

2. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ХРОМОСОМ. КРОССИНГОВЕР

2.1. Строение хромосом

Хромосомы – это самовоспроизводящиеся органоиды клеточного ядра, которые являются носителями генов и определяют наследственные свойства клеток и организмов.

В растениях хромосомы наблюдал Страстбургер в 1882 г. Термин «хромосомы» впервые был предложен в 1888 г. В. Вальдейером.

А. Вейсман предположил, что наследственность сосредоточена в хромосомах, а доказали это Т. Х. Морган, К. Бриджес, Г. Меллер и А. Стертевант, завершившие к середине 1930-х годов разработку хромосомной теории наследственности.

Функции хромосом:

- 1) Способность к самовоспроизведению.
- 2) Сохраняет (неизменно) все свойства в ряду клеточных поколений на протяжении всего периода жизни.
- 3) Передача (через транскрипцию РНК) и реализация (трансляция, синтез белка) наследственной информации.

Эти функции хромосомы выполняют в различные периоды жизнедеятельности и митотического цикла клетки, поэтому они обладают способностью изменять структуру и морфологию.

Морфологию хромосом можно изучить во время митоза методом микроскопии, когда хромосомы максимально спирализованы (метафаза и начало анафазы.). В этот период хромосомы животной и растительной клетки представляют собой палочковидные структуры разной длины и диаметра. Различают зону первичной перетяжки, которая делит хромосому на два плеча (рис. 16).



Рисунок 16. Схема строения хромосомы

В области первичной перетяжки расположена центромера (кинетохор). Это пластинчатая структура, имеющая форму диска. Она связана тонкими фибриллами с телом

хромосомы в области перетяжки. Кинетохор является одним из центров полимеризации тубулинов, от него отрастают пучки микротрубочек митотического веретена, идущие в направлении к центриолям. Эти пучки микротрубочек принимают участие в движении хромосом к полюсам клетки при митозе. Некоторые хромосомы имеют вторичную перетяжку, расположенную вблизи дистального конца хромосомы, и отделяет маленький участок – спутник. Размеры и форма спутника постоянны для каждой хромосомы, как и размер и протяженность вторичных перетяжек. Вторичные перетяжки связаны с образованием ядрышка (ядрышковые организаторы).

Плечи хромосом оканчиваются конечными участками – теломерами. Теломерные концы хромосом не способны соединяться с другими хромосомами или их фрагментами, в отличие от концов хромосом, лишенных теломерных участков (в результате разрывов), которые могут присоединяться к таким же разорванным концам других хромосом.

2.2. Классификация хромосом в метафазу

По расположению первичной перетяжки (центромеры) выделяют следующие типы хромосом:

1. Метacentрическая – центромера расположена посередине, плечи равной или почти равной длины, в метафазе приобретает V-образную форму;
2. Субметacentрическая – первичная перетяжка слегка сдвинута к одному из полюсов, одно плечо немного длиннее другого, в метафазе имеет L-образную форму;
3. Акроцентрическая – центромера сильно сдвинута к одному из полюсов, одно плечо гораздо длиннее другого, в метафазе не перегибается и имеет палочковидную форму;
4. Телоцентрическая – центромера располагается на конце хромосомы, но такие хромосомы в природе не обнаружены.

Кроме обычных хромосом в некоторых клетках обнаружены гигантские хромосомы, образующиеся в результате эндомитоза. Имеется и другая группа хромосом – хромосомы типа ламповых щеток, они имеют центральную ось и боковые выросты. Политенные хромосомы от греч. *poly* – много и *tenia* – нити. В результате прохождения только интерфазы в период покоящейся клетки, ядро (интерфазное) может содержать хромосомы во много раз больших размеров. Политенные хромосомы возникают в результате эндорепликации, при которой вновь образующиеся хроматиды не расходятся, а их количество значительно увеличивается. Встречается у личинок двукрылых насекомых, в эндосперме семени. Подобные хромосомы называют политенными. Они состоят из дисков – хромомер, продольных фибрилл. Центромеры агрегируются с образованием хромоцентра, который состоит из гетерохроматина. Эти диски образуют цитологическую карту хромосом. Активные участки (сайты) политенных хромосом, некоторые диски иногда «разбухают» или образуют пuffs (кольца Бальбиани), на них идёт синтез РНК.

Размеры хромосом у разных организмов могут колебаться от 0,2 до 50 мкм. Самые мелкие хромосомы обнаруживаются у некоторых простейших, грибов, водорослей, очень мелкие хромосомы – у льна и морского камыша. Наиболее длинные хромосомы обнаружены у некоторых прямокрылых насекомых, у амфибий и у лилейных. Длина хромосом человека находится в пределах 1,5–10 мкм. Толщина хромосом варьирует от 0,2 до 2 мкм.

2.3. Химический состав

Состав хромосом представлен следующими соединениями:

1. ДНК и основной белок, составляют около 90 % массы хромосом. Дезоксирибонуклеопротеид (ДНП) в хромосомах соматических клеток представлен нуклеогистоном, в половых – нуклеопротамином.

2. РНК в сочетании с кислым белком представляет рибонуклеопротеид (РНП) и негистоновые белки. РНК и кислые белки – это продукты функциональной активности хромосом и не играют существенной роли в их организации.

3. Из минеральных соединений выделены ионы кальция и магния, а также имеется железо и цинк. Минеральные компоненты (ионы кальция и магния) придают хромосомам пластичность, и их удаление делает хромосомы очень хрупкими.

4. Липиды. По данным Ля Кура липиды распределяются по всей длине митотических хромосом, а в интерфазе и телофазе они имеются только в гетерохроматических районах. Предполагается, что липиды входят в состав нуклеогистона, но их структура и значение пока неясны.

В интерфазном ядре различные участки хромосом неоднородно окрашиваются основными красителями. Наиболее интенсивно окрашивающиеся участки называются гетерохроматиновыми, слабо – эухроматиновыми.

Гетерохроматиновые участки в интерфазе не деспирализуются и сохраняются в виде хромоцентров. Локализация их в различных хромосомах неодинакова. Эухроматиновые участки хромосом во время интерфазы находятся в деспирализованном состоянии и вновь спирализуются в профазе следующего деления. Эти участки содержат основной комплекс генов, поэтому их считают активной зоной хромосом.

