкою входить у схрещування у стані притягнення.

2) довжина міжвузля – тип пергаментного шару внутрішньої поверхні стулок (гени *Lm* і *P*):

нормальна довжина міжвузля, сильний розвиток пергаментного шару – 23 рослин;

нормальна довжина міжвузля, фрагментація пергаментного шару внутрішньої поверхні стулок – 481 рослина;

укорочене міжвузля, сильний розвиток пергаментного шару – 478 рослин;

укорочене міжвузля, фрагментація пергаментного шару внутрішньої поверхні стулок – 19 рослин.

Кросоверні класи – $Lm P$ і $lm p$, процент кросинговеру між генами $Lm - P$: $(23 + 19) : 1001 \times 100 \% = 4,2 \%$, гетерозигота за даною ділянкою входить у схрещування у стані відштовхування.

3) наявність воскового нальоту – тип пергаментного шару внутрішньої поверхні стулок (гени Wlo і P):

наявність воскового нальоту – сильний розвиток пергаментного шару – 50;

наявність воскового нальоту, фрагментація пергаментного шару внутрішньої поверхні стулок – 446;

відсутність нальоту, сильний розвиток пергаментного шару – 451;

відсутність воскового нальоту, фрагментація пергаментного шару внутрішньої поверхні стулок – 54.

Кросоверні класи – $Wlo P$ і $wlo p$, процент кросинговеру між генами $Wlo - P$: $(50 + 54) : 1001 \times 100 \% = 10,4 \%$, гетерозигота за даною ділянкою входить у схрещування в стані відштовхування.

II. Визначаємо порядок розміщення генів у хромосомі. Найбільшою є відстань між генами Wlo і P (10,4 %). Отже, гени локалізовані в хромосомі в наступному порядку: $Wlo Lm P$. Порушено правило адитивності: $6,4 + 4,2 = 10,6 \neq 10,4$. Потрібно врахувати % подвійних кросоверів: $(1 + 0) : 997 \times 100 \% = 0,1 \%$. Відстань між генами Wlo і P з урахуванням подвійних кросоверів: $10,4 \% + (2 \times 0,1 \%) = 10,6 \%$. Додавання подвоєної частоти подвійних кросоверів обумовлене тим, що кожний подвійний кросовер одночасно відбувається в кожній з ділянок одинарних кросоверів.

Тепер треба визначити алельний склад за даними генами кожного з гомологів батьківського типу. Як ми з'ясували, за генами $Lm P$ та $Wlo P$ гетерозигота входить у схрещування у стадії відштовхування, а за генами $Wlo Lm$ – у стадії притягнення. Отже, на одному з гомологів розташовані алелі $Wlo lm p$, а на іншому – $wlo Lm P$; таким чином, хромосомну карту гібрида F_1 можна записати наступним чином:

$Wlo lm p // wlo Lm P$

Задача 4. На певному генетичному фоні у гороху домінантний алель Wlo детермінує нормальний восковий наліт, а рецесивний алель wlo обумовлює відсутність нальоту на верхній поверхні листочків. Ген Lm в рецесивному стані скорочує довжину міжвузля. Ген R обумовлює гладеньку форму насіння, а рецесивний алель r – зморшкувате насіння.

Проведіть генетичний аналіз результатів аналізуючого схрещування тригетерозиготи *Wlo wlo Lm lm R r*:

Wlo Lm R – 73

Wlo Lm r – 23

Wlo lm R – 4

Wlo lm r – 1

wlo Lm R – 7

wlo Lm r – 2

wlo lm R – 75

wlo lm r – 26

Розв'язання:

I. Аналізуємо характер спільного успадкування пар ознак:

1) наявність воскового нальоту – довжина міжвузля (гени *Wlo* і *Lm*):

наявність воскового нальоту, нормальна довжина міжвузля – 96 рослин;

наявність воскового нальоту, укорочене міжвузля – 5 рослин;

відсутність воскового нальоту, нормальна довжина міжвузля – 9 рослин;

відсутність воскового нальоту, укорочене міжвузля – 101 рослина.

Оскільки розщеплення відмінне від 1:1:1:1, ознаки успадковуються зчеплено, тобто гени локалізовані в одній хромосомі, кросоверні класи – *Wlo lm* і *wlo Lm* процент кросинговеру між генами *Wlo* - *Lm*: $(5+9) : 211 \times 100 \% = 6,6 \%$, гетерозигота за даною ділянкою входить у схрещування у стані притягнення.

2) довжина міжвузля – форма насіння (гени *Lm* і *R*):

нормальна довжина міжвузля, гладеньке насіння (*Lm R*) – 80 рослин;

нормальна довжина міжвузля, зморшкувате насіння (*Lm r*) – 25 рослин;

укорочене міжвузля гладеньке насіння (*lm R*) – 79 рослини;

укорочене міжвузля зморшкувате насіння (*lm r*) – 27 рослин.

3) наявність воскового нальоту – форма насіння (гени *Wlo* і *R*):

наявність воскового нальоту, гладеньке насіння (*Wlo R*) – 77 рослин;

наявність воскового нальоту, зморшкувате насіння (*Wlo r*) – 24 рослини;

відсутність нальоту на верхній поверхні листочків, гладеньке насіння (*wlo R*) – 82 рослини;

відсутність нальоту на верхній поверхні листочків, зморшкувате насіння (*wlo r*) – 28 рослин.

