

Лекция 4

Сцепленное наследование и рекомбинация

Хромосомы

- Гены
 - Последовательности нуклеотидов в ДНК
 - Располагаются на хромосоме линейно

Сцепленные гены

- Гены расположенные на одной хромосоме
 - Вместе передаются от родителей потомству
 - Наследуются как один ген
 - Рекомбинация (кроссинговер) может нарушить сцепление генов

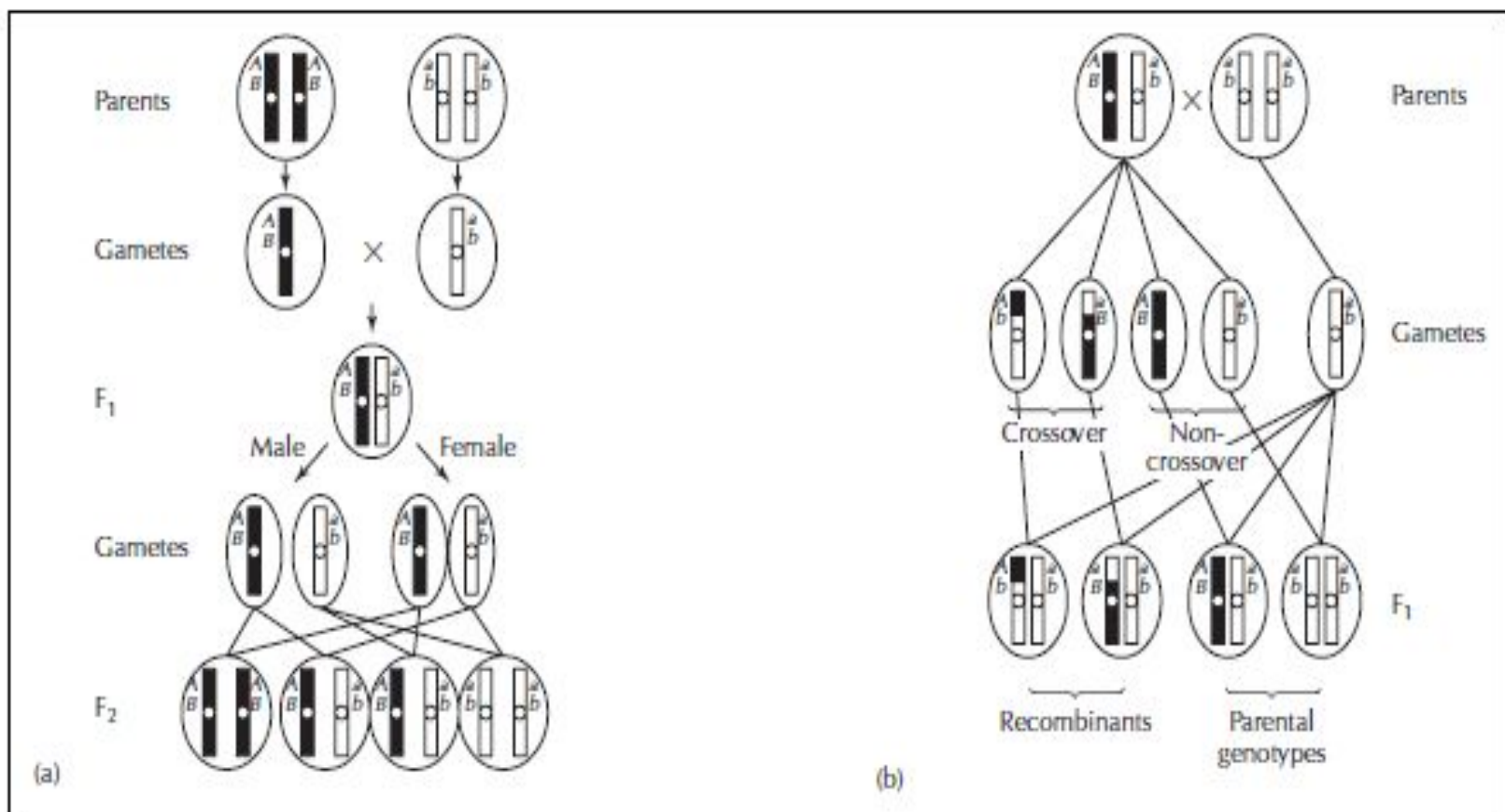
Генетическое сцепление и его последствия

- Генетическое сцепление - это явление, когда определенные **гены, передаются по наследству вместе.**
- Поскольку хромосомы распределяются в гаметы во время деления ядра, гены, которые они содержат, как правило, наследуются вместе, что нарушает постулат Менделя о независимом распределении генов.
- Гены в пределах одной хромосомы образуют **группу сцепления.**
- Следовательно, **число генетических групп сцепления** у вида соответствует **гаплоидному числу хромосом.**
- Гены в отдельных хромосомах, также как гены в одних и тех же хромосомах могут распределяться независимо. Когда гены в одной хромосоме распределены зависимо, то можно сказать, что они сцеплены
- Гены А и В, передаются как один ген (ген блок). Следствием этого сцепления (так называемого **полного сцепления**) является то, что, вместо девяти различных генотипов (как следовало бы ожидать согласно Менделевскому наследованию), только три различных генотипа получаются в F₂, в соотношении 1 (AABB): 2 (AaBb): 1 (aabb).