Молекулярное строение ДНК гетерохроматиновых участков хромосом более лабильно по сравнению со строением ДНК эухроматиновых участков. Гетерохроматиновые участки не содержат генов, контролирующих развитие признаков организмов, а оказывают лишь количественное их проявление, а так как эти участки в генетическом отношении инертны, то их потеря не отражается на функционировании клетки. При воздействии различными химическими реактивами хромосомы разрываются именно в этих местах.

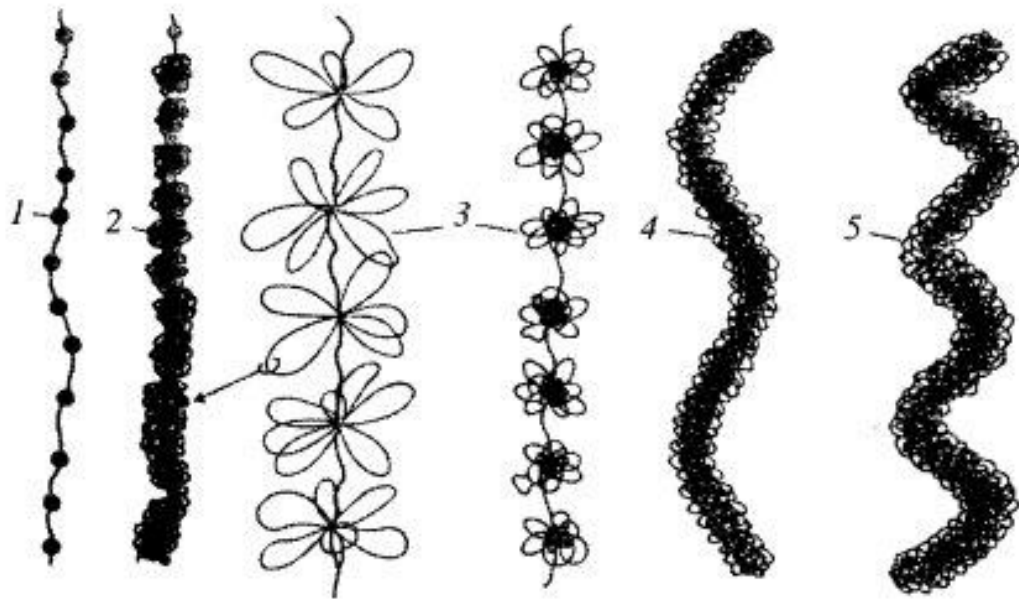
2.4. Уровни компактизации

В ядре эукариотической клетки ДНК упакована в хроматин. Это характерная особенность организации генома эукариот. Линейные размеры ДНК значительно превышают диаметр клетки. При упаковке ДНК в клеточном ядре происходит многократное сокращение линейных размеров ДНК (компактизация) (рис. 17).

Выделяют следующие уровни компактизации:

1. Нуклеосомный. Нуклеосома – дисковидная частица, которая образуется в результате скопления белка гистона. Каждая нуклеосома содержит примерно 200 нуклеотидных пар ДНК, связанной с октамерной частицей, состоящей из белков-гистонов – по две копии H2A, H2B, H3 и H4. Первые два (H3 и H4) богаты аргинином, два другие (H2A и H2B) – лизином. Это сердцевинные гистоны. Молекула гистона H1 является

мономером и расположена снаружи нуклеосомы, т.к. ее удаление не влияет на структуру частицы.



1 – нуклеосома, 2 – нуклеомер «сверхбусина», 3 – хромомер, 4 – хромонема, 5 – хромосома

Рисунок 17. Схема различных уровней компактизации.

Молекула ДНК образует два неполных витка вокруг октамера. Период такой организации ДНК – примерно 200 нуклеотидных пар ДНК. Участок ДНК между двумя нуклеосомами называется линкером, т.е. ДНК длиной 146 нуклеотидных пар обматывается вокруг октамера, еще около 50 нуклеотидных пар приходится на линкер. Сокращение длины хромосомы за счёт этого уровня – в 6,2 раза.

2. Нуклеомерный («сверхбусина»). Это фибрилла, состоящая из нуклеомеров (сближенных нуклеосом) и одиночных нуклеосом. Характер упаковки нуклеосом в составе фибриллы хроматина диаметром 30 нм может быть различен: по типу соленоида (спиральный тип укладки), или по нуклеомерному типу (4-12 нуклеосом образуют глобулу). Нуклеомерная укладка хроматина содействует укорочению нити ДНК приблизительно в 6 раз, а оба уровня приводят к компактизации ДНК в среднем в 50 раз (42-60).

3. Хромомерный или петлевой. Образуются петли фибрилл ДНП, объединенных скрепками из негистоновых фибрилл.

4. Хромонемный. Петли укладываются в стопки (хромонемы).

5. Хромосомный. Хромонемы сближаются, получают плотные образования, хорошо видимые в световой микроскоп – хромосомы.

2.5. Нарушение строения хромосом

Нарушение структуры хромосом происходит в результате спонтанных или спровоцированных изменений:

- Генные (точковые) мутации изменения происходят на молекулярном уровне;
- Аберрации: делеции, дупликации, транслокации, инверсии.

Делеция (лат. *deletio* – уничтожение) – хромосомная aberrация (перестройка), при которой происходит потеря участка хромосомы (рисунок 16). Причиной может быть разрыв хромосомы или результат неравного кроссинговера.

Делеции могут быть интерстициальные (потеря внутреннего участка) и терминальные (потеря концевой участка).

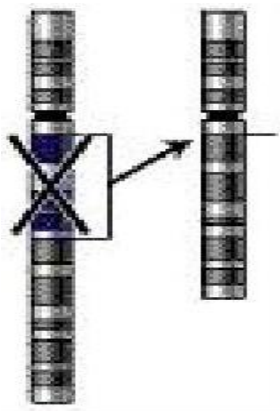


Рисунок 16 – Делеция

Дупликации (лат. *duplicatio* – удвоение) – структурная хромосомная мутация, заключающаяся в удвоении участка хромосомы (рисунок 17).

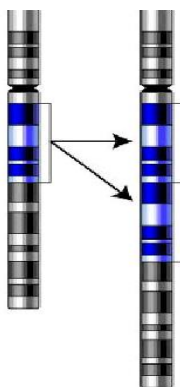


Рисунок 17 – Дупликация

Транслокация – тип хромосомной мутации, в ходе которой происходит обмен участками негомологичных хромосом, но общее число генов не изменяется.