Оскільки в обох випадках аналіз нащадків за генами *Lm* і *R* та *Wlo* і *R* дає однаковий розподіл за алелями гену *R* – 3 : 1 на фоні і домінантних і рецесивних алелів генів *Wlo* та *Lm*, можна припустити, що ген *R* незчеплений з генами *Wlo* та *Lm* і має місце звичайне дигібридне схрещування, адже і за ознаками «нормальне – вкорочене міжвузля» та «наявність – відсутність воскового нальоту» також спостерігається розщеплення у відношенні 3 : 1, характерне для незалежного успадковування при повному домінуванні.

Задача 5. У пшениці домінантні гени обумовлюють антоціанове забарвлення листкової піхви (*Pls*), листкової пластинки (*Plb*) і стебла (*Pc*), алельні їм гени рецесивні. Проведіть генетичний аналіз результатів аналізуючого схрещування тригетерозиготи *Pls pls Plb plb Pc pc*:

Pls Plb Pc – 228

Pls plb Pc – 0

Pls Plb pc – 11

Pls pl bpc – 6

pls Plb Pc – 8

pls plb Pc – 13

pls Plb pc – 1

pls plb pc – 234

Розв'язання:

I. Аналізуємо характер спільного успадкування пар ознак:

1) забарвлення листкової піхви та листкової пластинки (гени *Pls* і *Plb*):

В F_a спостерігалось розщеплення на 4 фенотипові класи:

антоціанове забарвлення листкової піхви, листкової пластинки – 239 рослин;

антоціанове забарвлення листкової піхви, зелена листкова пластинка – 6 рослин;

зелене забарвлення листкової піхви, антоціанове забарвлення листкової пластинки – 9 рослин;

зелене забарвлення листкової піхви, листкової пластинки – 240 рослин.

Оскільки розщеплення відмінне від 1:1:1:1, ознаки успадковуються зчеплено, тобто гени локалізовані в одній хромосомі, кросоверні класи – *pls Plb* та *Pls pl*, процент кросинговеру між генами *Pls* - *Plb*: $(6+9) : 501 \times 100 \% = 3,0 \%$, гетерозигота за даною ділянкою входить у схрещування у стані притягнення.

2) антоціанове забарвлення листкової пластинки і стебла (гени *Plb* і *Pc*):

антоціанове забарвлення листкової пластинки і стебла – 236 рослин;

антоціанове забарвлення листкової пластинки і зелене стебло – 12 рослин;

зелена листкова пластинка, антоціанове стебло – 13 рослин;

зелена листкова пластинка, зелене стебло – 240 рослин.

Оскільки розщеплення відмінне від 1:1:1:1, ознаки успадковуються зчеплено, тобто гени локалізовані в одній хромосомі, кросоверні класи – *Plb pc* та *plb Pc* процент кросинговеру між генами *Plb* і *Pc*: $(12+13) : 501 \times 100 \% = 5,0 \%$, гетерозигота за даною ділянкою входить у схрещування у стані притягнення.

3) забарвлення листкової піхви і стебла (гени *Pls* і *Pc*):

антоціанове забарвлення листкової піхви, стебла – 228 рослин;

антоціанове забарвлення листкової піхви, зелене стебло – 17 рослин

зелене забарвлення листкової піхви, антоціанове стебло – 21 рослина;

зелене забарвлення листкової піхви, стебла – 235 рослин

Оскільки розщеплення відмінне від 1:1:1:1, ознаки успадковуються зчеплено, тобто гени локалізовані в одній хромосомі, кросоверні класи – *pls Pc* і *Pls pc* процент кросинговеру між генами *Pls* і *Pc*: $(17+21) : 501 \times 100 \% = 7,6 \%$, гетерозигота за даною ділянкою входить у схрещування у стані притягнення.

II. Визначаємо порядок розміщення генів у хромосомі. Найбільшою є відстань між генами *Pls* і *Pc* (7,6 %). Отже, гени локалізовані в хромосомі в наступному порядку: *Pls Plb Pc*

Порушено правило адитивності $3+5 = 8 \neq 7,6$. Потрібно врахувати частку подвійних кросоверів: $(1+0) : 501 \times 100 \% = 0,2 \%$. Таким чином, відстань між генами *Pls* і *Pc* з урахуванням подвійних кросоверів складає: $7,6 \% + (2 \times 0,2\%) = 8 \%$.

