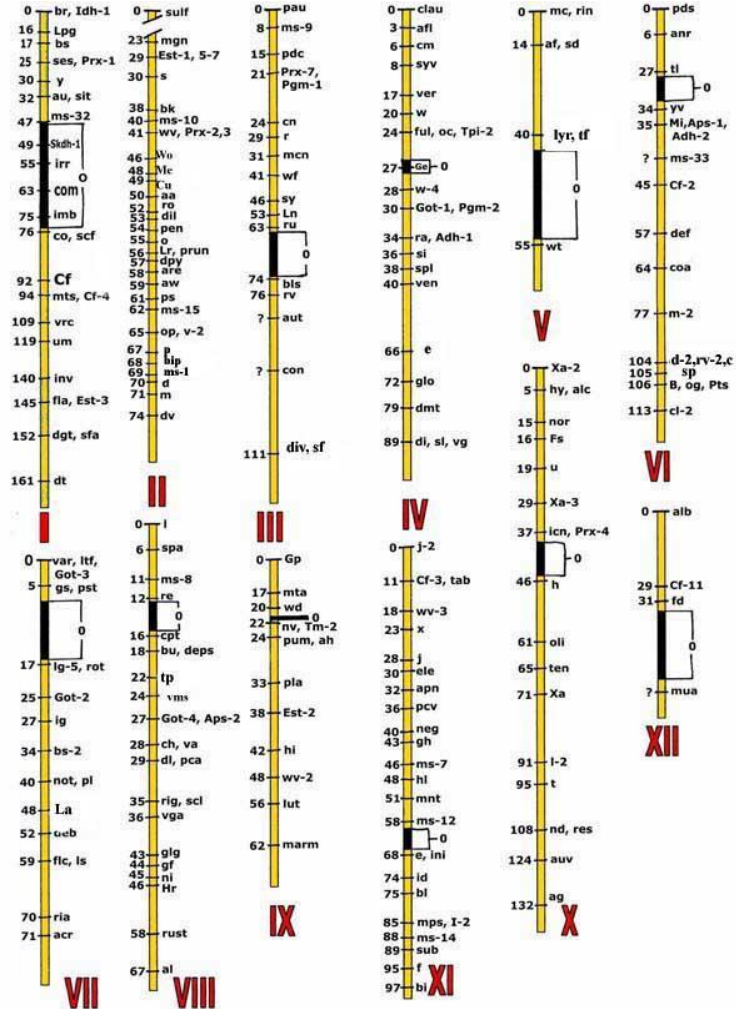
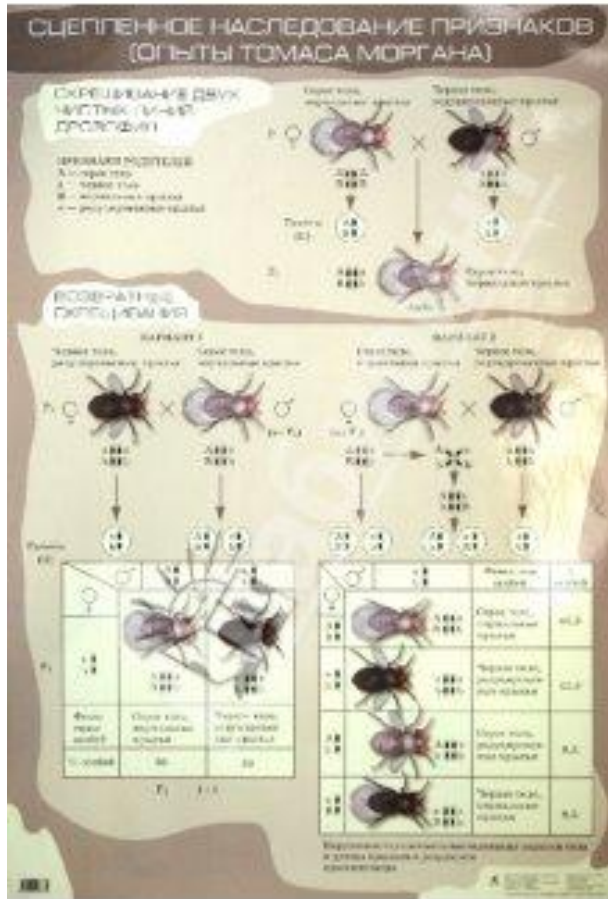


Сцепленное наследование



- Каждый организм имеет огромное количество признаков, а число хромосом невелико. Следовательно, каждая хромосома несет не один ген, а целую группу генов, отвечающих за развитие разных признаков.
- Гены, лежащие в одной и той же хромосоме, называют **сцепленными**. Все гены какой-либо одной хромосомы образуют **группу сцепления**; они обычно попадают в одну гамету и наследуются вместе.
- Таким образом, гены, принадлежащие к одной группе сцепления, обычно не подчиняются менделевскому принципу независимого распределения.



Число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом



Уильям Бэтсон
(1861–1926)

В 1902 г. У. Бэтсон предложил гипотезу «чистоты гамет», а в 1906 г. обосновал необходимость выделить физиологию наследственности и изменчивости в особую науку и дал ей название – «генетика». В 1907 г. У. Бэтсон описывает варианты взаимодействия генов и вводит понятия «комплементарность», «эпистаз», «неполное доминирование».

Пример нарушения закона независимого комбинирования признаков впервые был обнаружен У. Бэтсоном и Р. Пеннетом при изучении в 1906 г. наследование окраски венчика и формы пыльцы у душистого горошка. Согласно Менделю, распределение фенотипов при дигибридном скрещивании должно подчиняться отношению 9:3:3:1. Вместо этого Бэтсон и Пеннет зарегистрировали расщепление в отношении 35:3:3:10. Создавалось впечатление, что факторы пурпурной окраски и удлиненной пыльцы имеют тенденцию при рекомбинациях задатков оставаться вместе. Это явление авторы назвали "взаимным притяжением факторов", но природу его им выяснить не удалось.