Инверсии – это изменение структуры хромосом, вызванное поворотом одного из внутренних участков на 180 °.

2.8. Понятие кроссинговер и его типы

После вторичного открытия законов Менделя, выяснилось, что при полигибридном скрещивании часто не удается получить менделевское расщепление. Гены попадали в одну гамету вместе, т. е. были сцеплены друг с другом.

Впервые явление сцепленного наследования было открыто английскими генетиками У. Бетсоном и Р. Пеннетом (1906 г.) при изучении наследования окраски цветков и формы пыльцевых зерен у душистого горошка. Позднее Т. Морган (1910 г.) раскрыл данное явление на плодовой мушке – дрозофиле. Ему удалось установить параллелизм между числом групп сцепления и числом хромосом.

В каждом подобном случае сцепление оказывалось не полным, так как при дальнейшем скрещивании F₁ появлялось некоторое количество потомков рекомбинантного типа, но их количество было меньше, чем при независимом скрещивании. Цитологические исследования доказали, что рекомбинации генов связаны с обменом участками между гомологичных хромосомами. Механизм мейотической рекомбинации связан с поведением в мейозе гомологичных хромосом и в первую очередь с образованием хиазм. Эти рекомбинации приводят к новому сочетанию признаков у потомков, по которым различались родители.

2.9. Генетическое картирование

Генетической картой хромосом называется схематическое изображение относительного положения генов, находящихся в одной группе сцепления.

В настоящее время составлены генетические карты для дрозофилы, кукурузы (рис. 18), томата, ячменя, гороха, львиного зева, нейроспоры и некоторых других видов организмов.

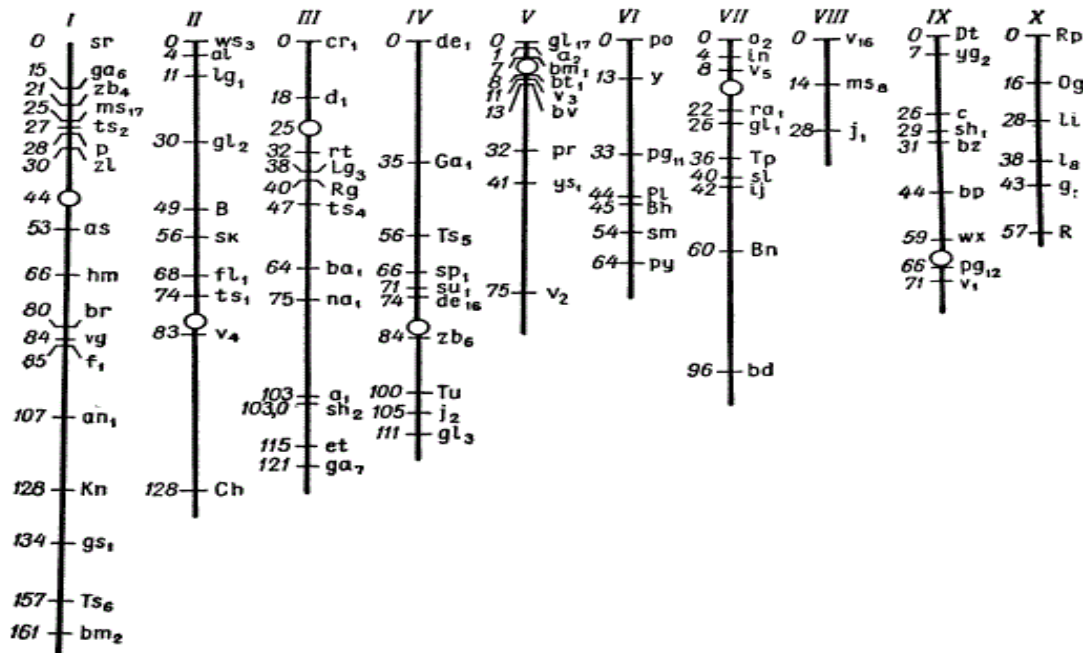


Рис. Генетическая карта хромосом кукурузы

При составлении генетических карт в первую очередь определяют группы сцепления (I, II, III и т. д.).

Затем в каждой группе сцепления последовательно записывают местоположение гена, указывая его расстояние от точки хромосомы, условно принятой за нулевую. Опре-е группы сцепления в к-й может нах-ся картир-й ген начинается с опр-я того, наход. он в аутосоме,

либо сцеплен с полом. Если они совпадают, то ген расположен в аутосоме, если различны, то сцеплен с полом.

Цитологические карты хромосом – схематическое изображение хромосом с указанием мест фактического размещения отдельных генов, полученное с помощью цитологических методов.

Для построения цитологических карт хромосом используют данные анализа хромосомных перестроек (вставки, делеции и др.) и, сопоставляя изменения морфологических признаков хромосом при этих перестройках с изменениями генетических свойств организма, устанавливают место того или иного гена в хромосоме.

Сопоставление цитологических карт хромосом с генетическими показало, что физическое расстояние между генами в хромосомах не соответствует генетическому (видимо, частота кроссинговера неодинакова в разных участках хромосом), поэтому плотность распределения генов на цитологических и генетических картах хромосом различна (рис. 19).

Так было установлено важное генетическое явление — неравномерность частот перекреста по длине хромосомы.

Линейное расположение генов и их последовательность, установленные генетическими методами, подтверждаются цитологическими картами хромосом.

Цитологические карты хромосом многих организмов и оценивается частотой рекомбинации между генами, измеряется в сантиморганах (сМ).