Тепер треба визначити алельний склад за даними генами кожного з гомологів батьківського типу. Як ми з'ясували, за усіма генами гетерозигота входить у схрещування у стані притягнення. Отже, на одному з гомологів розташовані алелі *Pls Plb Pc*, а на іншому – *pls plb pc*; таким чином, хромосомну карту аналізованої тригетерозиготи можна записати наступним чином:

Pls Plb Pc // pls plb pc

Задача 6. У жита на 7-й хромосомі розташовані гени *ct2* (рецесивний ген карликовості), *Ddw1* (домінантний ген короткостебловості), *Hr* (домінантний ген опушення стебла під колосом. Алельні їм гени зумовлюють нормальний ріст рослин (домінантний), нормальну довжину стебла, відсутність опушення під колосом, відсутність антоціанового забарвлення основи листка; останні два гени рецесивні. Гени розташовані у вказаному порядку на відстані: *ct2* ← 35,0 сантиморганід → *Ddw1* ← 4,2 сантиморганід → *Hr*. Коефіцієнт коінциденції складає 0,5. Яке очікуване співвідношення фенотипів (у %) серед нащадків аналізуючого схрещування тригетерозиготи *ct2 Ddw1 Hr // Ct2 ddw1 hr*?

Розв'язання:

Один кросинговер може пригнічувати одночасне здійснення інших кросинговерів у прилеглих ділянках хромосоми (явище інтерференції). Силу інтерференції оцінюють за коефіцієнтом коінциденції, який визначають так:

$$C = \frac{\text{фактична частка подвійних кросоверів}}{\text{теоретично очікувана частка подвійних кросоверів}}$$

Теоретично ймовірність подвійного кросинговеру дорівнює добутковій ймовірностей поодиноких перехрестів. Між генами *Ct2* і *Hr* вона становить $0,35 \times 0,042 = 0,0147$ (1,47 %). Фактична частота подвійного кросинговеру з врахуванням інтерференції у даному випадку: $0,5 \times 0,0147 = 0,00735$ (0,74 %). Знаючи генотип гетерозиготи, відсоток рекомбінації між кожною парою генів і частоту подвійних перехрестів можна знайти співвідношення фенотипів у потомстві аналізуючого схрещування:

1) *ct2 Ddw1 Hr* і *Ct2 ddw1 hr* – основні (нерекомбінантні) класи, які становлять 60,8 % всього потомства (по 30,4 % на кожен клас), інших 39,2 % припадає на 6 рекомбінантних класів;

2) *ct2 ddw1 Hp* і *Ct2 Ddw1 hp* – подвійні рекомбінанти, які становлять 0,74 % (по 0,37 % на кожен фенотиповий клас);

3) *ct2 ddw1 Hp* і *Ct2 Ddw1 hp* – рекомбінантні класи, які виникають унаслідок перехресту між генами *Ct2* і *Ddw1*. Кожен з них з'являється у потомстві аналізуючого схрещування з частотою $(35,0 - 0,37) : 2 = 17,32 \%$;

4) рекомбінантні класи *ct2 Ddw1 hp* і *Ct2 ddw1 Hp* – результат перехресту між генами *Ddw1* і *Hp* на кожен із них припадає $(4,2 - 0,37) : 2 = 1,9 \%$.

Задача 7. У кроликів забарвлення тіла контролюється локусом з серією множинних алелів, зокрема, алель *C* домінує над усіма іншими алелями і обумовлює суцільне забарвлення тіла, алель *c^h* обумовлює так зване гімалайське забарвлення. Забарвлення жиру у кроликів контролюється домінантним (*Y* – білий жир) і рецесивним (*y* – жовтий жир) алелями. Ген *B* обумовлює чорне забарвлення хутра, його рецесивний алель *b* – коричневе забарвлення хутра. Касл провів генетичний аналіз тригетерозигот за вищевказаними ознаками. В результаті він отримав 908 кроликів, які розподілилися за вісьмома фенотиповими класами:

гімалайське забарвлення, чорна пігментація хутра, білий жир – 276;
гімалайське забарвлення, чорна пігментація хутра, жовтий жир – 7;
гімалайське забарвлення, коричнева пігментація хутра, білий жир – 125;

гімалайське забарвлення, коричнева пігментація хутра, жовтий жир – 46;

суцільне забарвлення, чорна пігментація хутра, білий жир – 55;
суцільне забарвлення, чорна пігментація хутра, жовтий жир – 108;
суцільне забарвлення, коричнева пігментація хутра, білий жир – 16;
суцільне забарвлення, коричнева пігментація хутра, жовтий жир – 275.

Складіть карти хромосом досліджуваних тригетерозигот.

I. Аналізуємо характер спільного успадкування пар ознак:

1) забарвлення тіла – пігментація хутра (гени *C* і *B*):

суцільне забарвлення, чорна пігментація хутра – 163;

суцільне забарвлення, коричнева пігментація хутра – 291;

гімалайське забарвлення, чорна пігментація хутра – 283;

гімалайське забарвлення, коричнева пігментація хутра – 171.

Оскільки розщеплення відмінне від 1:1:1:1, ознаки успадковуються зчеплено, тобто гени локалізовані в одній хромосомі, кросоверні класи – $c^h b$ і $C B$ процент кросинговеру між генами C і B : $(171+163) : 908 \times 100 \% = 36,8 \%$, гетерозигота входить у схрещування у стані відштовхування.

- 2) пігментація хутра – забарвлення жиру (гени B і Y):
чорна пігментація хутра, білий жир – 331;
чорна пігментація хутра, жовтий жир – 115;
коричнева пігментація хутра, білий жир – 141;
коричнева пігментація хутра, жовтий жир – 321.