P пурпурные цветки, удлиненная пыльца **X** красные цветки, круглая пыльца
(PPLL) (ppll)

F1 пурпурные цветки, удлиненная пыльца (PpLl)

F2 Пурпурные цветки, удлиненная пыльца (P_L_) – 4831 (69,5%)
Пурпурные цветки, круглая пыльца (P_ll) – 390 (5,6%)
Красные цветки, удлиненная пыльца (ppL_) – 393 (5,6%)
Красные цветки, круглая пыльца (ppll) – 1338 (19,3%)

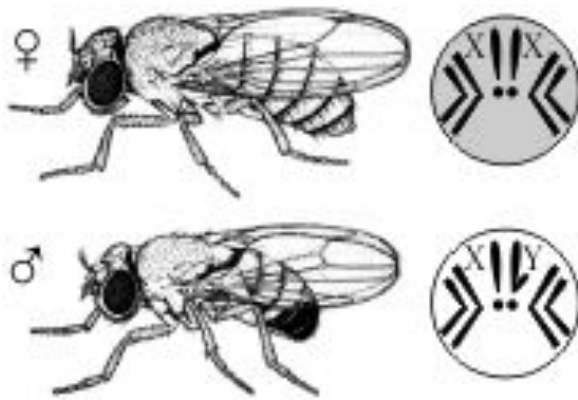


www.perstovskaya.com



vyalkasad.ru

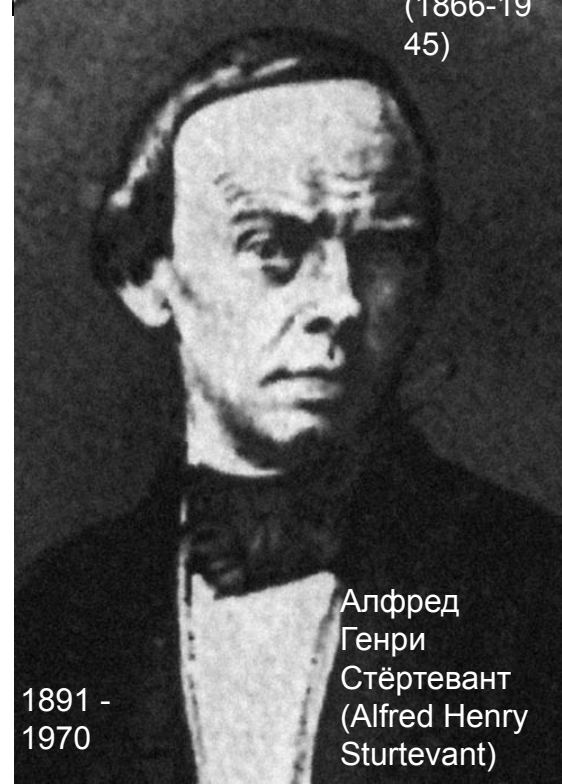
ПЕННЕТТ Реджинальд (1875-1967) английский биолог. Один из основоположников генетики. В 1905 г. ввел в научный обиход термин "менделизм". Автор концепции генетического сцепления, открытого им совместно с Уильямом Бэтсоном в 1906 г. Его имя носит двумерная таблица для определения сочетаемости аллелей — решетка Пеннетта.



Кэлвин
БРИДЖЕС (1889-1938)



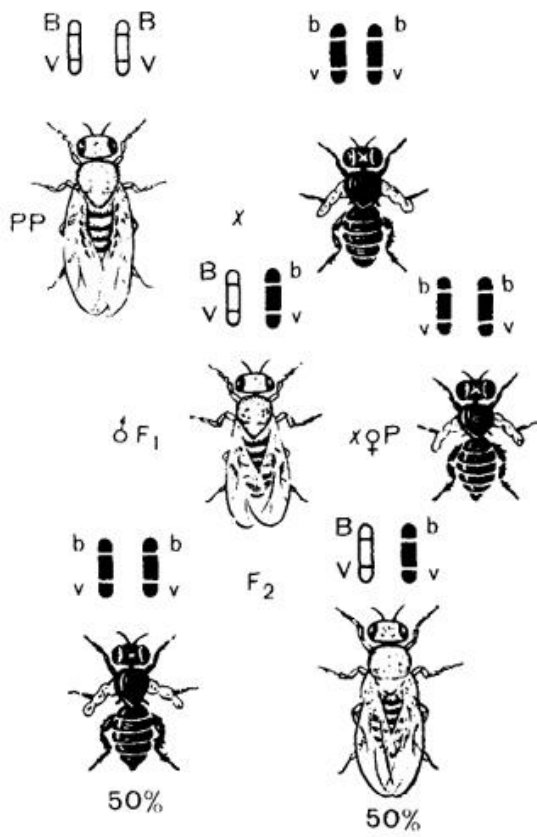
Морган
(Morgan)
Томас
Хант
(1866-19
45)



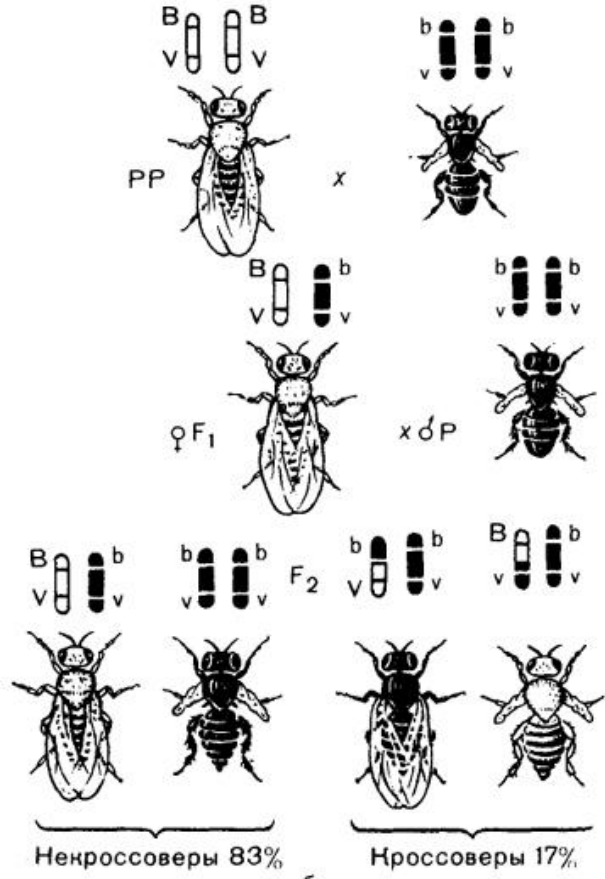
1891 -
1970

Алфред
Генри
Стёртевант
(Alfred Henry
Sturtevant)