Генетическое сцепление.

(а) Сцепленные гены AB/ab передаются одним блоком от одного поколения к другому.

(б) Генетическое сцепление может быть нарушено в процессе рекомбинации.



Рекомбинация

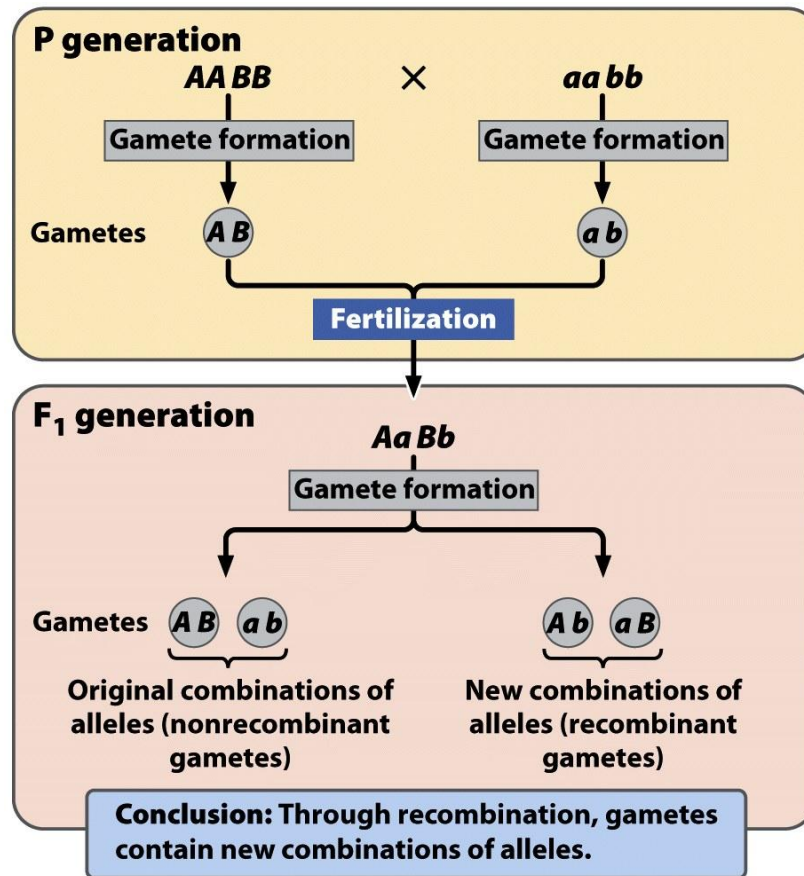


Figure 7-2
Genetics: A Conceptual Approach, Third Edition
© 2009 W. H. Freeman and Company

Генетическая рекомбинация

- Гомологичные хромосомы обмениваются участками, содержащими альтернативные аллели генов
- Обмен участками (кроссинговер) происходит в пахитене профазы 1 мейотического деления

Сцепленное наследование

Эксперимент.

Вопрос? Наследуются ли признаки «окраска цветка» и «форма пыльцевого зерна» независимо?

