

---

Н.М. Кандиба

# ГЕНЕТИКА:

## курс лекцій

Навчальний посібник

Рекомендовано Міністерством освіти і науки,  
молоді та спорту України як навчальний посібник  
для студентів вищих навчальних закладів



Суми  
Університетська книга  
2013

УДК 575.1(075.8)  
ББК 28.04я73  
К 19

Рекомендовано до друку вченою радою Сумського національного аграрного університету. Протокол № 9 від 28 квітня 2012 р.

Рецензенти:

*Ю.Г. Шкорбатов*, д.б.н., завідувач відділу генетики НДІ біології Харківського національного університету ім. В.Н. Каразіна;  
*Т.О. Гринченко*, д.с.-г.н., професор, завідувач кафедри ботаніки ХНПУ ім. Г.С. Сковороди;  
*В.А. Власенко*, д.с.-г.н., с.н.с., завідувач кафедри захисту рослин ім. А.К. Мішньова СНАУ

Гриф надано Міністерством освіти і науки, молоді та спорту України.  
Лист № 1/11-14689 від 19.09.12 р.

**Кандиба Н. М.**

К 19 Генетика : курс лекцій : навчальний посібник /  
Н. М. Кандиба. – Суми : Університетська книга, 2013. – 397 с.  
ISBN 978-966-680-634-8

Пропонований посібник є курсом лекцій з генетики, де висвітлено уявлення класичної і сучасної генетики про механізми спадковості й мінливості. Описано принципи молекулярної генетики, закономірності спадкування ознак, механізми мінливості генетичного матеріалу, особливості генетичних процесів, а також основи генетики популяцій і генної інженерії. У розділах, присвячених гетероплоїдії, мутагенезу, гетерозису значну увагу приділено практичному використанню досягнень генетики в селекції рослин. Розглянуто питання генетики онтогенезу та імунітету рослин.

Для студентів вищих навчальних аграрних закладів, а також для всіх, кому цікава генетика.

**УДК 575.1575.1(075.8)**  
**ББК 28.04я73**

ISBN 978-966-680-634-8

© Кандиба Н.М., 2013  
© ТОВ «ВТД «Університетська книга», 2013

# ЗМІСТ

Передмова .....	8
<b>Лекція 1. Вступ .....</b>	<b>11</b>
<i>Контрольні запитання і завдання .....</i>	<i>17</i>
<i>Тести .....</i>	<i>17</i>
<b>Лекція 2. Молекулярні основи спадковості .....</b>	<b>20</b>
2.1. Докази генетичної ролі ДНК .....	20
2.2. Структура нуклеїнових кислот .....	25
2.3. Реплікація ДНК .....	34
2.4. Репарація ДНК .....	38
<i>Контрольні запитання і завдання .....</i>	<i>40</i>
<i>Тести .....</i>	<i>41</i>
<b>Лекція 3. Молекулярні основи спадковості (продовження) .....</b>	<b>43</b>
3.1. Генетичний код і його властивості .....	43
3.2. Структура хроматину .....	45
3.3. Ген, його структура і механізм дії .....	49
3.3.1. Ген як одиниця генетичної інформації .....	49
3.3.2. Організація генів еукаріотів у хромосомах .....	50
3.3.3. Молекулярна організація генів еукаріотів .....	52
3.4. Синтез білка в клітині .....	55
3.5. Ралізація генетичної інформації в клітині .....	59
<i>Контрольні запитання і завдання .....</i>	<i>63</i>
<i>Тести .....</i>	<i>63</i>
<b>Лекція 4. Цитологічні основи спадковості .....</b>	<b>66</b>
4.1. Клітинна будова організмів .....	66
4.2. Будова клітини .....	68
4.3. Генетичний апарат клітини .....	71
4.3.1. Хромосоми – носії спадкової інформації .....	72
4.3.2. Типи хромосом .....	75
4.4. Поділ клітин .....	80
4.5. Відхилення від типового перебігу мітозу .....	84
<i>Контрольні запитання і завдання .....</i>	<i>87</i>
<i>Тести .....</i>	<i>88</i>