- В 1909 г. к детальному изучению этого вопроса приступил Т. Г. Морган. Прежде всего он четко сформулировал исходную гипотезу. Теперь, когда уже было известно, что наследственные задатки находятся в хромосомах, закономерно было ответить на вопрос, всегда ли будут выполняться численные закономерности, установленные Менделем? Мендель совершенно справедливо считал, что такие закономерности будут верны тогда и только тогда, когда изучаемые факторы будут комбинироваться при образовании зигот независимо друг от друга. Теперь, на основании хромосомной теории наследственности, следовало признать, что это возможно лишь в том случае, когда гены расположены в разных хромосомах. Но так как число последних по сравнению с количеством генов невелико, то следовало ожидать, что гены, расположенные в одной хромосоме, будут переходить из гамет в зиготы совместно. Следовательно, соответствующие признаки будут наследоваться группами.
- Проверку этого предположения осуществили Морган и его сотрудники К. Бриджес и А. Стертевант в исследованиях с плодовой мушкой - дрозофилой (*Drosophila melanogaster*).

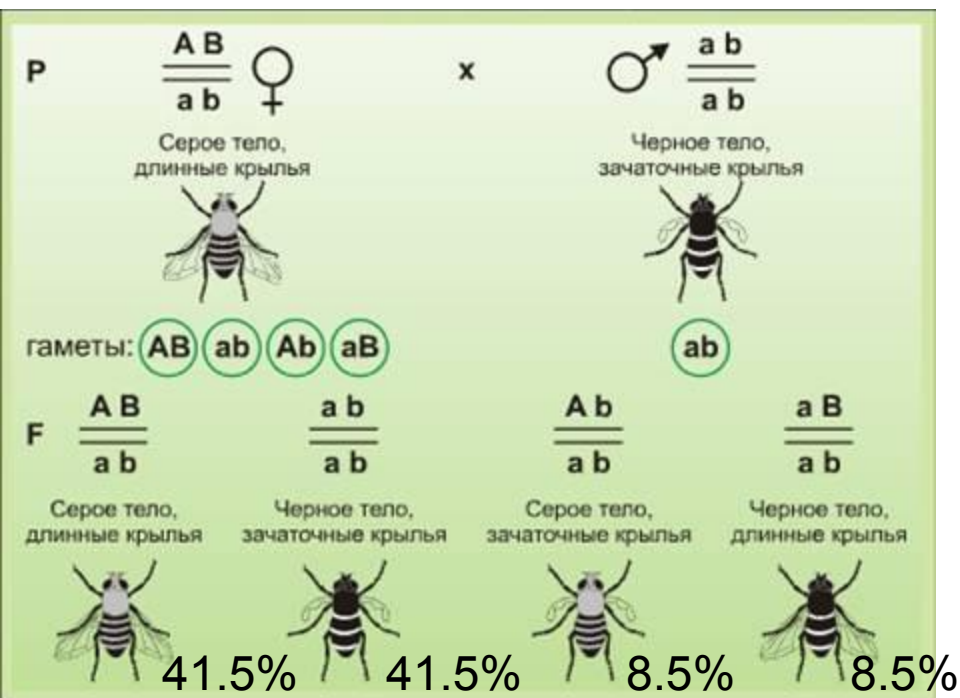
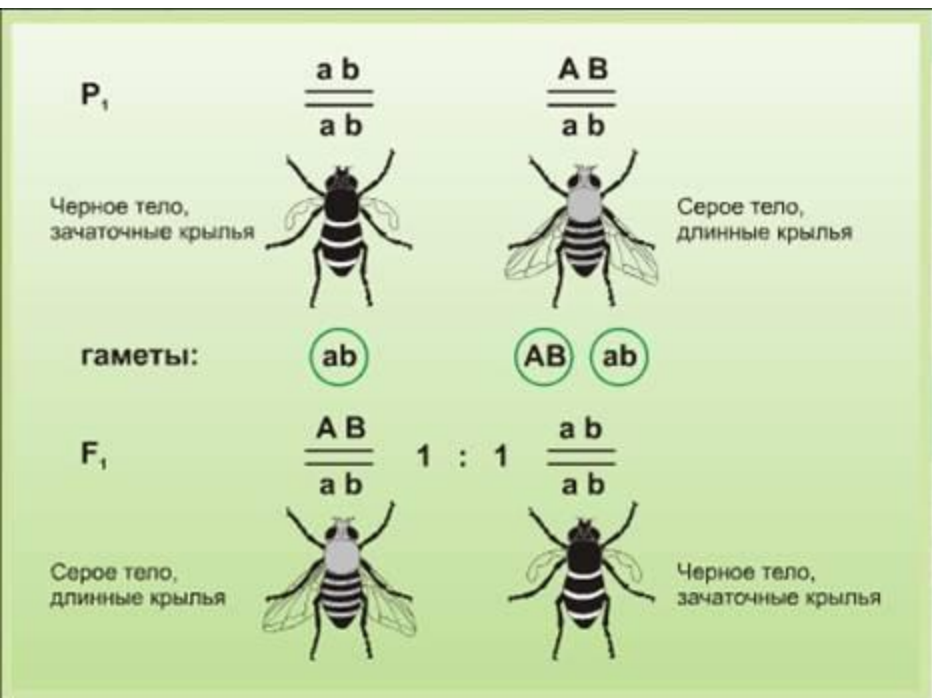