Оскільки розщеплення відмінне від 1:1:1:1, ознаки успадковуються зчеплено, тобто гени локалізовані в одній хромосомі, кросоверні класи – $B y$ і $b Y$, процент кросинговеру між генами B і Y : $(115+141) : 908 \times 100 \% = 28,2 \%$, гетерозигота входить у схрещування у стані притягнення.

- 3) забарвлення тіла, забарвлення жиру (гени C і Y):
суцільне забарвлення, білий жир – 71;
суцільне забарвлення, жовтий жир – 383;
гімалайське забарвлення, білий жир – 401;
гімалайське забарвлення, жовтий жир – 53.

Оскільки розщеплення відмінне від 1:1:1:1, ознаки успадковуються зчеплено, тобто гени локалізовані в одній хромосомі, кросоверні класи – $C Y$ і $c^h y$, процент кросинговеру між генами C і Y : $(71+53) : 908 \times 100 \% = 13,7 \%$, гетерозигота входить у схрещування в стані відштовхування.

II. Визначаємо порядок розміщення генів у хромосомі. Найбільшою є відстань між генами C і B : (36,8 %). Отже, гени локалізовані в хромосомі в наступному порядку: CYB . Порушено правило адитивності: $13,7+28,2=41,9 \neq 36,8$. Потрібно врахувати частку подвійних кросоверів, вона складе $(7+16) : 908 \times 100\% = 2,53 \%$. Відстань між генами C і B з урахуванням подвійних кросоверів: $36,8 + (2 \times 2,53 \%) = 41,9 \%$.

Тепер треба визначити алельний склад за даними генами кожного з гомологів батьківського типу. Як ми з'ясували, за генами C і B та C і Y гетерозигота входить у схрещування у стані відштовхування, а за генами B і Y – у стані притягнення. Отже, на одному з гомологів розташовані алелі $Cy b$, а на іншому – $c Y B$; таким чином, хромосомну карту аналізованої тригетерозиготи можна записати наступним чином:

$Cy b // c Y B$

Задача 8. Гени l_8 (жовті паростки), g_1 (золотисте забарвлення рослин після цвітіння), R (забарвлені алейрон і рослина) розташовані на 10 хромосомі кукурудзи. Їх алельні варіанти обумовлюють, відповідно, зелені паростки, зелене забарвлення рослин після цвітіння, незабарвлені алейрон і рослина. Проведіть генетичний аналіз тригетерозиготи за зазначеними генами, якщо за аналізуючого схрещування отримали:

10 рослин з зеленим забарвленням паростків і рослин після цвітіння, забарвленими алейроном і рослиною;

27 рослин з зеленим забарвленням паростків, золотистим забарвленням рослин після цвітіння і забарвленими алейроном і рослиною;

1 рослина з зеленим забарвленням паростку і рослини після цвітіння, незабарвленими алейроном і рослиною;

143 рослини з зеленим забарвленням паростків, золотистим забарвленням рослин після цвітіння і незабарвленими алейроном і рослинами;

138 рослин з жовтим забарвленням паростків, зеленим забарвленням рослин після цвітіння і забарвленими алейроном і рослиною;

2 рослини з жовтим забарвленням паростків, золотистим забарвленням рослин після цвітіння і забарвленими алейроном і рослиною;

23 рослини з жовтим забарвленням паростків, зеленим забарвленням рослин після цвітіння і незабарвленими алейроном і рослиною;

8 рослин з жовтим забарвленням паростків, золотистим забарвленням рослин після цвітіння і незабарвленими алейроном і рослиною.

Розв'язання:

I. Аналізуємо характер спільного успадкування пар ознак:

1) забарвленням паростків і рослин після цвітіння (гени L_8 і G_1):

зелене забарвлення паростків і рослин після цвітіння – 11;

зелене забарвленням паростків, золотисте забарвлення рослин після цвітіння – 170;

жовте забарвленням паростків, зелене забарвлення рослин після цвітіння – 161;

жовте забарвлення паростків, золотисте забарвлення рослин після цвітіння – 10.

Оскільки розщеплення відмінне від 1:1:1:1, ознаки успадковуються зчеплено, тобто гени локалізовані в одній хромосомі, кросоверні класи – $L_8 G_1$ і $l_8 g_1$ процент кросинговеру між генами L_8 і G_1 : $(11+10) : 352 \times 100 \% = 6,25 \%$, гетерозигота входить у схрещування у стані відштовхування.

2) забарвлення рослин після цвітіння, забарвлені алейрон і рослина (гени G_1 і R):

зелене забарвлення рослин після цвітіння, забарвлені алейрон і рослина – 148;

зелене забарвлення рослини після цвітіння, незабарвлені алейрон і рослина – 24;

золотисте забарвленням рослин після цвітіння і забарвлені алейрон і рослина – 29;

золотисте забарвленням рослин після цвітіння і незабарвлені алейрон і рослина – 151.

Оскільки розщеплення відмінне від 1:1:1:1, ознаки успадковуються зчеплено, тобто гени локалізовані в одній хромосомі, кросоверні класи – $g_1 R$ і $G_1 r$, процент кросинговеру між генами G_1 і R : $(24+29) : 352 \times 100 \% = 15,1 \%$, гетерозигота входить у схрещування в стані притягнення.