<b>Лекція 5. Цитологічні основи спадковості (продовження)</b> .....	90
5.1. Мейоз. Редукційний та екваційний поділ .....	90
5.2. Спорогенез і гаметогенез у рослин .....	95
5.3. Типи розмноження .....	98
5.4. Запліднення, розвиток ендосперму і зародка .....	99
5.5. Апоміксис .....	101
<i>Контрольні запитання і завдання</i> .....	102
<i>Тести</i> .....	103
<b>Лекція 6. Закономірності успадкування ознак</b> .....	105
6.1. Закони успадкування Г. Менделя .....	106
6.1.1. Моногібридні схрещування .....	108
6.1.2. Дигібридні і полігібридні схрещування .....	113
6.2. Відхилення від менделівського розщеплення .....	117
6.2.1. Установлення факту відхилення: критерій $\chi^2$ .....	118
6.2.2. Причини статистично значущих відхилень від менделівських розщеплень .....	121
<i>Контрольні запитання і завдання</i> .....	122
<i>Тести</i> .....	122
<b>Лекція 7. Закономірності успадкування ознак (продовження)</b> ....	125
7.1. Явище взаємодії генів .....	125
7.1.1. Взаємодія алейльних генів .....	127
7.1.2. Взаємодія неалельних генів .....	129
7.2. Мінливість фенотипічного виявлення генотипу .....	143
<i>Контрольні запитання і завдання</i> .....	148
<i>Тести</i> .....	149
<b>Лекція 8. Хромосомна теорія спадковості</b> .....	152
8.1. Успадкування, пов'язане зі статтю .....	152
8.2. Зчеплення генів і кросинговер .....	161
8.3. Генетичні карти .....	172
<i>Контрольні запитання і завдання</i> .....	177
<i>Тести</i> .....	177
<b>Лекція 9. Нехромосомна (цитоплазматична) спадковість</b> .....	181
9.1. Генетичний матеріал клітини .....	182
9.2. Пластидна спадковість .....	184
9.3. Мітохондріальна спадковість .....	185
9.4. Цитоплазматична чоловіча стерильність (ЦЧС) .....	188
9.5. Молекулярно-генетична детермінація цитоплазми .....	192
<i>Контрольні запитання і завдання</i> .....	194
<i>Тести</i> .....	194

<b>Лекція 10. Спадковість і середовище .....</b>	<b>196</b>
10.1. Мінливість та її види .....	196
10.2. Модифікаційна мінливість .....	199
10.3. Варіаційна статистика як математичний метод вивчення мінливості .....	203
10.4. Вчення про популяції і чисті лінії .....	207
<i>Контрольні запитання і завдання .....</i>	<i>208</i>
<i>Тести .....</i>	<i>209</i>
<b>Лекція 11. Мутаційна мінливість .....</b>	<b>213</b>
11.1. Мутаційна мінливість .....	213
11.2. Класифікація мутацій .....	216
11.3. Множинний алелізм, або алеломорфізм .....	227
<i>Контрольні запитання і завдання .....</i>	<i>231</i>
<i>Тести .....</i>	<i>231</i>
<b>Лекція 12. Індукований і спонтанний мутаційний процес .....</b>	<b>234</b>
12.1. Закономірності спонтанного мутагенезу .....	235
12.2. Індукований мутаційний процес .....	238
12.2.1. Радіаційний мутагенез .....	239
12.2.2. Хімічний мутагенез .....	242
12.2.3. Біологічні мутагени .....	245
12.3. Наслідки мутаційної мінливості .....	246
<i>Контрольні запитання і завдання .....</i>	<i>247</i>
<i>Тести .....</i>	<i>248</i>
<b>Лекція 13. Поліплоїдія і анеуплоїдія .....</b>	<b>251</b>
13.1. Явище поліплоїдії .....	251
13.2. Класифікація поліплоїдів .....	256
13.3. Анеуплоїдія .....	263
13.4. Гаплоїдія .....	266
<i>Контрольні запитання і завдання .....</i>	<i>269</i>
<i>Тести .....</i>	<i>269</i>
<b>Лекція 14. Віддалена гібридизація рослин .....</b>	<b>273</b>
14.1. Віддалена гібридизація .....	273
14.1.1. Міжвидова і міжродова гібридизація .....	275
14.2. Несхрещуваність видів, її причини та методи подолання ...	276
14.3. Безплідність гібридів та методи її подолання .....	279
14.4. Особливості формоутворення в потомстві віддалених гібридів .....	280
14.5. Соматична гібридизація .....	282
<i>Контрольні запитання і завдання .....</i>	<i>285</i>
<i>Тести .....</i>	<i>285</i>