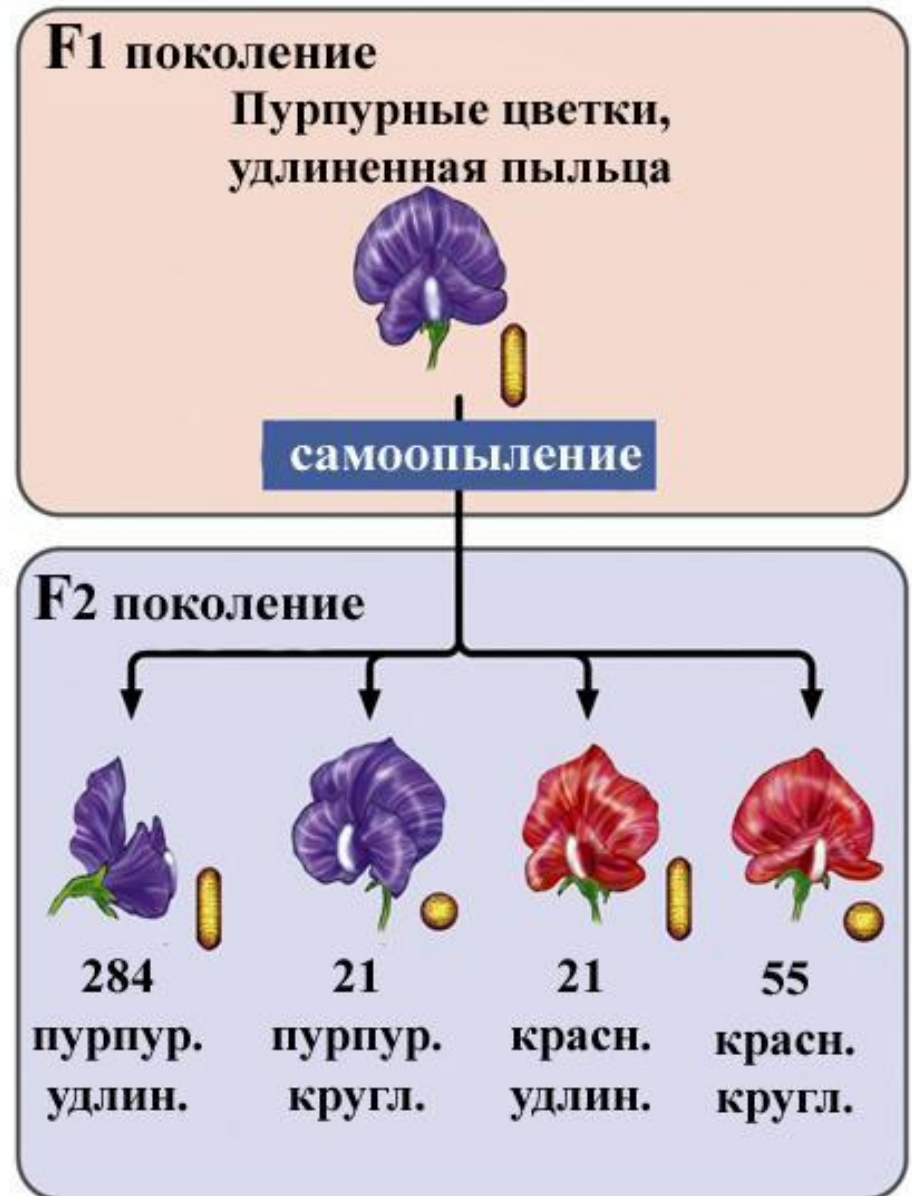


Сцепленное наследование

Результат

Вывод: Расщепление фенотипов в потомстве F2 не соответствует ожидаемому при независимом наследовании признаков соотношению 9:3:3:1

Ответ: Наследование признаков «окраска цветка» и «форма пыльцевого зерна» сцепленное, образование рекомбинантных форм растений в потомстве обусловлено кроссинговером



Сцепленные гены наследуются совместно, а кроссинговер приводит к их рекомбинации

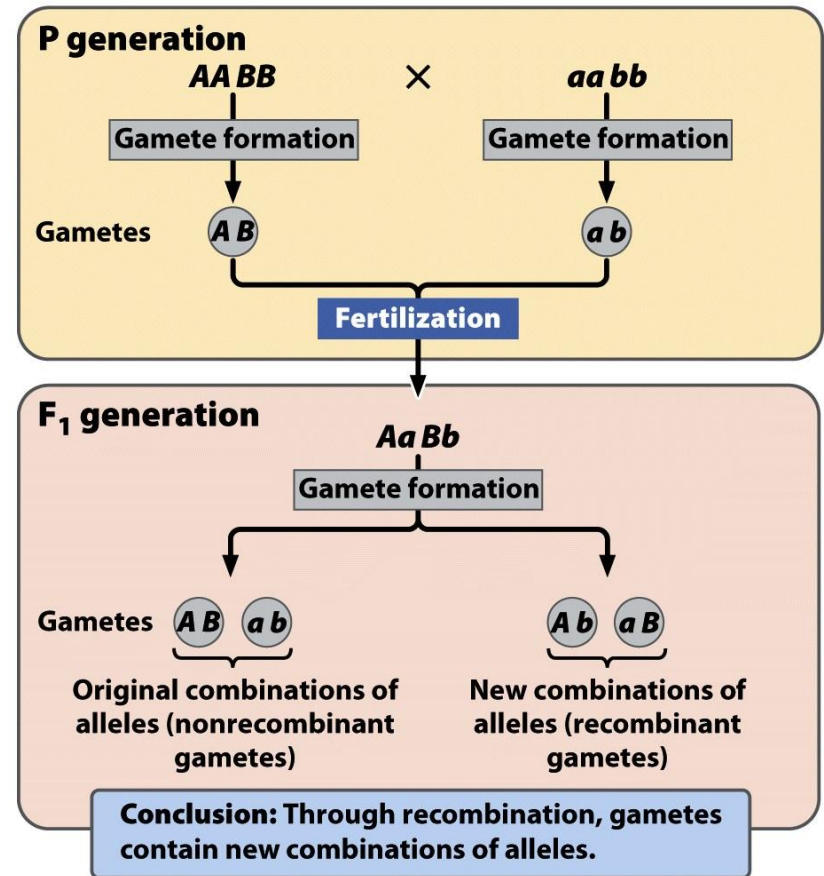
- Гены одной хромосомы
 - Сцепленные гены
 - Группа сцепления
- Путешествуют вместе во время мейоза