а



б

Скрещивая мушку дрозофилу с серым телом и нормальными крыльями с мушкой, имеющей темную окраску тела и зачаточные крылья, в первом поколении Морган получал гибриды, имеющие серое тело и нормальные крылья (ген, определяющий серую окраску брюшка, доминирует над темной окраской, а ген, обуславливающий развитие нормальных крыльев, — над геном недоразвитых). При проведении анализирующего скрещивания самки F1 с самцом, имевшим рецессивные признаки, теоретически ожидалось получить потомство с комбинациями этих признаков в соотношении 1:1:1:1. Однако в потомстве явно преобладали особи с признаками родительских форм (41,5% — серые длиннокрылые и 41,5% — черные с зачаточными крыльями), и лишь незначительная часть мушек имела иное, чем у родителей, сочетание признаков (8,5% — черные длиннокрылые и 8,5% — серые с зачаточными крыльями). Такие результаты могли быть получены только в том случае, если гены, отвечающие за окраску тела и форму крыльев, находятся в одной хромосоме.



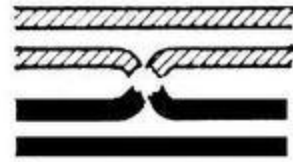
Если гены окраски тела и формы крыльев локализованы в одной хромосоме, то при данном скрещивании должны были получиться две группы особей, повторяющие признаки родительских форм, так как материнский организм должен образовывать гаметы только двух типов — **AB** и **ab**, а отцовский — один тип — **ab**. Следовательно, в потомстве должны образовываться две группы особей, имеющих генотип **AABB** и **aabb**. Однако в потомстве появляются особи (пусть и в незначительном количестве) с рекомбинированными признаками, то есть имеющие генотип **Aabb** и **aaBb**.

Для того, чтобы объяснить это, необходимо вспомнить механизм образования половых клеток — мейоз. В профазе первого мейотического деления гомологичные хромосомы конъюгируют, и в этот момент между ними может произойти обмен участками. В результате **кроссинговера** в некоторых клетках происходит обмен участками хромосом между генами **A** и **B**, появляются гаметы **Ab** и **aB**, и, как следствие, в потомстве образуются четыре группы фенотипов, как при свободном комбинировании генов. Но, поскольку **кроссинговер** происходит при образовании небольшой части гамет, числовое соотношение фенотипов не соответствует соотношению 1:1:1:1.

Кроссинговер



1. Спаривание и скручивание



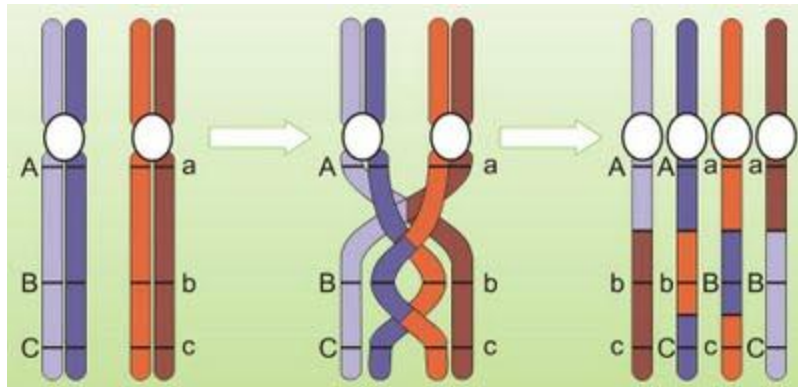
2. Разрыв двух хроматид



3. Перекрестное воссоединение разорванных хроматид



4. Продукты кроссинговера



- **Кроссинговер** (от англ. crossingover), перекрест, взаимный обмен участками парных хромосом, происходящий в результате разрыва и соединения в новом порядке. Схематическое изображение механизма кроссинговера их нитей — хроматид (*рис.*); приводит к перераспределению (рекомбинации) сцепленных генов. Т. о.,
- **Кроссинговер** — важнейший механизм, обеспечивающий комбинаторную изменчивость. **Кроссинговер**, как правило, имеет место в профазе первого деления половых клеток (см. Мейоз), когда их хромосомы представлены четырьмя нитями. В месте перекреста удаётся цитологически обнаружить характерную фигуру перекрещенных хромосом — **хиазму**. Результат **Кроссинговер** можно выявить по новому сочетанию сцепленных генов (если аллели гомологичных хромосом, участвовавших в **Кроссинговер**, были гетерозиготны).



Мышь-химера (справа).

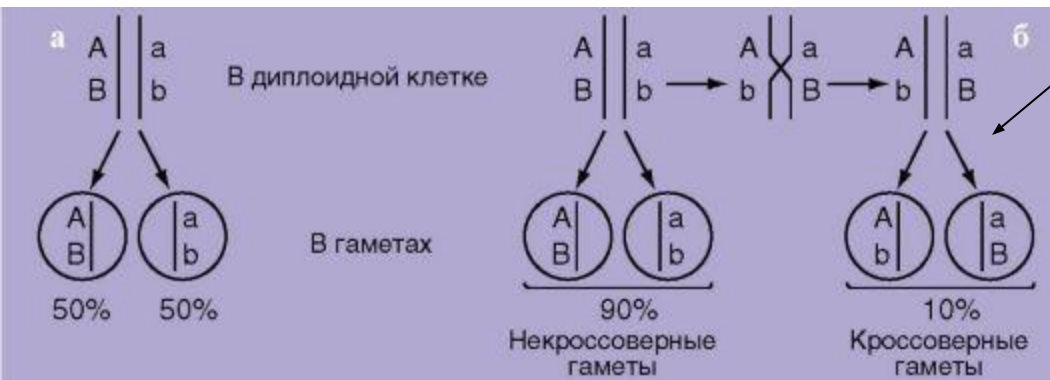


Пёстролиственный фикус Бенджамина — периклиналичная химера, образованная двумя линиями клеток: нормальными хлорофиллпродуцирующими (зелёные участки) и мутантными с низким числом хлоропластов (белые участки).