<b>Лекція 15. Інбридинг і гетерозис</b> .....	288
15.1. Інбридинг .....	288
15.2. Гетерозис .....	297
15.2.1. Типи гетерозису .....	298
15.2.2. Теорії гетерозису .....	299
15.3. Практичне використання гетерозису .....	301
15.3.1. Закріплення гетерозису .....	305
<i>Контрольні запитання і завдання</i> .....	306
<i>Тести</i> .....	306
<b>Лекція 16. Генетика онтогенезу</b> .....	309
16.1. Поняття про онтогенез .....	309
16.2. Механізми регуляції програм онтогенезу .....	312
16.3. Особливості генетики онтогенезу рослин .....	319
16.4. Генетичний контроль розвитку рослин .....	320
<i>Контрольні запитання і завдання</i> .....	322
<i>Тести</i> .....	323
<b>Лекція 17. Генетика імунітету рослин</b> .....	325
17.1. Основні поняття генетики імунітету .....	326
17.2. Генетичні аспекти взаємодії рослин із патогеном .....	328
17.3. Типи стійкості в рослин та їх генетична детермінація .....	330
<i>Контрольні запитання і завдання</i> .....	334
<i>Тести</i> .....	334
<b>Лекція 18. Генетичні процеси в популяціях</b> .....	336
18.1. Популяції .....	336
18.2. Закон Харді – Вайнберга .....	339
18.3. Фактори генетичної динаміки популяцій .....	343
<i>Контрольні запитання і завдання</i> .....	348
<i>Тести</i> .....	349
<b>Лекція 19. Основи генної інженерії рослин</b> .....	352
19.1. Методи генної інженерії .....	352
19.2. Генна інженерія рослин .....	357
19.3. Поняття про клітинну інженерію .....	361
19.4. Використання досягнень генної інженерії в сільському господарстві .....	361
<i>Контрольні запитання і завдання</i> .....	363
<i>Тести</i> .....	364
Відповіді на тестові завдання .....	367
Список літератури .....	368
Словник основних термінів .....	372
Предметний покажчик .....	392

*Будь-який факт в біології стає зрозумілим  
лише у світлі генетики.  
Генетика – це серцевина біологічної науки;  
лише в межах генетики  
різноманіття життєвих форм і процесів  
може бути осмислене як одне ціле.  
Дж. Кайгер*

## ПЕРЕДМОВА

Історія вчення про спадковість та мінливість заслуговує на особливу увагу. Сучасна генетика – наука розгалужена. Вона охоплює широке коло окремих і спеціальних дисциплін: генетика рослин, генетика тварин, цитогенетика, фізіологічна генетика, генетика розвитку, імуногенетика, онкогенетика, популяційна і еволюційна генетика тощо. Разом з тим усі ці дисципліни об'єднуються спільними генетичними поняттями і закономірностями, що становлять єдиний фундамент усіх розділів генетики. Такий аспект викладення і є ключовим у пропонованому посібнику.

Необхідність його створення зумовлена недостатньою кількістю посібників і підручників, адаптованих до типової програми з дисципліни для підготовки бакалаврів у вищих аграрних закладах освіти III–IV рівнів акредитації.

Автор прагнув описати генетичні закономірності в найбільш узагальненій формі з акцентуванням на суті генетичних явищ. Ураховувалося також і те, що сучасна генетика диференційована на розділи і дисципліни залежно від об'єктів дослідження, хоча для всіх генетичні і цитологічні закономірності є дуже схожими. При цьому розділам генетики приділено різну увагу, деякі трактуються специфічно.

Пропонований посібник є конспективним викладенням курсу загальної генетики, узагальненим у вигляді 15 тем, які викладені в 19 лекціях.

У вступній лекції наводяться відомості про предмет генетики, її місце в системі біологічних наук та історичний генезис розвитку генетики і її основних понять.

У другій та третій лекціях «*Молекулярні основи спадковості*» наводиться експериментальне підтвердження ролі нуклеїнових кислот як матеріальних носіїв спадкової інформації, аналізуються їхня хімічна та організаційна структура, механізми реплікації та репарації ДНК, наводяться відомості про генетичний код і його



властивості, рівні компактизації ДНК і структуру хроматину, ген, його структуру і механізм функціонування, організацію геному еукаріот, а також генетично детерміновані механізми синтезу білка в клітині.