Сцепленные гены наследуются совместно, а кроссинговер приводит к их рекомбинации

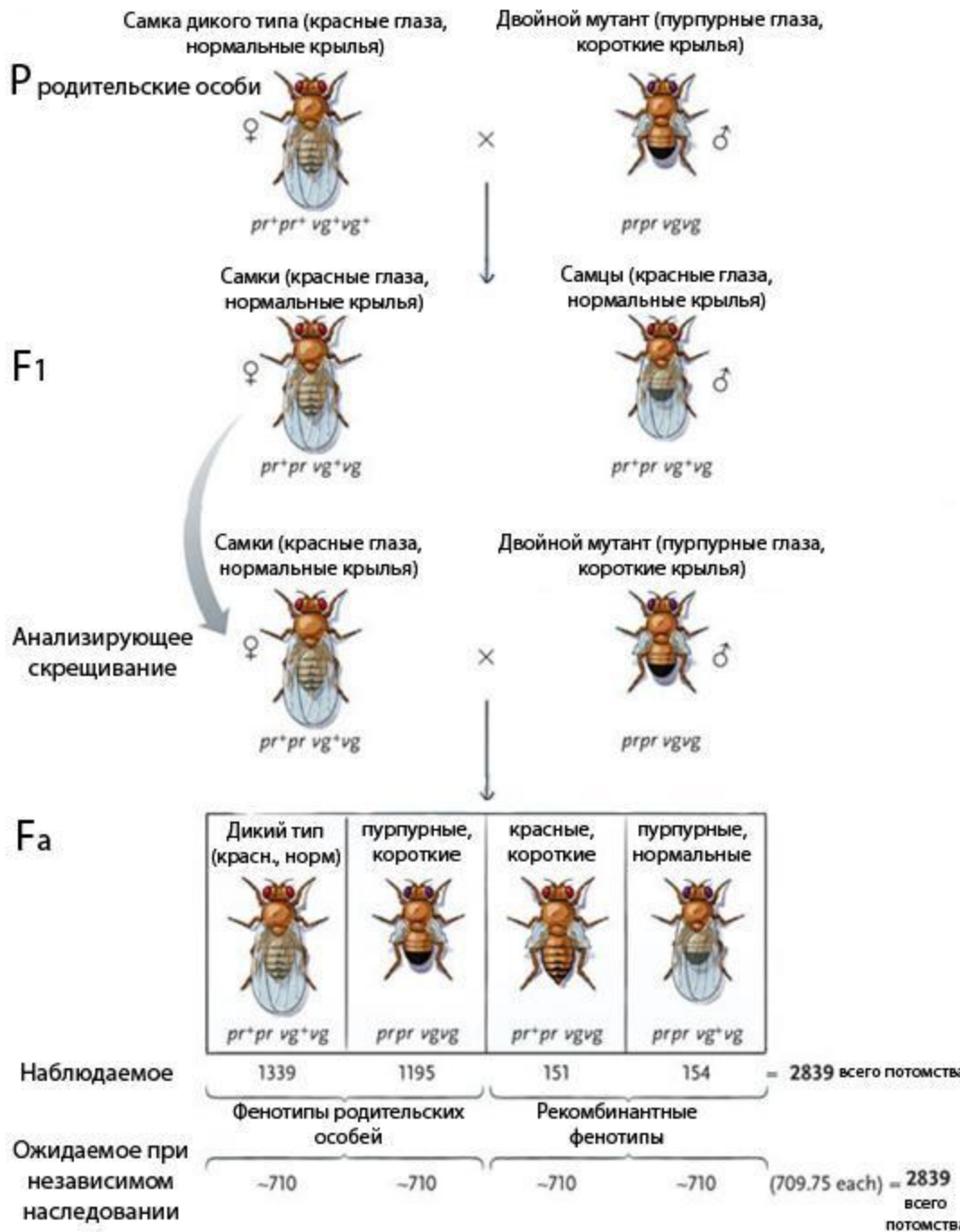
Особенности сцепленного наследования

- Полное сцепление приводит к формированию нерекомбинантных гамет и нерекомбинантного потомства.
- Кроссинговер между сцепленными генами приводит к рекомбинантным гаметам и рекомбинантному потомству.



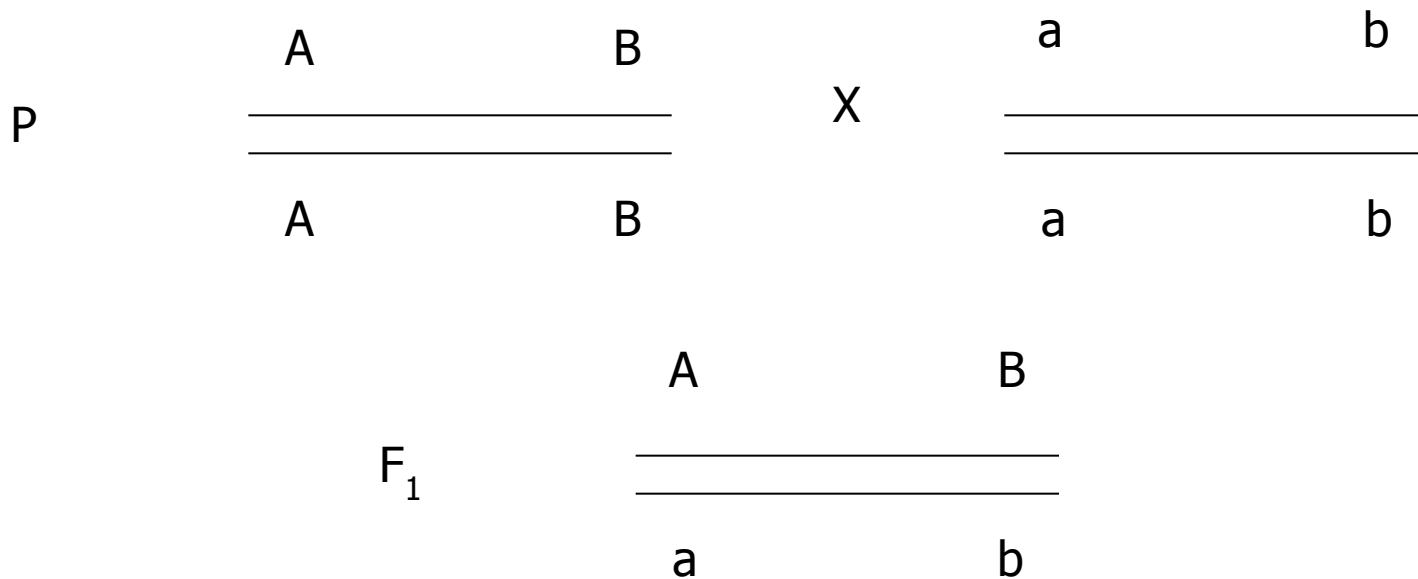
Доказательств о сцепления генов

Плодовая мушка
Drosophila melanogaster



Особенности сцепленного наследования

- Аллели указывают на гомологичных хромосомах



Особенности сцепленного наследования

- Принятые обозначения :