3) забарвлення паростків та алейрону і рослини (гени L_8 і R):

зелене забарвлення паростків, забарвлені алейрон і рослина – 37;

зелене забарвлення паростків, незабарвлені алейрон і рослина – 144;

золотисте забарвлення паростків і забарвлені алейрон і рослина – 140;

золотисте забарвлення паростків і незабарвлені алейрон і рослина – 31.

Оскільки розщеплення відмінне від 1:1:1:1, ознаки успадковуються зчеплено, тобто гени локалізовані в одній хромосомі, кросоверні класи – $L_8 R$ і $l_8 r$ процент кросинговеру між генами L_8 і R : $(37+31) : 352 \times 100 \% = 19,3 \%$, гетерозигота входить у схрещування в стані відштовхування.

II. Визначаємо порядок розміщення генів у хромосомі. Найбільшою є відстань між генами L_8 і R : (19,3 %). Отже, гени локалізовані в хромосомі в наступному порядку: $L_8 G_1 R$. Порушено правило адитивності: $6,3 + 15,1 = 21,4 \neq 19,3$. Потрібно врахувати частку подвійних кросоверів, яка складає $(1+2) : 352 \times 100 \% = 0,85 \%$. Отже, відстань між генами L_8 і R з урахуванням подвійних кросоверів: $19,3 + (2 \times 0,85 \%) = 21 \%$.

Тепер треба визначити алельний склад за даними генами кожного з гомологів батьківського типу. Як ми з'ясували, за генами L_8 і G_1 та L_8 і R гетерозигота входить у схрещування у стані відштовхування, а за

генами G_1 і R – у стані притягнення. Отже, на одному з гомологів розташовані алелі $l_8 G_1 R$, а на іншому – $L_8 g_1 r$; таким чином, хромосомну карту аналізованої тригетерозиготи можна записати наступним чином:
 $l_8 G_1 R // L_8 g_1 r$

Задача 9. Гени *yellow* (y) жовте тіло, *cut* (ct) обрізаний край крила, *vermilion* (v) кіноварний колір очей розташовані на X хромосомі дрозофіли. Їх алельні варіанти обумовлюють, відповідно, сіре тіло, нормальні крила і темно-червоні очі. Проведіть генетичний аналіз тригетерозиготи за зазначеними генами, якщо за аналізуючого схрещування отримали:

97 мух з сірим тілом, нормальними крилами, темно-червоними очами;

19 мух з сірим тілом, нормальними крилами, кіноварними очами;

2 мухи з сірим тілом, обрізаним краєм крила, темно-червоними очами;

28 мух з сірим тілом, обрізаним краєм крила, кіноварними очами;

32 мухи з жовтим тілом, нормальними крилами, темно-червоними очами;

3 мухи з жовтим тілом, нормальними крилами, кіноварними очами;

23 мухи з жовтим тілом, обрізаним краєм крила, темно-червоними очами;

95 мух з жовтим тілом, обрізаним краєм крила кіноварними очами.

Розв'язання:

I. Аналізуємо характер спільного успадкування пар ознак:

1) колір тіла – форма краю крила:

сіре тіло, нормальні крила $[y^+ ct^+]$ – 116;

сіре тіло, обрізаний край крила $[y^+ ct]$ – 30;

жовте тіло, нормальні крила $[y ct^+]$ – 35;

жовте тіло, обрізаний край крила $[y ct]$ – 118.

Оскільки розщеплення відмінне від 1:1:1:1, ознаки успадковуються зчеплено, тобто гени локалізовані в одній хромосомі, кросоверні класи – $y^+ ct$ і $y ct^+$, процент кросинговеру між генами y і ct : $(30+35) : 299 \times 100 \% = 21,7 \%$, гетерозигота входить у схрещування у стадії притягнення.

2) форма краю крила – колір очей:

нормальні крила, темно-червоні очі $[ct^+ v^+]$ – 129;

нормальні крила, кіноварні очі [$ct^+ v$] – 22;
 обрізаний край крила темно-червоні очі [$ct v^+$] – 25;
 обрізаний край крила, кіноварні очі [$ct v$] – 123.

Оскільки розщеплення відмінне від 1:1:1:1, ознаки успадковуються зчеплено, тобто гени локалізовані в одній хромосомі, кросоверні класи – $ct^+ v$ і $ct v^+$, процент кросинговеру між генами ct і v : $(22+25) : 299 \times 100 \% = 15,7 \%$, гетерозигота входить в схрещування у стадії притягнення.

3) колір тіла – колір очей:
 сіре тіло, темно-червоні очі [$y^+ v^+$] – 99;
 сіре тіло, кіноварні очі [$y^+ v$] – 47;
 жовте тіло, темно-червоні очі [$y v^+$] – 55;
 жовте тіло, кіноварні очі [$y v$] – 98.

Оскільки розщеплення відмінне від 1:1:1:1, ознаки успадковуються зчеплено, тобто гени локалізовані в одній хромосомі, кросоверні класи – $y^+ v$ та $y v^+$ і процент кросинговеру між генами y та v : $(47+55) : 299 \times 100 \% = 34,1 \%$, гетерозигота входить в схрещування у стадії притягнення.