У четвертій та п'ятій лекціях *«Цитологічні основи спадковості»* характеризуються клітинна будова організмів, будова рослинної клітини і її генетичний апарат, структура і функції хромосом, механізми мітотичного та мейотичного поділу клітин, мікро- і макроспорогенезу, типи розмноження рослин, механізми запилення і запліднення, надається уявлення про явище апоміксису.

У шостій та сьомій лекціях *«Закономірності успадкування ознак»* наводяться відомості про гібридологічний метод Г. Менделя і закономірності успадкування якісних ознак при моно-, ди- тригібридних схрещуваннях, методи оцінки відповідності експериментальних розщеплень за фенотипом теоретично очікуваним та умови виконання правил Г. Менделя, форми і механізми взаємодій алельних і неалельних генів, надається уявлення про явище трансгресії, експресивність і пенетрантність генів, генів-модифікаторів, модифікаційну мінливість, морфози й фенкопії.

У восьмій лекції *«Хромосомна теорія спадковості»* розглядаються генетика статі і її типи залежно від особливостей запліднення, хромосомне визначення статі, успадкування, пов'язане зі статтю, успадкування при нерозходженні статевих хромосом, балансова теорія визначення статі, гени, що змінюють стать, зчеплення генів і кросинговер, генетичне та цитогенетичне картування, принципи побудови генетичних карт.

У дев'ятій лекції *«Нехромосомна спадковість»* подано відомості про генетичний матеріал клітини, пластидну спадковість, мітохондріальну спадковість, явище цитоплазматичної чоловічої стерильності та молекулярно-генетичну детермінацію цитоплазми.

У десятій лекції *«Спадковість і середовище»* розглядається явище мінливості та її види, модифікаційна мінливість, викладаються загальні основи варіаційної статистики як методу вивчення мінливості, а також основи вчення про популяції та чисті лінії.

У одинадцятій лекції *«Мутаційна мінливість»* висвітлюються мутаційна теорія мінливості, класифікація мутацій, хромосомні перебудови, генні та геномні мутації.

У дванадцятій лекції *«Індукований і спонтанний мутаційний процес»* описуються джерела, основні закономірності і механізми виникнення спонтанних й індукованих мутацій,

радіаційний та хімічний мутагенез, а також біологічні мутагени.

У тринадцятій лекції «*Поліплоїдія і анеуплоїдія*» характеризуються явище поліплоїдії, класифікація поліплоїдів, автополіплоїдія, алополіплоїдія, анеуплоїдія та гаплоїдія, методи індукції та практичне значення поліплоїдів.

Чотирнадцята лекція «*Віддалена гібридизація рослин*» присвячена розгляду причин несхрещуваності видів та методів її подолання, безплідності віддалених гібридів першого покоління, особливостей формоутворення в потомстві віддалених гібридів, практичного значення віддаленої гібридизації, досягнень у розвитку цього напрямку генетики і його перспектив.

У п'ятнадцятій лекції «*Інбридинг і аутбридинг*» розглядаються типи схрещування рослин, явище гетерозису та його типи, висвітлюються сучасні теорії гетерозису, методи визначення гетерозисного ефекту, напрями та особливості його практичного використання.

У шістнадцятій лекції «*Генетика онтогенезу*» наводиться визначення поняття «онтогенез», розглядаються особливості диференціації генів і детермінації утворених ними фенотипів у процесі онтогенезу, а також генетична регуляція онтогенезу.

Сімнадцята лекція «*Генетика імунітету рослин*» містить характеристику проблем генетичної регуляції стійкості рослин до хвороб і шкідників, взаємозв'язків рослин із фітопатогенами та шкідниками, генетичних детермінант цих взаємовідносин й успадкування стійкості до біотичних факторів довкілля.

У вісімнадцятій лекції «*Генетичні процеси в популяціях*» розглядаються зміст поняття «популяція», закон Харді – Вайнберга і генетичні процеси, які відбуваються в популяціях.

Дев'ятнадцята, заключна лекція «*Основи генної інженерії рослин*» присвячена аналізу сучасних проблем і методів генної та клітинної інженерії, а також отримання та практичного значення трансгенних організмів.