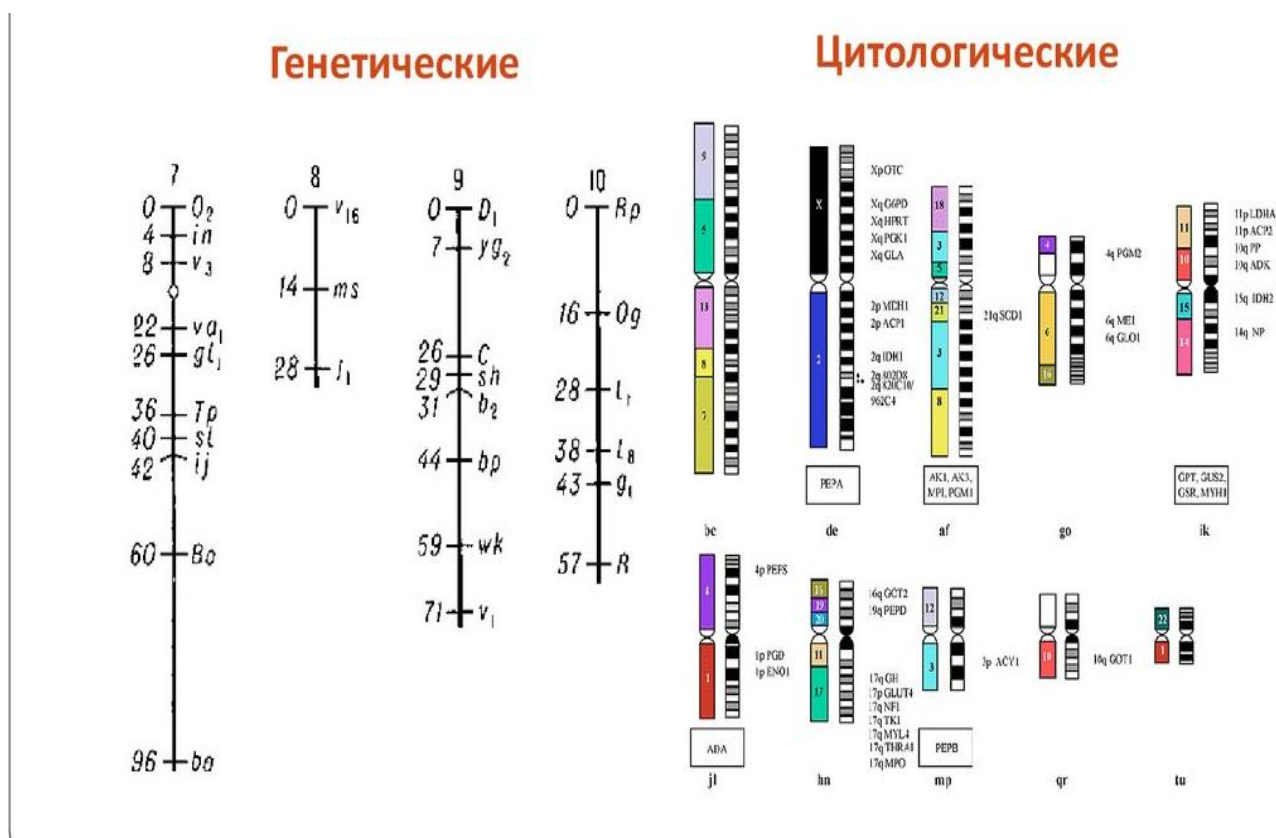


Рисунок 19. Карта хромосом человека

2.10. Факторы, вызывающие нарушение кроссинговера

Факторы, которые влияют на ход кроссинговера можно разделить на генетические, другие биологические и абиотические.

Генетические факторы.

1. Положение участка в хромосоме относительно центromеры. Исследования указывают, что частота рекомбинаций в каком-либо участке хромосомы зависит от его физического расстояния от центromеры.

2. Гетерозиготность по хромосомным перестройкам. У гетерозигот по хромосомным перестройкам кроссинговер в хромосомах, затронутых перестройкой, подавляется из-за нарушений конъюгации

3. Межхромосомный эффект. Хромосомы осуществляют свою рекомбинационную функцию независимо, а в единой системе всего кариотипа.

4. Влияние генных мутаций. Выявление генов, мутации которых повышают или снижают частоту кроссинговера, позволяют выявлять существенные компоненты той системы в клетке, которая обеспечивает осуществление мейотического кроссинговера и важнейшие этапы этого процесса.

Другие биологические факторы.

Различные типы излучений: ультрафиолетовый свет, рентгеновские и у-лучи, корпускулярное излучение - как правило повышают частоту рекомбинации, вызывая одно- и двунитевые разрывы в ДНК хромосом.

Влияние излучения может быть специфично для определенных участков хромосом.

У *D. melanogaster* частота рекомбинации повышается в прицентromерных районах, в то время как в дистальных рекомбинация подавляется.

Многие химические агенты, нарушающие структуру ДНК или препятствующие ее нормальной репликации (вещества, алкилирующие и дезаминирующие основания, нитрозосоединения и др.), также повышают частоту кроссинговера.

Большинство таких агентов одновременно являются мутагенными факторами.

Зависимость частоты рекомбинаций зависит от возрастных параметров (рис. 20, 21)

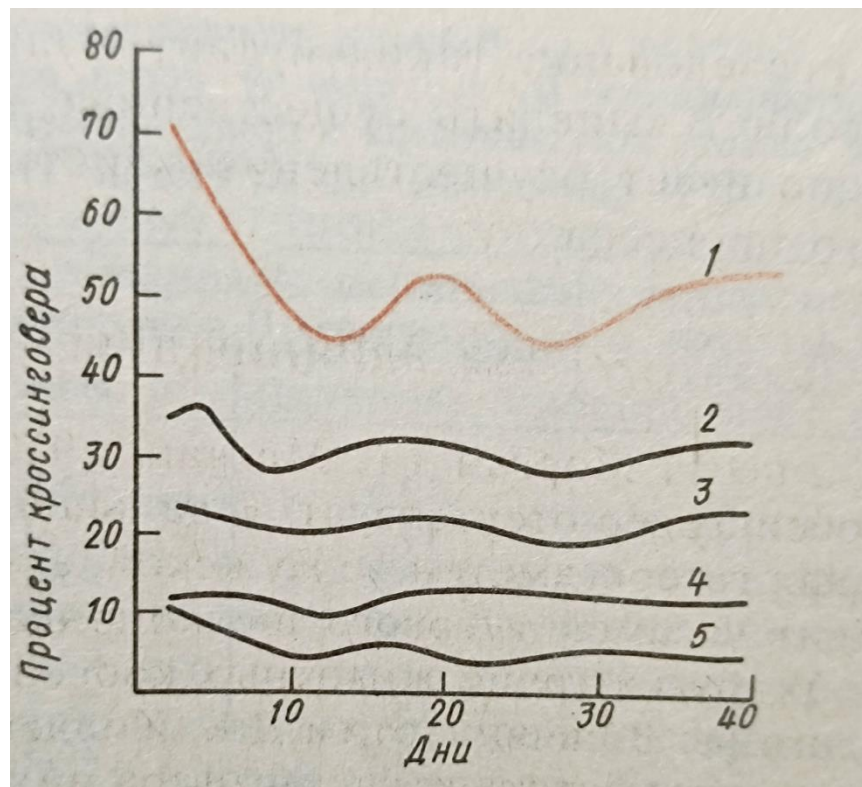


Рисунок 20. Зависимость частоты рекомбинации в нескольких интервалах хромосомы III дрозофилы от возраста самок: 1 – Суммарная частота рекомбинации в разных интервалах;