II. Визначаємо порядок розміщення генів у хромосомі. Найбільшою є відстань між генами y і v – 34,1 %. Отже, гени локалізовані в хромосомі в наступному порядку:

$y \xrightarrow{21,7} ct \xrightarrow{15,7} v$

Порушено правило адитивності ($21,7 + 15,7 = 37,4 \neq 34,1$), оскільки не врахована частка подвійних кросоверів. Процент подвійних кросоверів складає: $(2+3) : 299 \times 100 \% = 1,67 \%$, отже, відстань між генами y і v з урахуванням подвійних кросоверів: $34,1 + (2 \times 1,67 \%) = 37,4 \%$.

Тепер треба визначити алельний склад за даними генами кожного з гомологів батьківського типу. Як ми з'ясували, за усіма генами гетерозигота входить у схрещування у стані притягнення. Отже, на одному з гомологів розташовані алелі $y^+ ct^+ v^+$, а на іншому – $y ct v$; таким чином, хромосомну карту аналізованої тригетерозиготи можна записати так: $y^+ ct^+ v^+ // y ct v$.

Задача 10. У кукурудзи гени, що визначають білуваті листки (al) та посилене антоціанове забарвлення (B) розташовані на II хромосомі на відстані 45 сантиморганід, а гени, що визначають коричневу сере-

дню жилку листка (bm_1) і червоний алейроновий шар (pr) – на V хромосомі на відстані 25 сантиморганід. Рослину, гомозиготну за доміантними алелями усіх зазначених генів, схрестили з рослиною, гомозиготною за рецесивними алелями цих генів. Визначте генотип рослин F_1 та співвідношення продукуваних ними гамет. Який відсоток константних рослин можна очікувати в F_2 ?

Розв'язання:

Внаслідок схрещування рослини, гомозиготної за доміантними алелями усіх зазначених генів з рослиною, гомозиготною за рецесивними алелями цих генів утвориться тригетерозигота з наступним фенотипом: зелені листки, посилене антоціанове забарвлення, зелена жилка листка, незабарвлений алейроновий шар; їхній генотип: $AlalBbVbm_1Prpr$.

Для того, щоб розрахувати співвідношення продукуваних рослинами F_1 гамет треба керуватися наступним. Гени al і B зчеплені, гени bm_1 і pr також зчеплені, тому гамети за цими генами будуть утворюватися згідно з правилом зчепленого успадковування.

Некросоверні хромосоми II несуть гени $Al B$ і $al b$, кросоверні хромосоми II несуть гени $Al b$ і $Al b$. Оскільки відстань між зазначеними генами 45 сантиморганід, то частка некросоверних хромосом II складе 55 %, по 27,5 % кожного типу (частота для подальших розрахунків 0,275). Відповідно, частка кросоверних хромосом II складе 45 %, по 22,5 % кожного типу (або 0,225).

Некросоверні хромосоми V несуть гени $Vm_1 Pr$ і $bm_1 pr$, кросоверні хромосоми V несуть гени $Vm_1 pr$ і $bm_1 Pr$. Оскільки відстань між зазначеними генами 25 сантиморганід, то частка некросоверних хромосом V складе 75 %, по 37,5 % кожного типу (частота для подальших розрахунків 0,375). Відповідно, частка кросоверних хромосом II складе 25 %, по 12,5 % кожного типу (або 0,125).

Кросоверні і некросоверні хромосоми II і V будуть комбінуватися в гаметах згідно з третім законом Менделя про незалежне успадковування. Складаємо робочу таблицю для розрахунків.

$Al B$ 0,275			
$Vm_1 Pr$ 0,375	$Vm_1 pr$ 0,125	$bm_1 Pr$ 0,125	$bm_1 pr$ 0,375
Частота гамет			
$Al B Vm_1 Pr \sim 0,103$	$Al B Vm_1 pr \sim 0,034$	$Al B bm_1 Pr \sim 0,034$	$Al B bm_1 pr \sim 0,103$
$Al b$ 0,225			
$Vm_1 Pr$ 0,375	$Vm_1 pr$ 0,125	$bm_1 Pr$ 0,125	$bm_1 pr$ 0,375
Частота гамет			
$Al b Vm_1 Pr \sim 0,084$	$Al b Vm_1 pr \sim 0,016$	$Al b bm_1 Pr \sim 0,016$	$Al b bm_1 pr \sim 0,084$

<i>al B</i> 0,225			
<i>Bm₁ Pr</i> 0,375	<i>Bm₁ pr</i> 0,125	<i>bm₁ Pr</i> 0,125	<i>bm₁ pr</i> 0,375
Частота гамет			
<i>al B Bm₁ Pr</i> ~0,084	<i>al B Bm₁ pr</i> ~0,016	<i>al B bm₁ Pr</i> ~0,016	<i>al B bm₁ pr</i> ~0,084
<i>al b</i> 0,275			
<i>Bm₁ Pr</i> 0,375	<i>Bm₁ pr</i> 0,125	<i>bm₁ Pr</i> 0,125	<i>bm₁ pr</i> 0,375
Частота гамет			
<i>al b Bm₁ Pr</i> ~0,103	<i>al b Bm₁ pr</i> ~0,034	<i>al b bm₁ Pr</i> ~0,034	<i>al b bm₁ pr</i> ~0,103