Кожна лекція завершується контрольними запитаннями і завданнями, а також тестами для самоконтролю та обговорення.

Посібник містить короткий тлумачний словник основних термінів і предметний покажчик. Надається список використаної літератури.

Сподіваємося, що матеріал посібника сприятиме засвоєнню основних положень генетики та її складових. Будемо вдячні за побажання і доброзичливу критику щодо посібника (e-mail: [natnik08@meta.ua](mailto:natnik08@meta.ua)).

## Вступ

Предметом вивчення генетики є дві найважливіші характеристики живих організмів – спадковість і мінливість.

**Спадковість** становить невід’ємну властивість живих організмів відтворювати в потомстві ознаки предків. Поняття спадковості означає універсальну в живій природі здатність організму до ідентичного самовідтворення в наступних поколіннях. В основі цієї здатності лежить універсальний у живій природі матричний синтез основних інформаційних (нуклеїнові кислоти) і структурно-функціональних (білки) біополімерів. Спадковість забезпечує матеріальну і функціональну спадкоємність між поколіннями організмів, що проявляється в безперервності живої матерії при зміні поколінь. Спадковість тісно пов’язана зі своєю протилежною властивістю – мінливістю.

**Мінливість** – це властивість організмів зазнавати певних структурних і функціональних змін; означає поширення в живій природі індивідуальних і групових відмінностей на всіх рівнях ієрархічної системи організмів. Розрізняють два основні різновиди мінливості – спадкову (генотипну) і неспадкову (фенотипічну, модифікаційну). Перша з них становить предмет генетики.

Як правило, у генетиці виділяють два основні розділи – вчення про генетичний матеріал (аналог анатомічних дисциплін) і вчення про генетичні процеси (аналог фізіологічних дисциплін). Звичайно, цей поділ є досить умовним, оскільки в таких відкритих системах, як живі організми, будь-яка структура функціональна і будь-яка функція структурована. При цьому кожна структура і функція, що поєднують явища спадковості і мінливості, вивчаються генетикою на всіх рівнях організації життя – молекулярному, клітинному, цитогенетичному та популяційному.

Генетика як наука розв'язує такі завдання:

- вивчає способи зберігання генетичної інформації в різних організмів (вірусів, бактерій, рослин, тварин і людини) та її матеріальні носії;
- аналізує способи передачі спадкової інформації від одного покоління до іншого;
- виявляє механізми і закономірності реалізації генетичної інформації в процесі онтогенезу і вплив на них умов навколишнього середовища;
- вивчає закономірності та механізми мінливості та її роль;
- знаходить способи виправлення пошкодженої генетичної інформації.

**Методи дослідження.** Для розв'язання цих завдань використовують різні методи дослідження [6; 7; 16; 18; 28; 33; 40; 41; 51; 52; 54].

**Метод гібридологічного аналізу** був розроблений Г. Менделем. Метод дозволяє виявляти закономірності спадкоємства окремих ознак при статевому розмноженні організмів. Від звичайних схрещувань рослин або тварин із подальшим спостереженням за потомством цей метод відрізняється таким: 1) використовується цілеспрямований підбір батьків, які розрізняються за однією, двома і т.д. парами альтернативних ознак; 2) у кожному поколінні ведеться облік окремо за кожною такою парою; 3) цей облік має кількісний характер і здійснюється на гібридах послідовних поколінь; 4) проводиться індивідуальна оцінка потомства від кожного з батьків у наступних поколіннях.

**Цитогенетичний метод** полягає у вивченні хромосом за допомогою мікроскопа. Частіше об'єктом мікроскопування є мітотичні (метафазні), рідше мейотичні (профазні та метафазні) хромосоми. За допомогою даного методу здійснюють: 1) вивчення каріотипу організму; 2) визначення кількості хромосомних наборів, кількості та морфології окремих хромосом для діагностики хромосомних хвороб; 3) побудову генетичних карт хромосом; 4) вивчення геномних і хромосомних мутацій.

**Генеалогічний метод** передбачає вивчення родоводів тварин і людини і дозволяє визначати тип спадкоємства (наприклад, домінуючий, рецесивний) тієї чи іншої ознаки, зиготність організмів і ймовірність виявлення ознак у майбутніх поколіннях. Цей метод широко використовується в селекції і роботі медико-генетичних консультацій.