Химеры в **биологии** — животные или растительные организмы, состоящие из генетически разнородных тканей. Часто химерически построенными являются не целые организмы, а лишь их отдельные органы или части. Химеры могут возникать в природе в результате спонтанных **мутаций соматических клеток**. При **половом размножении** возможно наследование химерности, возникающей при нестабильности **аллелей**. При половом размножении возможно наследование химерности, возникающей при нестабильности аллелей. В этом случае наследование признаков не подчиняется

- **Кроссинговер** в грубом приближении зависит от линейного расстояния между генами. В случае, если на участке между двумя генами происходит сразу двойной или множественный обмен, частота рекомбинации этих генов уменьшается. Если разрывы в хромосомах, обменивающихся участками, произойдут не в строго идентичных точках, то наступит так называемый **неравный Кроссинговер**. При этом одна из хромосом получит дополнительный генетический материал, а в гомологичной хромосоме окажется его нехватка. У высших организмов обнаружен **Кроссинговер** и в клетках тела (соматических), в этом случае он приводит к формированию мозаичных признаков. **Кроссинговер** может захватывать обе нити молекулы ДНК или только одну; он может затронуть большой участок хромосомы с несколькими генами или часть одного гена (**внутригенный Кроссинговер**).

Основные понятия

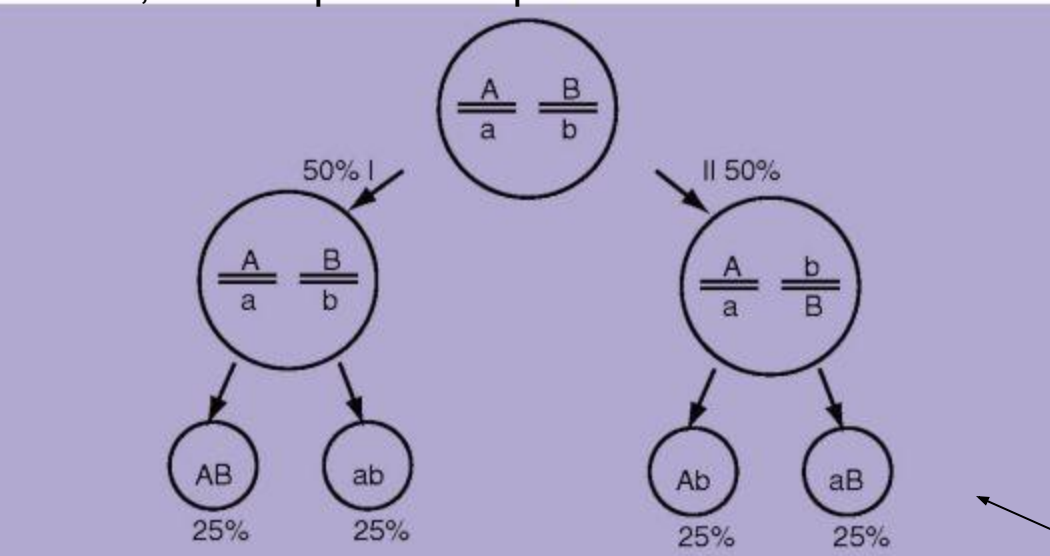


Сцепленное наследование: два гена находятся в одной хромосоме: а) При полном сцеплении гетерозигота дает только два типа гамет; б) При неполном сцеплении гетерозигота дает четыре типа гамет, но не с равной вероятностью.

Сцепленное наследование — наследование признаков, гены которых локализованы в одной хромосоме. Сила сцепления между генами зависит от расстояния между ними: чем дальше гены располагаются друг от друга, тем выше частота кроссинговера и наоборот.

- **Полное сцепление** — разновидность сцепленного наследования, при которой гены анализируемых признаков располагаются так близко друг к другу, что кроссинговер между ними становится невозможным.

Неполное сцепление — разновидность сцепленного наследования, при которой гены анализируемых признаков располагаются на некотором расстоянии друг от друга, что делает возможным кроссинговер между ними.

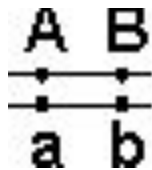


Несцепленное наследование: два гена находятся в разных хромосомах, гетерозигота с равной вероятностью дает четыре типа гамет

Независимое наследование — наследование признаков, гены которых локализованы в разных парах гомологичных хромосом.

Основные понятия

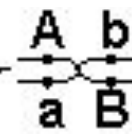
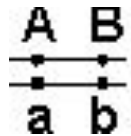
- **Некроссоверные гаметы** — гаметы, в процессе образования которых кроссинговер не произошел.



Образуются гаметы:



Кроссоверные гаметы — гаметы, в процессе образования которых произошел кроссинговер. Как правило кроссоверные гаметы составляют небольшую часть от всего количества гамет.