I, нарешті, відповідь на останнє питання: Який відсоток константних рослин можна очікувати в F₂? Неважко побачити, що константними можуть бути лише гомозиготи за всіма трьома домінантними або рецесивними генами. Такі рослини можуть утворитися внаслідок:

злиття гамет *AlBBm₁Pr* між собою, частота утворення генотипів *AlAlBBBm₁Bm₁PrPr* дорівнює добутку частоти утворення гамет – 0,103 × 0,103 = ~0,011, або 1,06 %;

злиття гамет *al b bm₁ pr* між собою, частота утворення генотипів *alalbbbm₁bm₁prpr* дорівнює добутку частоти утворення гамет – 0,103 × 0,103 = ~0,011, або 1,06 %.

Задачі для самостійного розв'язання

Задача 1. Самиця дрозофіли з лінії *black* (мухи з чорним тілом, ген *b*) схрещена з самцем з лінії *cinnabar* (мухи з ярко-червоними очами, ген *cn*). Який розподіл за фенотипами можна очікувати в F₂, а також в F_{ан} гібридів F₁, якщо відстань між генами складає 9 сантиморганід.

Задача 2. При схрещуванні самиць дрозофіли дикого типу з самцем, який мав жовте тіло та розщеплені щетинки в F₁ усі нащадки мають дикий фенотип. В F₁ зворотного схрещування успадковування відбувається хрест-навхрест за обома ознаками, а в F₂ отримали численних нащадків, серед яких 3 % особин мали тіло дикого типу та розщеплені щетинки або жовте тіло і щетинки дикого типу. Як успадковуються ознаки? Визначте генотипи батьківських форм та гібридів F₁ від прямого та зворотного схрещувань.

Задача 3. У дрозофіли рецесивний ген *scalloped wings (sd)* визначає зубчастий край пластинки крила, рецесивний ген *vermillion (v)* – яскраво-червоне забарвлення очей. Гени зчеплені. У F₂

від одного зі схрещувань отримали наступне розщеплення за фенотипами:

♀	♂
108 мух дикого типу	21 муха дикого типу;
105 мух з яскраво-червоними очима і нормальними крилами	85 мух з яскраво-червоними очима і нормальними крилами;
	91 муха з очами дикого типу і зубчастими крилами;
	18 мух з яскраво-червоними очима і зубчастими крилами

Де локалізовані зазначені гени – в аутосомах чи гоносомах? Визначте відстань між генами. Визначте генотипи P і F₂.

Задача 4. У дрозофіли рецесивний ген *yellow* (*y*) визначає жовтий колір тіла, рецесивний ген *cut* (*ct*) – обрізаний край пластинки крила, рецесивний ген *vermillion* (*v*) – яскраво-червоне забарвлення очей. Гени розташовані на X хромосомі. Схрестили самиць лінії у *ct v* з самцями дикого типу. В F₂ отримали наступний розподіл нащадків:

- 78 мух дикого типу;
- 18 мух з сірим тілом, нормальними крилами і яскраво-червоними очима;
- 2 мухи з сірим тілом, обрізаними крилами і очами дикого типу;
- 26 мух з сірим тілом, обрізаними крилами і яскраво-червоними очима;
- 21 муха з жовтим тілом, крилами і очами дикого типу;
- 4 мухи з жовтим тілом, нормальними крилами і яскраво-червоними очима;
- 13 мух з жовтим тілом, обрізаними крилами і очами дикого типу;
- 69 мух з жовтим тілом, обрізаними крилами і яскраво-червоними очима.

Побудуйте карту X хромосоми за зазначеними маркерними генами. Чому для вихідного схрещування взяли самців дикого типу а самиць – лінії у *ct v*? Чи можна покоління F₂ вважати поколінням F_{ан}?

Задача 5. У томата червоне забарвлення м'якоті плода домінує над помаранчевою, нейтральність до тіаміну домінує над чуйністю до тіаміну, нормальне пожовтіння більш старих листків над передчасним пожовтінням. Проведіть генетичний аналіз результатів аналізуючого схрещування тригетерозиготи *Ten l-2 T // ten L-2 t*:

Ten L-2 T – 2

Ten l-2 T – 118

Ten L-2 t – 44

Ten l-2 t – 6

ten L-2 T – 8

ten l-2 T – 47

ten L-2 t – 123

ten l-2 t – 1

Всього – 349.

Задача 6. У томатів загострений кінець плода детермінований рецесивним алелем (*bk*), сильне опушення рослини – домінантним алелем (*Wo*, у гомозиготному стані летальний), відсутність антоціану – рецесивним алелем (*aw*). Гени розташовані у II хромосомі томату в локусах 38, 46 та 59, відповідно. Визначте частку нащадків з різними фенотипами у F_2 від схрещування рослин з генотипом *bk bk Wowo AwAw* // *BkBk Wowo awaw*.