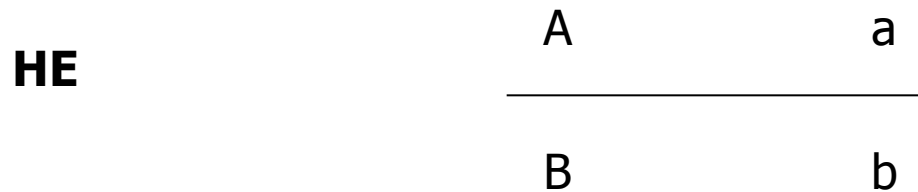
$$\begin{array}{c} P \end{array} \quad \begin{array}{cc} A & B \\ \hline A & B \end{array} \quad \times \quad \begin{array}{cc} a & b \\ \hline a & b \end{array}$$

$$F_1 \quad \begin{array}{cc} A & B \\ \hline a & b \end{array}$$

или AB/ab

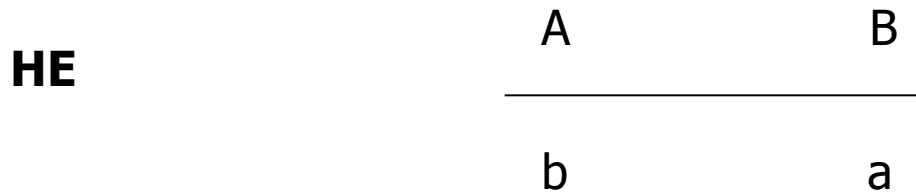
Особенности сцепленного наследования

- Необходимо запомнить, что
 - Аллели генов располагаются на одном участке гомологичных хромосом



Особенности сцепленного наследования

- Необходимо запомнить, что
 - Порядок расположения генов на гомологичных хромосомах одинаков



- К счастью для селекционеров **гены в хромосомах сцеплены не полностью**. Если бы это было так, то возможности селекции растений, генетического варьирования были бы очень ограниченными.
- Во время **мейоза** происходит феномен **кроссинговера** вызывающий рекомбинации или перемешивание сцепленных генов тем самым производя гаметы которые непохожи на материнские клетки.
- **Генетические рекомбинации** наиболее часто встречающийся **источник варьирования** у цветковых растений.
- Принимая во внимание, что разрушение сцепления желательно для создания так необходимого варьирования, селекционеры хотели бы иметь тесное сцепление желательных генов.
- В случае когда желательные гены тесно сцеплены, лучше оставить это сцепление без изменений
- С другой стороны существует несколько случаев, когда желательные гены сцеплены с нежелательными и в этом случае селекционеру необходимо разрушить эту связь, используя рекомбинации.
- Вероятность нарушения сцепления зависит от того, как тесно связаны гены в группы или блоки. Тесное сцепление (близкую связь) более трудно прервать, чем освободится от сцепления свободной связи.

Кроссинговер

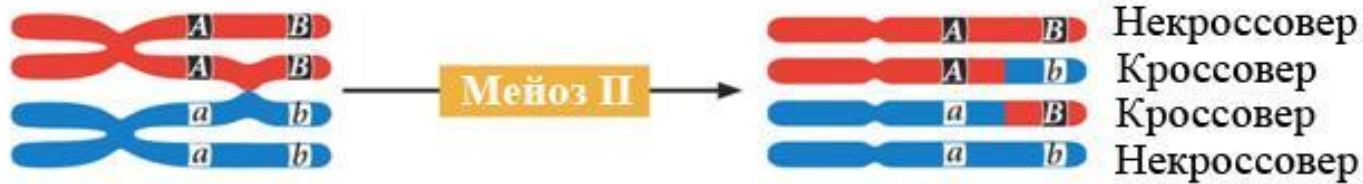
- **Кроссинговер** – процесс обмена участками несестринских хроматид гомологичных хромосом в профазе I мейоза
- Различают одинарный, двойной и множественный кроссинговер (в зависимости от числа точек разрывов хроматид)
- При кроссинговере происходит обмен равными участками хроматид с равным числом генов. Очень редко, встречается неравный кроссинговер – разрыв хроматид в неидентичных участках. Кроме того, исключительно редко, происходит митотический кроссинговер – обмен хроматидами гомологичных хромосом в профазе митоза
- На частоту кроссинговера оказывают влияние множество факторов: 1) генотип организма, 2) пол, 3) возраст, 4) наличие мутаций, 5) условия среды и др.
- Гаметы с хромосомами, претерпевшими кроссинговер, называются **кроссоверными** (рекомбинантными), с непретерпевшими – **некроссоверными** (нерекомбинантными)
- Соответственно организмы, возникшие от участия кроссоверных гамет называют **кроссоверами** или рекомбинантами, а возникшие без их участия – **некроссоверами** или нерекомбинантами