2.– Интервал между ru – D; 3 – Интервал между ru – h; 4– Интервал между h – D или ss – e, одинаково удалены от центromера в левом и правом плечах; 5 – интервал p-ss

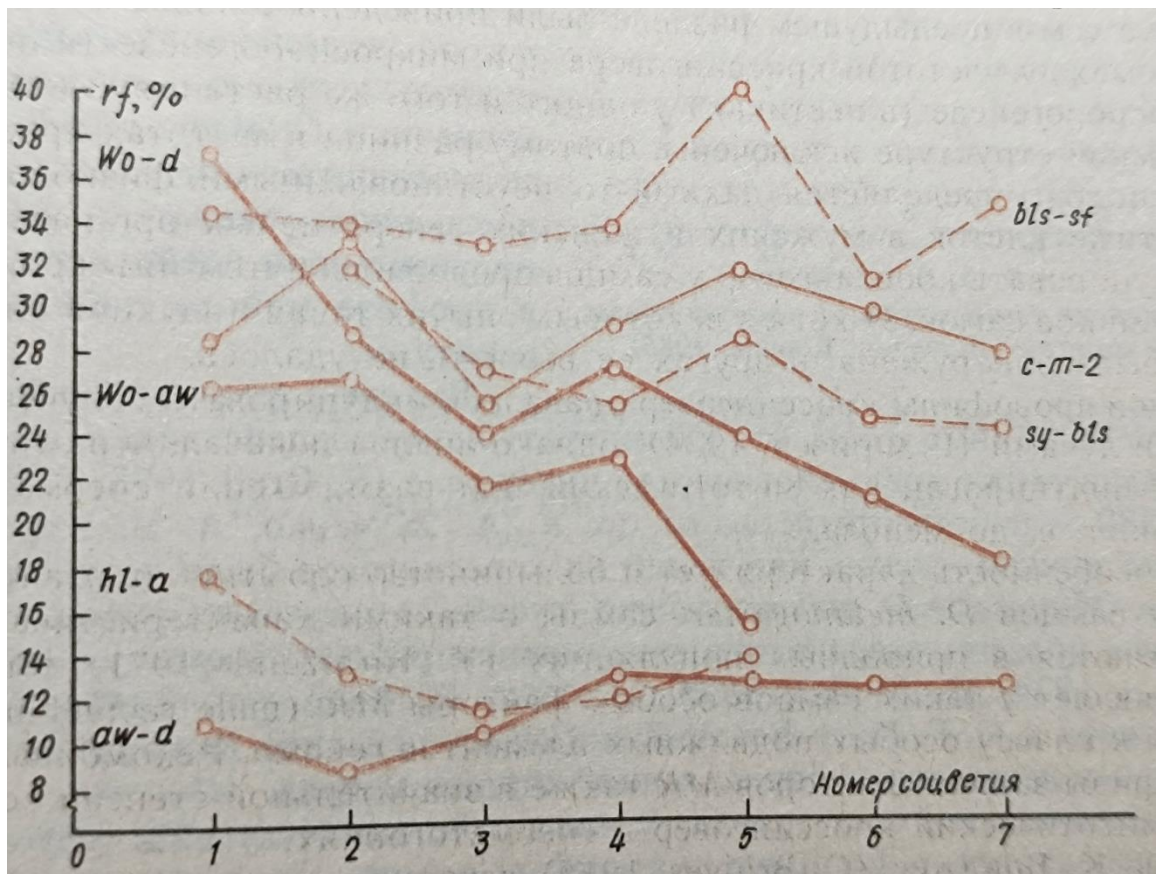


Рисунок 21. Возрастная изменчивость частоты кроссинговера у томатов в интервалах wo – d и aw – d хромосомы 2, bls – sf и sy – blis хромосомы 3, c – m2 и hl – a хромосомы 11

Абиотические факторы. Оптимальная температура 22 градуса, значения рекомбинаций наименьшее. Возрастает по мере отклонения температуры от оптимального значения в сторону повышения и понижения температуры (табл. 1). Ослабевает ли кроссинговер при более низкой или высокой температуре трудно, так как данные температуры близки к пороговым за которыми следует повышение стерильности и снижение жизнеспособности.

Таблица 1. Влияние температуры культивирования дрозофилы перед вылетом на частоту кроссинговера в прицентрометных районах

Температура °C	Частота кроссинговера (%) в интервале II хромосомы	
	b-pr	pr-c
9	13,6	25,8
13	17,5	27,2
17,5	8,2	23,0
22	6,0	19,6
29	8,7	22,5
31	18,2	26,7
32	15,4	26,5

Данные о влиянии биологических и абиотических факторов на кроссинговер показывают, что определённые, эталонные характеристики генетических карт хромосом вида могут быть воспроизведены лишь при соблюдении ряда «эталонных» условий: температура, естественный фон ионизирующей радиации, ионный состав, а также пол, возраст и главное – определённые показатели свойственные виду структуры кариотипа

(отсутствие гетерозиготности по хромосомным перестройкам, отсутствие гетерогенности по мутациям, влияющим на рекомбинацию и т. п.

2.11. Двойной кроссинговер. Неравный кроссинговер и его значение

Перекрест может происходить сразу в нескольких точках, т. е. гомологичные хромосомы могут скручиваться и образовывать перекресты в нескольких точках (рис. 22). Следовательно, перекрест может быть: одинарным, двойным, тройным, множественным.