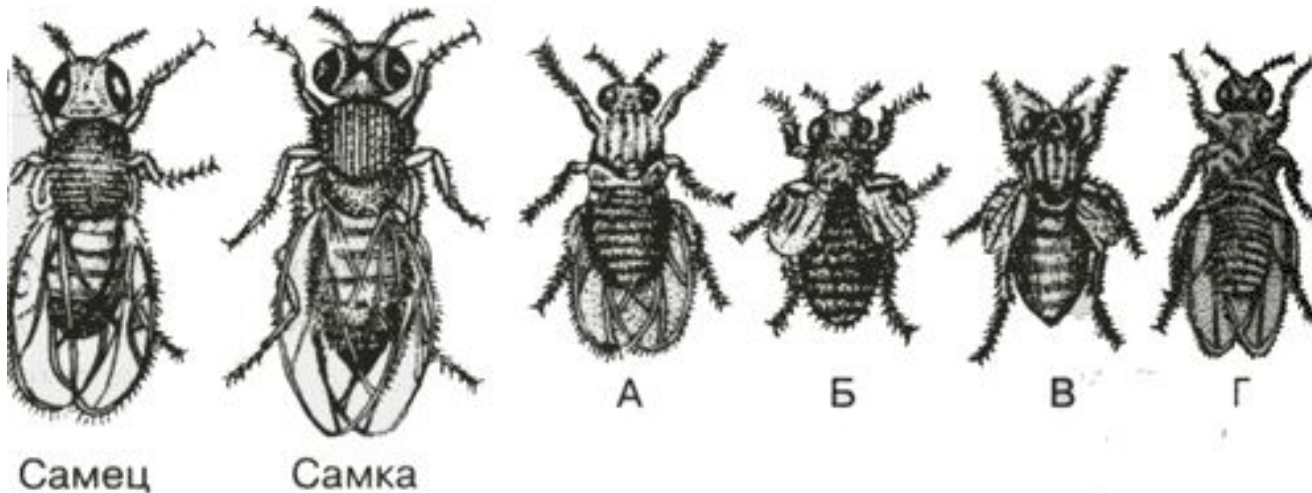


Образуются гаметы:



Основные понятия

- **Нерекомбинанты** — гибридные особи, у которых такое же сочетание признаков, как и у родителей.
- **Рекомбинанты** — гибридные особи, имеющие иное сочетание признаков, чем у родителей.



Фенотипы

А-серое тело, нормальные крылья (повторяет материнскую форму)

Б-тёмное тело, короткие крылья (повторяет отцовскую форму)

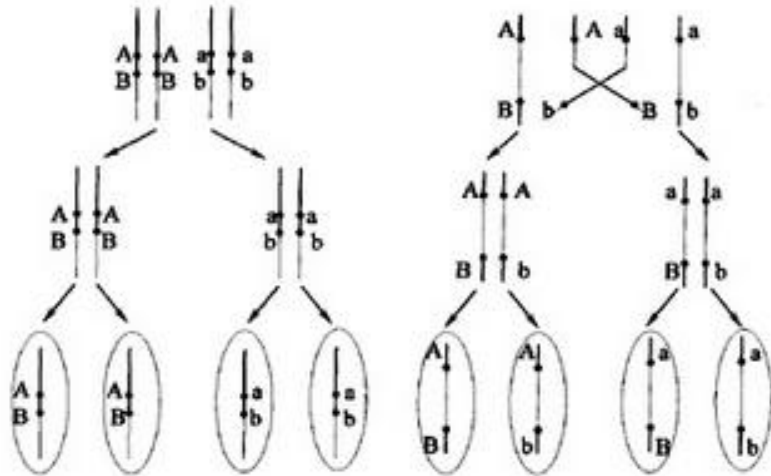
В-серое тело, короткие крылья (отличается от родителей)

Г-тёмное тело, нормальные крылья (отличается от родителей)

Внутрихромосомная локализация генов.

Генетические карты

- По мере обнаружения все новых и новых мутаций увеличивался объем сведений о локализации отдельных генов в той или иной хромосоме. Ключом для решения вопроса о расположении генов по длине хромосомы послужило изучение Морганом явления нарушения сцепления генов в результате обмена участками между хромосомами, названного им кроссинговером. Частота кроссинговера зависит от расстояния между генами. Чем ближе друг к другу расположены гены в хромосоме, тем сильнее между ними сцепление и тем реже происходит их расхождение при кроссинговере, и, наоборот, чем дальше друг от друга отстоят гены, тем слабее сцепление между ними и тем чаще возможно его нарушение. Количество разных типов гамет будет зависеть от частоты кроссинговера или расстояния между анализируемыми генами. Расстояние между генами исчисляется в морганидах: единице расстояния между генами, находящимися в одной хромосоме, соответствует 1% кроссинговера. Такая зависимость между расстояниями и частотой кроссинговера прослеживается только до 50 морганид.

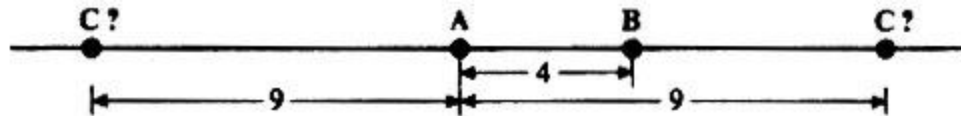


Слева: расстояние между генами A и B маленькое, вероятность разрыва хроматиды именно между A и B невелика, поэтому сцепление полное, хромосомы в гаметах идентичны родительским (два типа), других вариантов не появляется. Справа: расстояние между генами A и B большое, повышается вероятность разрыва хроматиды и последующего воссоединения крестнакрест именно между A и B, поэтому сцепление не полное, хромосомы в гаметах образуются четырех типов - 2 идентичные родительским (некроссоверные) + 2 кроссоверных варианта.

- Частота рекомбинаций отражает относительное расположение генов в хромосоме и вычисляется по формуле

$$\frac{\text{число рекомбинантов}}{\text{общее число потомков}} \times 100$$

Данные о частотах рекомбинаций важны прежде всего потому, что дают генетикам возможность составлять карты относительного расположения генов в хромосомах. Хромосомные карты строятся путем прямого перевода частоты рекомбинаций между генами в предполагаемые расстояния на хромосоме. Если частота рекомбинации между генами А и В равна 4%, то это означает, что они расположены в одной и той же хромосоме на расстоянии 4 морганид друг от друга; если частота рекомбинации между генами А и С равна 9%, то они разделены расстоянием 9 морганид. Однако, эти данные еще не позволяют сказать, в каком порядке расположены гены А, В и С.