Схема кроссинговера

(a) Нет кроссинговера



(b) Кроссинговер



- Нет кроссинговера
 - Все хромосомы в гаметах нерекомбинантные

- Кроссинговер в профазе I
 - Половина гамет содержит нерекомбинантные хромосомы
 - Половина рекомбинантные

Цитологическое Доказательство

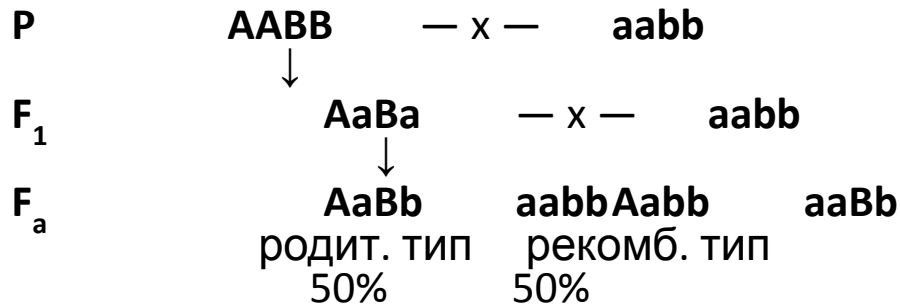
кроссинговера

- Г. Крейтон и Б. Мак-Клинтон создали линию кукурузы, в которой хромосомы IX пары оказались цитологически различными (гетероморфными).
- Одна была нормальной и несла гены: **c** (неокрашенный эндосперм) и **Wx** (крахмалистый эндосперм), другая имела утолщение (knob) одного плеча, а второе было длиннее нормального. Эта хромосома была помечена генами **C** (окрашенный эндосперм) и **wx** (восковидный эндосперм).
- При скрещивании обнаружили, что кроссоверные зерна неизменно содержали IX хромосому с обменявшимися участками: хромосому нормальной длины, но с утолщением или хромосому без утолщения, но удлинненную.
- Эти результаты подтвердили гипотезу Т. Моргана и его сотрудников о том, что кроссинговер представляет собой обмен участками гомологичных хромосом и что гены действи



Частота рекомбинации

- Т. Морган и А. Стертевант первыми высказали гипотезу о линейном расположении генов: чем дальше ген расположен от другого, тем чаще между ними происходит кроссинговер;
- **Частота рекомбинации** (rf, %) или частота кроссинговера измеряется отношением числа кроссоверных особей к общему числу особей в потомстве от анализирующего скрещивания;
- Единица расстояния между генами, равная 1%, называется «сантиморган» или сМ;
- Место, занимаемое геном в хромосоме строго фиксировано и называется **локусом**
- Частота кроссинговера варьирует от 0 до 50% и не может быть больше 50%, поскольку rf=50% обнаруживается в том случае, если гены не сцеплены:



Расчет частоты рекомбинации

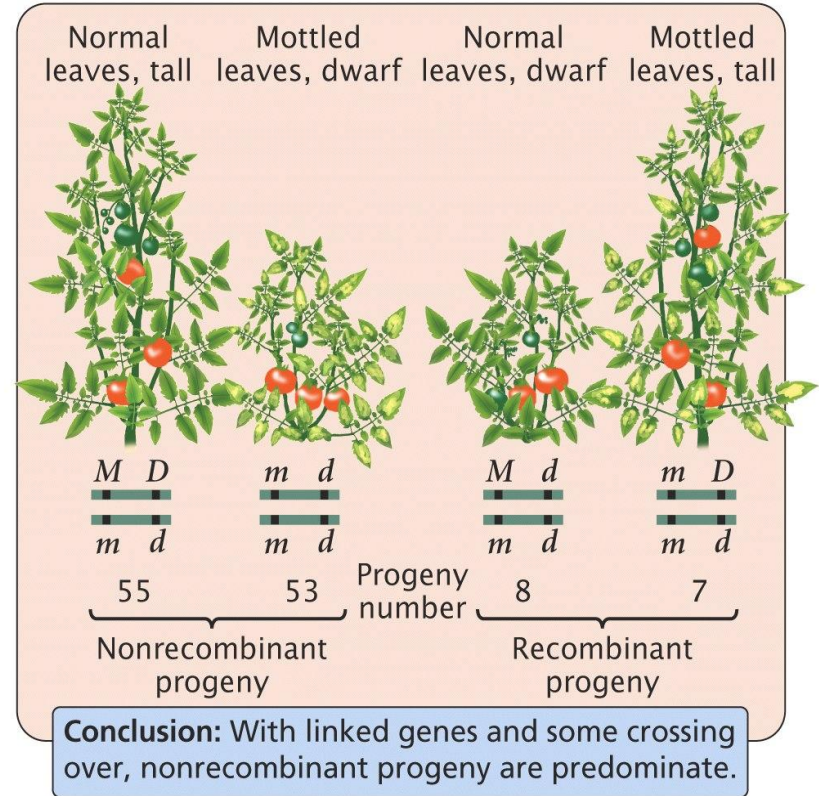
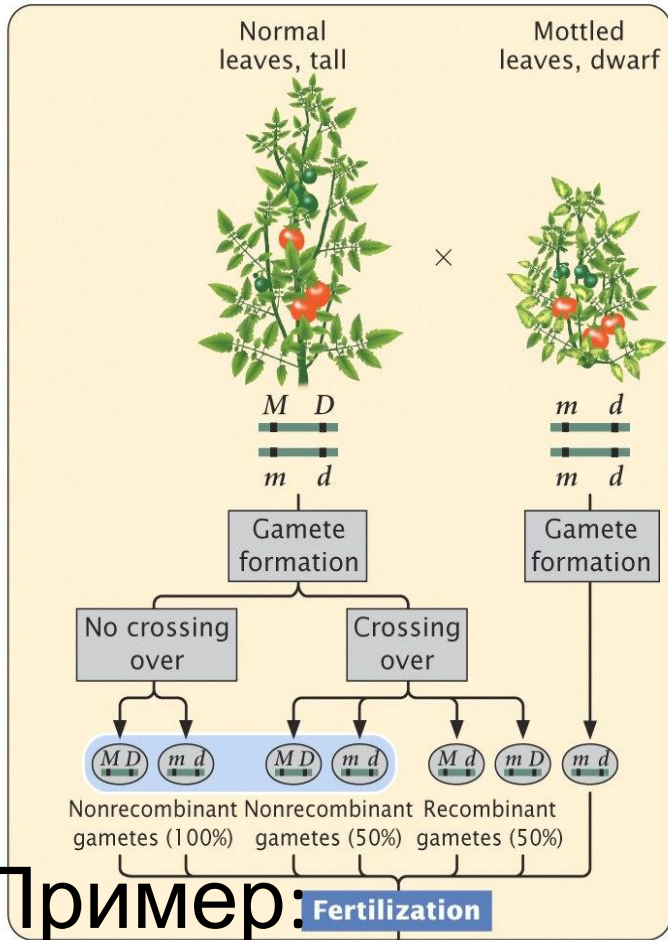
Частоту рекомбинации (rf) определяют в потомствах от анализирующего скрещивания, как отношения числа кроссоверных (рекомбинантных) особей к общему числу потомства