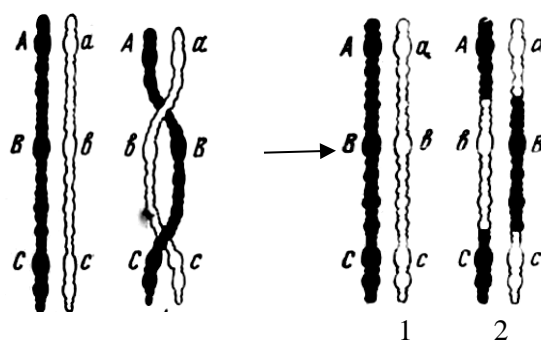


Рис. 22. Схема двойного перекреста хромосом и находящихся в них генов:
1 – отсутствие кроссинговера; 2 – двойной кроссинговер между генами А и В и В и С.

При этом, чем в большем числе точек происходит кроссинговер, тем большее число рекомбинантных гамет и особей можно получить в потомстве.

2. Решить типовую задачу на одинарный кроссинговер, происходящий в двух точках

Пример.

У кукурузы в IX хромосоме локализованы гены *c*, *sh*, *bp*, детерминирующие рецессивные признаки зерновки: ген *c* – окрашенный алейрон, ген *sh* – морщинистую форму, ген *bp* – коричневую окраску перикарпа.

Скрещивали гомозиготную линию, имеющую доминантные признаки (неокрашенный алейрон, гладкую форму, светлый перикарп), с линией, у которой все признаки были в рецессивном состоянии. Гибриды F_1 скрещивали с линией-анализатором и получили 400 растений F_2 , из которых 6 имели зерновки с окрашенным алейроном, гладкой формы и светлым перикарпом, а 30 – имели зерновки с неокрашенным алейроном, гладкой формы и коричневым перикарпом.

1. Сколько растений имели зерновки с неокрашенным алейроном, морщинистой формы и с коричневым перикарпом (%)?
2. Сколько растений могли иметь зерновки с окрашенным алейроном, морщинистой формы и с коричневым перикарпом (%)?
3. Чему равно расстояние в морганидах между генами *c* и *sh*?
4. Какое расстояние в процентах кроссинговера между генами *sh* и *bp*?
5. Чему равно расстояние в морганидах между генами *c* и *bp*?

Решение.

1. Записываем объект исследования, изучаемые признаки и обозначения аллелей.

Кукуруза

Окраска алейронового слоя;

Характер поверхности алейрона;

Окраска перикарпа:

На 1 часть кроссоверных особей между генами с и sh приходится 6 растений (12 растений : 2 части). Количество кроссоверных особей между генами с и sh в процентах составляет 3 %:

$$\begin{array}{l} 400 \text{ растений составляет } 100 \% ; \\ 12 \text{ растений} \quad \quad \quad - \quad \quad x \% . \\ x = \frac{12 \cdot 100}{400} = 3 \% . \end{array}$$

Таким образом, на 1 часть кроссоверных особей между генами с и sh в процентах приходится 1,5 % (3 % : 2 части).

На 1 часть кроссоверных особей между генами sh и br приходится 30 растений (60 растений : 2 части). Количество кроссоверных особей между генами sh и br в процентах составляет 15 %:

$$\begin{array}{l} 400 \text{ растений составляет } 100 \% ; \\ 60 \text{ растений} \quad \quad \quad - \quad \quad x \% . \\ x = \frac{60 \cdot 100}{400} = 15 \% . \end{array}$$

Таким образом, на 1 часть кроссоверных особей между генами sh и br в процентах приходится 7,5 % (15 % : 2 части).

На 1 часть некроссоверных особей приходится 164 растения (400 – 12 – 60 = 328 растений : 2 части). На 1 часть некроссоверных особей в процентах приходится 41 % (100 – 3 – 15 = 82 % : 2 части)

6. *Находим расстояние между генами по формуле частоты кроссинговера (см. лабораторное занятие 13).*

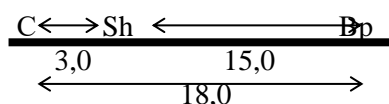
Расстояние между генами с и sh составляет 3 %:

$$K_{c-sh} = \frac{12}{400} \cdot 100 = 3 \% .$$

Расстояние между генами sh и br составляет 15 %:

$$K_{sh-br} = \frac{60}{400} \cdot 100 = 15 \% .$$

Расстояние между генами с и br составляет 18 % (3 % + 15 %), или 18 морганид.



Ответы.

- 1,5 % растений F_a имели зерновки с неокрашенным алейроном, морщинистой формы и с коричневым перикарпом.
- 41 % растений F_a могли иметь зерновки с окрашенным алейроном, морщинистой формы и с коричневым перикарпом.
- Расстояние между генами с и sh составляет 3 морганиды.
- Расстояние между генами sh и br составляет 15 %.
- Расстояние между генами с и br составляет 18 морганид.

Неравный кроссинговер – это тип дубликации гена или события делеции, при котором последовательность в одной цепи удаляется и заменяется дублированием из сестринской хроматиды в митозе или из гомологичной хромосомы во время мейоза.

Это тип хромосомного кроссинговера между гомологичными последовательностями, которые не спарены точно (рис. 23).

генами *a* и *b*, 2 типа с участием кроссинговера между генами *b* и *c*, 2 типа с участием двойного кроссинговера.

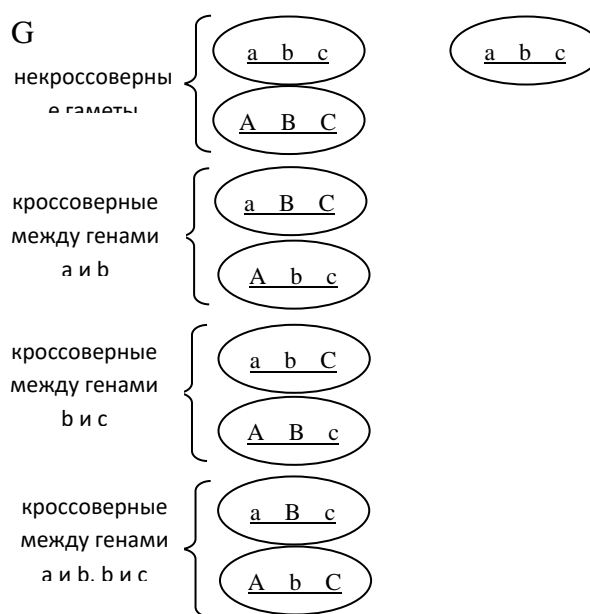
При редукционном делении в анафазе хромосомы расходятся к полюсам и гаметы получают гаплоидный набор. Следовательно, при расхождении хромосом в одни клетки попадут хромосомы с первоначальной комбинацией генов (ABC) и (abc) без перекреста, образуя некроссоверные гаметы. Если произошел перекрест между генами *a* и *b*, то кроссоверные гаметы будут содержать следующие гены (Abc) и (aBC). Перекрест может произойти также между генами *b* и *c*, и тогда гаметы будут иметь следующее сочетание генов (ABc) и (abC). Перекрест может также происходить одновременно в 2-х точках, т. е. между генами *a* и *b*, *b* и *c*. В этом случае относительное положение генов *A* и *C*, далеко расположенных друг от друга не изменится, и гаметы будут иметь следующий вид (aBc) и (AbC).