- На практике обычно определяют частоту рекомбинации по меньшей мере для трех генов одновременно; этот метод, называемый триангуляцией, позволяет определить не только расстояния между генами, но и их последовательность. Рассмотрим, например, частоты рекомбинации, установленные в результате ряда экспериментальных скрещиваний при участии четырех генов:
 - $P - Q = 24\%$
 - $R - P = 14\%$
 - $R - S = 8\%$
 - $S - P = 6\%$
- Для того чтобы установить последовательность генов и расстояния между ними, вычерчивают линию, изображающую хромосому, и производят следующие действия.
 1. В середину хромосомы помещают гены с наименьшей частотой рекомбинации, т. е. $S - P = 6\%$ (рис. 23.13,I).
 2. Выбирают следующую по величине частоту рекомбинации, т.е. $R - S = 8\%$, и указывают два возможных положения R в хромосоме по отношению к S (рис. 23.13,II).

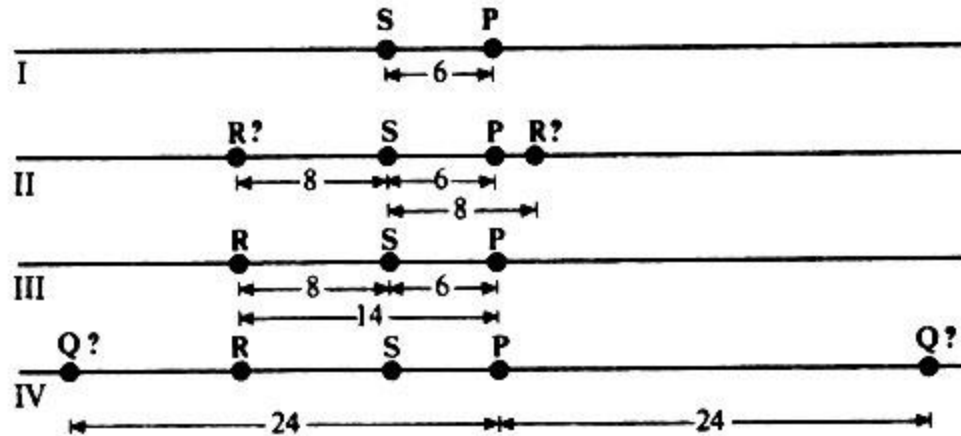
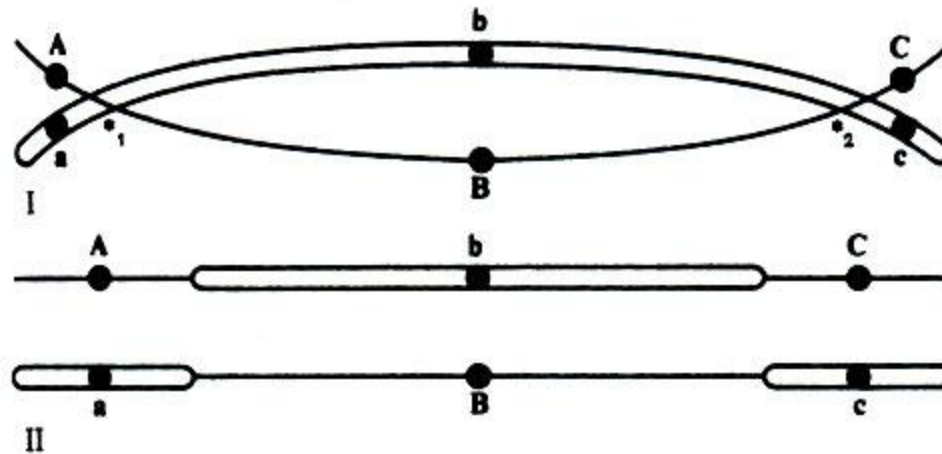


Рис. 23.13. Установление положений генов P , Q , R и S в хромосоме с помощью метода триангуляции

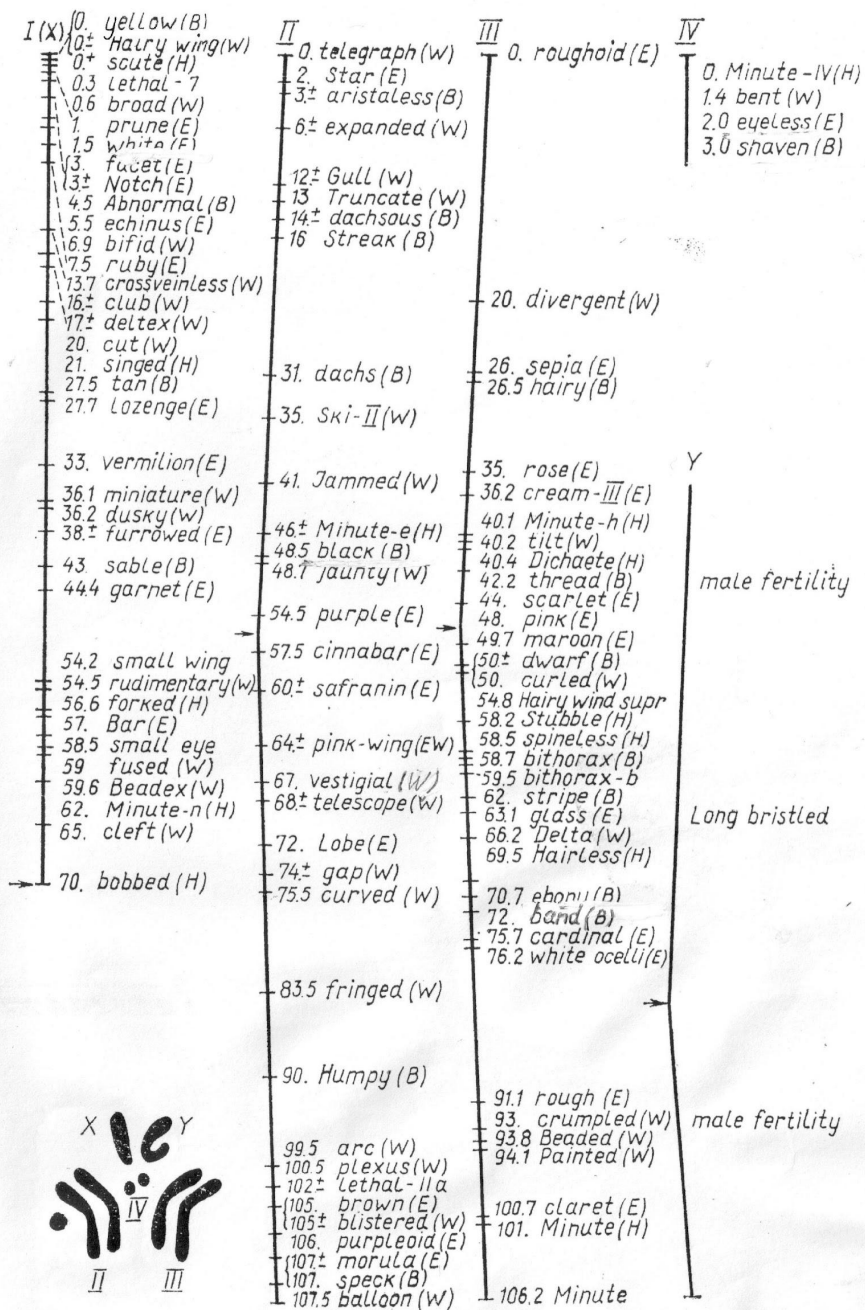
3. Проделывают то же самое со следующей частотой рекомбинации, т.е. $R - P = 14\%$. При этом выясняется, что R не может находиться вправо от P (рис. 23.13,III).
4. Проделывают то же самое для $P - Q = 24\%$ (рис. 23.13,IV). Положение Q не может быть установлено без дополнительной информации. Если, например, окажется, что частота рекомбинации $Q - Я = 10\%$, то это подтвердит расположение гена Q в левом конце хромосомы.