$$rf(\text{recomb. freq.}) = \frac{\text{число кроссоверных особей}}{\text{общее число потомства}} * 100\%$$

Единицы измерения = 1% рекомбинации = 1 сантиморганида (сМ)

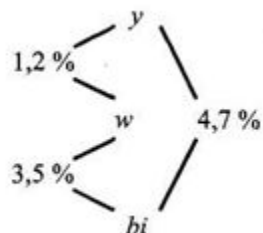
Частота рекомбинации варьирует от 0% – полное сцепление генов до 50% - независимое наследование

Расчет частоты рекомбинации



$$\frac{8 + 7}{55 + 53 + 8 + 7} * 100\% = \frac{15}{123} * 100\% = 12\%$$

Частота кроссинговера и линейное расположение генов в хромосоме

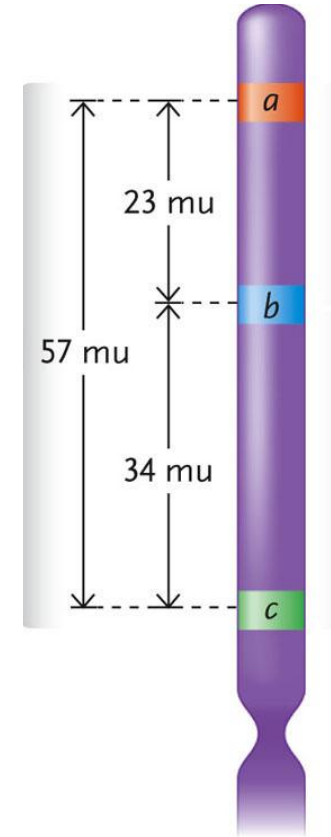


- В одном из опытов Морган и его сотрудники проводили скрещивание самок дрозофилы, гетерозиготных по трем сцепленным рецессивным генам: y (yellow — желтый цвет тела), w (white — белый цвет глаз) и bi (bifid — вильчатые крылья), с самцами, несущими эти признаки ($y\ w\ bi$).
- А. Стёртевант предположил, что гены расположены линейно и частота кроссинговера показывает относительное расстояние между генами: чем чаще осуществляется кроссинговер, тем дальше отстоят гены друг от друга в хромосоме. Чем реже кроссинговер, тем они ближе. Таким образом он предложил строить линейные карты расположения генов.
- В рассмотренном выше примере расстояние между y и w может быть выражено значением 1,2 сантиморгана, между y и bi — 4,7, между w и bi — 3,5. И расположить эти три гена непротиворечиво можно только в следующем порядке: $y - w - bi$.