Таким образом, при двойном перекресте гетерозигота по трем генам дает 8 типов гамет: (ABC); (abc); (Abc); (aBC); (abC); (ABc); (AbC); (aBc).

4. Записываем схему скрещивания гибрида F_1 с линией-анализатором. Выписываем гамету, которую может образовать линия-анализатор.

5. Получаем потомство от анализирующего скрещивания и рассчитываем число растений, приходящихся на каждый класс.

В результате анализирующего скрещивания получили 8 типов потомков, из которых первые два образовались от независимого комбинирования, т. е. некроссоверные, следующие две пары – в результате двух простых перекрестов между *a* и *b*, *b* и *c*, последние два типа – в результате двойного перекреста.



F_a	<table border="0"> <tr><td><u>a</u> <u>b</u> <u>c</u></td></tr> <tr><td>a b c</td></tr> <tr><td><u>A</u> <u>B</u> <u>C</u></td></tr> <tr><td>a b c</td></tr> <tr><td><u>A</u> <u>b</u> <u>c</u></td></tr> <tr><td>a b c</td></tr> <tr><td><u>a</u> <u>B</u> <u>C</u></td></tr> <tr><td>a B C</td></tr> </table>	<u>a</u> <u>b</u> <u>c</u>	a b c	<u>A</u> <u>B</u> <u>C</u>	a b c	<u>A</u> <u>b</u> <u>c</u>	a b c	<u>a</u> <u>B</u> <u>C</u>	a B C	<table border="0"> <tr><td>желтые блестящие надрезанные</td></tr> <tr><td>зеленые матовые нормальные</td></tr> <tr><td>зеленые блестящие надрезанные</td></tr> <tr><td>желтые матовые нормальные</td></tr> </table>	желтые блестящие надрезанные	зеленые матовые нормальные	зеленые блестящие надрезанные	желтые матовые нормальные	<p>Некроссоверные особи: 2 части $100 - 10 - 20 - 3,6 = 66,4\%$ (720 - 72 - 144 - 26 = 478 растений)</p> <p>Кроссоверные особи между <i>a</i> и <i>b</i>: 2 части 10 % (72 растения)</p>
<u>a</u> <u>b</u> <u>c</u>															
a b c															
<u>A</u> <u>B</u> <u>C</u>															
a b c															
<u>A</u> <u>b</u> <u>c</u>															
a b c															
<u>a</u> <u>B</u> <u>C</u>															
a B C															
желтые блестящие надрезанные															
зеленые матовые нормальные															
зеленые блестящие надрезанные															
желтые матовые нормальные															

a b c		}	
A B c			
a b c			Кроссоверные особи между <i>b</i> и <i>c</i> :
a b C			
a b c			2 части 20 % (144 растения %)
A b C			
a b c			Двойные кроссоверы между <i>a</i> и <i>b</i> , <i>b</i> и <i>c</i> :
a B c			
a b c			2 части 3,6 % (26 растений)
a b c			

На 1 часть кроссоверных особей между генами *a* и *b* в процентах приходится 5 % (10 % : 2 части). Количество кроссоверных особей между генами *a* и *b* составляет 72 растения:

$$720 \text{ растений составляет } 100 \%;$$

$$x \text{ растений} \quad - \quad 10 \%.$$

$$x = \frac{720 \cdot 10}{100} = 72 \text{ растения.}$$

Таким образом, на 1 часть кроссоверных особей между генами *a* и *b* приходится 36 растений (72 растения : 2 части).

На 1 часть кроссоверных особей между генами *b* и *c* в процентах приходится 10 % (20 % : 2 части). Количество кроссоверных особей между генами *b* и *c* составляет 144 растения:

$$720 \text{ растений составляет } 100 \%;$$

$$x \text{ растений} \quad - \quad 20 \%.$$

$$x = \frac{720 \cdot 20}{100} = 144 \text{ растения.}$$

Таким образом, на 1 часть кроссоверных особей между генами *b* и *c* приходится 72 растения (144 растения : 2 части).

На 1 часть двойных кроссоверов в процентах приходится 1,8 % (3,6 % : 2 части). Количество двойных кроссоверов составляет 26 растения:

$$720 \text{ растений составляет } 100 \%;$$

$$x \text{ растений} \quad - \quad 3,6 \%.$$

$$x = \frac{720 \cdot 3,6}{100} = 26 \text{ растений.}$$

Таким образом, на 1 часть двойных кроссоверов приходится 13 растения (26 растений : 2 части).

На 1 часть некроссоверных особей приходится 239 растений ($720 - 72 - 144 - 26 = 478$ растений : 2 части). На 1 часть нехроссоверных особей в процентах приходится 33,2 % ($100 - 10 - 20 - 3,6 = 66,4$ % : 2 части)

б. Находим расстояние между генами.

Согласно условию, процент перекреста между генами *a* и *b* – 10 %. Это значит, что количество особей с генотипами $\frac{aBC}{abc}$ и $\frac{Abc}{abc}$ – 10 %, между генами *b* и *c* – 20 % и особей с генотипами $\frac{abC}{abc}$ и $\frac{ABc}{abc}$ тоже 20 %.

Как известно, процент перекреста показывает расстояние между генами в хромосоме. Следовательно, расстояние между генами а и в также равно 10 %, между генами в и с – 20%, теоретически ожидаемое расстояние между генами а и с будет равно 10 % + 20 %, т. е. 30 %.