- При построении хромосомных карт могут возникнуть затруднения, создаваемые **двойным кроссинговером**; особенно это касается тех случаев, когда изучаемые гены разделены большими расстояниями, так как число выявляемых рекомбинантов бывает при этом меньше фактического числа перекрестов. Если, например, произойдет кроссинговер в двух местах - между А и В и между В и С (рис. 23.14), то А и С внешне проявят себя как сцепленные, но хромосома будет нести теперь рецессивный аллель b.



- *Рис. 23.14. Пара гомологичных хроматид, одна из которых несет доминантные аллели А, В и С, а другая - рецессивные аллели а, b и с. Кроссинговер происходит в двух точках - * 1 и *2. II. Результат разделения хроматид: последовательности аллелей в них иные, хотя последовательность генных локусов и расстояния между ними остаются прежними*
- *Двойные (четные) обмены сокращают регистрируемое расстояние между генами*
- *Гены, расположенные друг от друга на расстоянии, превышающем 50 морганид, ведут себя, как несцепленные, т.е. наследуются независимо*

Генетические карты (группы сцепления) дрозофилы.



- Номера групп сцепления обозначены римскими цифрами. Цифры на генетических картах обозначают локусы генов, или расстояние между генами и одним из концов хромосом (в процентах кроссинговера). Внизу слева – метафазная пластинка хромосом дрозофилы, где номерам групп сцепления соответствуют номера хромосом. Буквы справа от названия гена обозначают признак, затрагиваемый данным геном: В- тело, Е- глаза, W- крылья, Н- щетинки.





Мутация vg(рецессивная мутация)
Мухи с такой мутацией неспособны летать. Мутация lac (возникновение вместо антенн на голове ног)



Мутация forked (f) - мутация X хромосомы (вилчатые крылья).



Мутация white apricot (глаза абрикосового оттенка)



Мутация eyeless (ey)- отсутствие глаз (мутация гена в 4 хромосоме)



Мутация white(w)- рецессивная мутация в X-хромосоме. Ген переноса пигментов не работает, глаза имеют белый цвет.



Мутация stubble (Sb)- наличие коротких щетинок



Мутация orange-eyed представляет собой мутацию гена white (частично функционирует)

Мутация yellow (y)- наличие у дрозофилы желтого тела и крыльев (мутация в X хромосоме)



Мутация Ebony(черное тело дрозофилы) в третьей хромосоме. Мутация scarlett (sc)- алые глаза



Факты, создавшие фундамент хромосомной теории наследственности

Они были установлены при исследовании таких проблем, как:

- хромосомный механизм определения пола,
- наследование признаков, сцепленных с полом,
- нерасхождение хромосом в мейозе и в митозе,
- сцепление генов и кроссинговер,
- на основе построения генетических карт и
- сопоставления генетических карт (карт групп сцепления) с цитологическими картами хромосом.

В итоге были получены исчерпывающие доказательства локализации конкретных генов в конкретных участках отдельных хромосом у многих растений, животных и микроорганизмов. Все развитие генетики опирается на хромосомную теорию, и все последующие достижения генетики развивают эту теорию.



Положения хромосомной теории наследственности:

- гены располагаются в хромосомах; различные хромосомы содержат неодинаковое число генов; набор генов каждой из негомологичных хромосом уникален;
- каждый ген имеет определенное место (локус) в хромосоме; в идентичных локусах гомологичных хромосом находятся аллельные гены;
- гены расположены в хромосомах в определенной линейной последовательности;
- гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются совместно, образуя группу сцепления; число групп сцепления равно гаплоидному набору хромосом и постоянно для каждого вида организмов;
- сцепление генов может нарушаться в процессе кроссинговера, что приводит к образованию рекомбинантных хромосом; частота кроссинговера зависит от расстояния между генами: чем больше расстояние, тем больше величина кроссинговера;
- каждый вид имеет характерный только для него набор хромосом — кариотип.