Задача 7. Відомо, що у томатів ген *D* обумовлює сходи нормальної висоти, ген *d* – карликові сходи, *O* – круглий плід, *o* – овальний плід, *S* – просту китицю, *s* – складну китицю. Побудуйте генетичну карту гетерозиготної рослини *DdOoSs*. Результати аналізуючого схрещування наступні:

рослини з нормальними сходами, круглими плодами, простою китицею – 28;

рослини з нормальними сходами, круглими плодами, складною китицею – 6;

рослини з нормальними сходами, овальними плодами, простою китицею – 48;

рослини з нормальними сходами, овальними плодами, складною китицею – 122;

рослини з карликовими сходами, круглими плодами, простою китицею – 114;

рослини з карликовими сходами, круглими плодами, складною китицею – 56;

рослини з карликовими сходами, овальними плодами, простою китицею – 5;

рослини з карликовими сходами, овальними плодами, складною китицею – 37;

Який фенотип має аналізатор?

Задача 8. У гороху нормальна товщина стулок боба домінує над товстими стулками (n), нормальне стебло – над фасціяціями (fa), довгі міжвузля – над короткими (le). Гени розташовані у IV хромосомі гороху. Відстань між генами n і fa складає 64 % кросинговеру, між генами fa і le – 124 % кросинговеру. Визначте частку нащадків з різними фенотипами у F_2 від схрещування рослин з генотипом $nn Fa le // NN fa Le$. Чи існує, на вашу думку, інтерференція за кросинговеру між цими генами?

Задача 9. У кукурудзи нормальна форма листків домінує над скрученими листками (cr_1), нормальна висота рослин – над карликовістю (d_1), шорстка поверхня листків (Rg) – над гладенькою. Проведіть генетичний аналіз результатів аналізуючого схрещування тригетерозиготи $cr_1 d_1 Rg // Cr_1 D_1 rg$:

нормальні листки та висота рослин, шорстка поверхня листків – 71;

нормальні листки та висота рослин, гладенька поверхня листків – 175;

нормальні листки, карликові рослини, шорстка поверхня листків – 51;

нормальні листки, карликові рослини, гладенька поверхня листків – 16;

скручені листки, нормальна висота рослин, шорстка поверхня листків – 8;

скручені листки, нормальна висота рослин, гладенька поверхня листків – 59;

скручені листки, карликові рослини, шорстка поверхня листків – 172;

скручені листки, карликові рослини, шорстка поверхня листків – 84.

Визначте фенотип аналізатора.

Задача 10. У кукурудзи гени карликовості (d_1) і відсутності лігули (Lg_3) розташовані на III хромосомі на відстані 20 сантиморганід, а гени антоціанового забарвлення рослин (a_2) і жовто-зеленого забарвлення паростків (v_3) – на V хромосомі на відстані 10 сантиморганід. Рослину, гомозиготну за домінантними алелями усіх зазначених генів, схрестили з рослиною, гомозиготною за рецесивними алелями цих генів. Визначте генотип рослин F_1 та співвідношення продукуваних ними гамет. Який відсоток константних рослин можна очікувати в F_2 ?

Більше задач для самостійного розв'язання та більш докладні теоретичні відомості можна знайти у наведеному списку літератури.

Список літератури

1. Адріанов В. Л. Збірник задач з генетики. К.: «НЕНЦ», 2017. – 95с.
2. Афанасьєва К. С., Рушковський С. Р., Безруков В. Ф., Демидов С. В. Лабораторний практикум з генетики. – К.: «Фітосоціоцентр», 2010. – 77 с.
3. Генетика з основами селекції: Лабораторний практикум / укладачі О. Т. Лагутенко, Н. П. Чепурна. – К.: Вид-во НПУ імені М. П. Драгоманова, 2017. – 160 с.
4. Задачі та вправи з генетики / В. О. Федоренко, Я. І. Черник, Д. В. Максимів, Л. С. Боднар. – Львів: Оріяна-Нова, 2008. – 598 с.
5. Січняк О. Л., Капрельянц Л. В., Килименчук О. О. Генетика. – Херсон: Олді-Плюс, 2018. – 148 с.
6. Лановенко О. Г. Збірник задач з генетики. Херсон, 2011. – 174 с.
7. Тоцький В. М. Генетика. – Одеса : Астропринт, 2008. – 712 с.

Навчальне видання

Білоконь Світлана Василівна
Алексєєва Тетяна Григорівна
Мірось Світлана Леонідівна
Січняк Олександр Львович

ГЕНЕТИКА
Розв'язання задач на зчеплене успадковування

Методичні рекомендації
до самостійної роботи

для здобувачів першого (бакалаврського) рівня вищої освіти спеціальностей 091 «Біологія», 162 «Біотехнології та біоінженерія», 204 «Садово-паркове господарство»

В авторській редакції

Підп. до друку 17.10.2022. Формат 60x84/16.
Ум.-друк. арк. 1,79. Тираж 10.
Зам. № 2483.

Видавець і виготовлювач
Одеський національний університет
імені І. І. Мечникова

Україна, 65082, м. Одеса, вул. Єлісаветинська, 12
Тел.: (048) 723 28 39. E-mail: druk@onu.edu.ua
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 4215 від 22.11.2011 р.