Однако фактически при множественных перекрестах наблюдается подавление одного перекреста другими в близлежащих точках (в силу прочности водородных связей перекрест, произошедший в одной точке, мешает перекресту в близлежащей точке). Это явление получило название *интерференции*.

В результате интерференции процент ожидаемых двойных разрывов не совпадает, с фактически совершающимися разрывами, т. е. фактическое расстояние между генами а и с будет меньше теоретически вычисленного на величину двойных перекрестов.

Теоретическая величина двойных перекрестов вычисляется путем перемножения произошедших перекрестов между а–в и в–с: $\frac{10\% \cdot 20\%}{100} = 2$, т. к. перекрест произошел в двух точках, то количество двойных перекрестов будет $2 \cdot 2 = 4$.

Следовательно, фактическое расстояние между генами а и с будет равно $30 - 4 = 26$ %.

Отношение фактически полученных двойных перекрестов к теоретически ожидаемым дает нам представление о *коэффициенте коинциденции* (формула 1).

$$K_o = \frac{\Phi_{a-b-c}}{T_{a-b-c}}, \quad (1)$$

где Φ_{a-b-c} – фактически получено двойных перекрестов, %;

T_{a-b-c} – теоретически ожидается двойных перекрестов, %;

В нашем примере коэффициент коинциденции составляет 0,9:

$$K_o = \frac{3,6}{4} = 0,9.$$

Если коэффициент коинциденции будет равен единице, то интерференция отсутствует. Таким образом, в потомстве при анализирующем скрещивании в данном примере будет: некроссоверных особей 66 %, кроссоверных одинарного перекреста по генам АВ – 10 %, генам ВС – 20, двойных кроссоверных – 4 %.

Если $C < 1$, то интерференция положительная, т. е. один обмен препятствует обмену на соседнем участке хромосомы, если $C > 1$, то один обмен как бы стимулирует дополнительные обмены на соседних участках, если $C = 0$, то образование одной хиазмы полностью исключает образование другой.

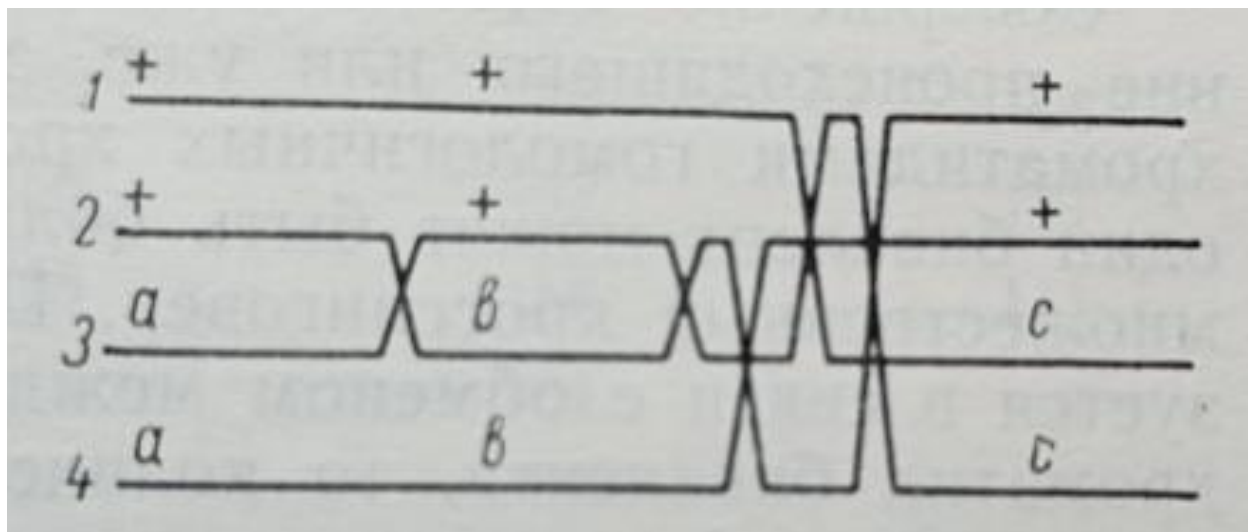


Рисунок 24. Возможные рекомбинации хроматид в результате двойного кроссинговера

Обмен участками между несестринскими хроматидами происходит перед образованием хиазм, а хиазматипия является следствием обмена. Каждая хиазма соответствует местам уже произошедших генетических кроссинговера (рис. 25).

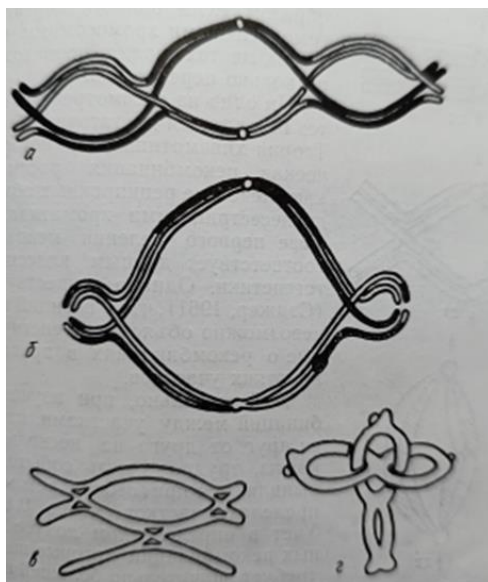


Рисунок 25. Схема частичной хиазматипии: а – кроссинговер произошел, б – произошла некоторая терминализация хиазм, в – тривалет, г – вплетенные биваленты, образование которых невозможно по классической теории

После образования петель между хиазмами в диплотенной стадии происходит следующие явления:

1. Интенсивная спирализация хромосом, приводящая к сокращению и утолщению бивалентов;
2. Относительное вращение свободных концов бивалентов и петель между хиазмами;
3. Постепенное уменьшение числа хиазм (терминализация хиазм), что происходит в результате сползания хиазм к концам бивалентов (Дарлингтон).

Коэффициент терминализации – доля терминальных хиазм в данной клетке по отношению к общему числу перекрестов.

$$T = \frac{\text{число терминальных хиазм}}{\text{общее число хиазм}};$$

Число хиазм (Fq):

$$Fq = \frac{\text{общее число хиазм}}{\text{общее число бивалентов}}$$