- Данные о наследовании, сцепленном с полом, о нерасхождении хромосом, о сцепленном наследовании и кроссинговере, наряду с данными о хромосомном определении пола привели к формированию хромосомной теории наследственности.
- **Согласно этой теории, материальной основой сцепления является хромосома. Она представляет собой отдельную физическую единицу, фигурирующую в мейозе. Все гены, находящиеся в одной хромосоме, связаны между собой субстратом хромосомы и расположены в линейном порядке.**
- После проверки всех генов на возможность сцепленного наследования друг с другом у дрозофилы можно выявить группы их сцепления. **Число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом.**

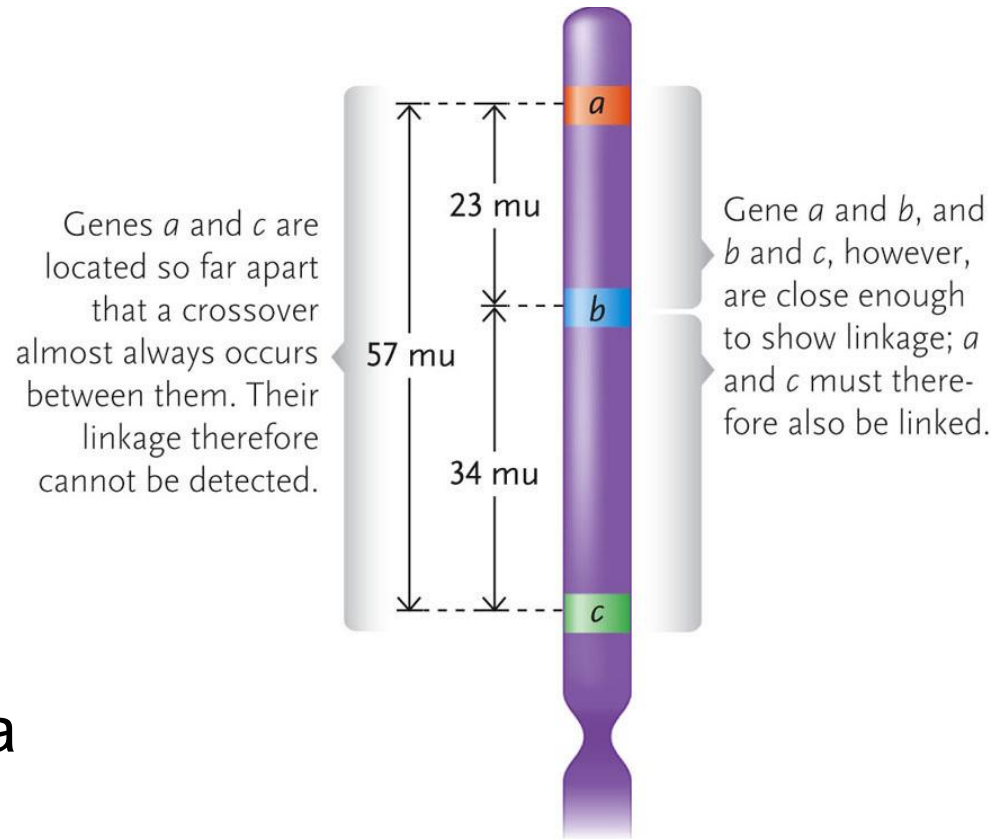
Частота рекомбинации

- Частота рекомбинации эквивалентна расстоянию между генами
- Чем дальше расположены ген от гена, тем больше частота рекомбинации



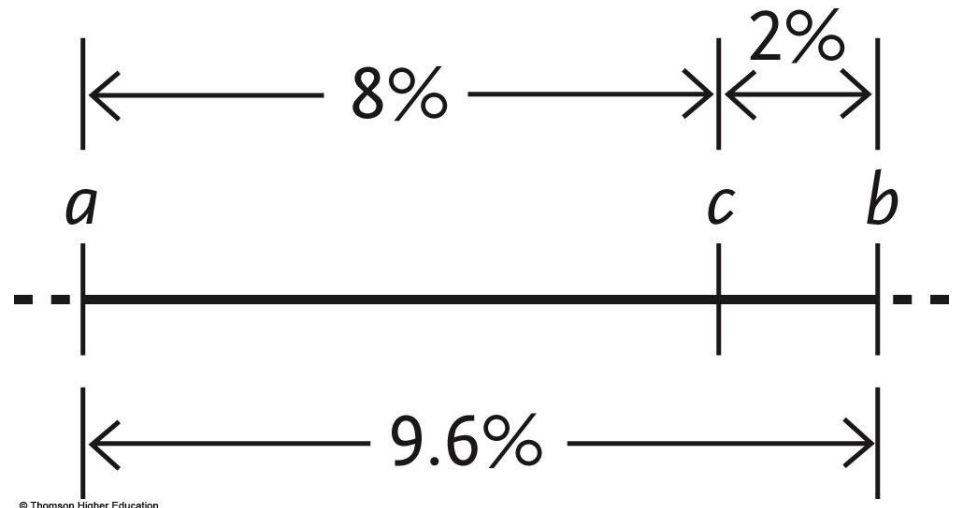
Частота рекомбинации

- Сильно удаленные друг от друга гены на хромосоме
 - Проявляют практически независимое наследование
 - Сцепление между ними определяется их связью с геном на участке между ними



Хромосомные (генетические) карты

- Частота рекомбинации используется для определения относительного положения генов на хромосоме
- Сцепление генов a , b и c на хромосоме:



Картирование хромосом

- Селекционеры растений создают и используют «**биологические карты**» в качестве проводника в своей работе.
- Существует два типа карт **физические и генетические**.
- Генетические карты построены основываясь на сцеплении между генами.
- Степень кроссинговера между любыми двумя генами или локусами в хромосоме пропорциональна расстоянию между ними.
- Информация об этой корреляции используется для построения генетических карт.

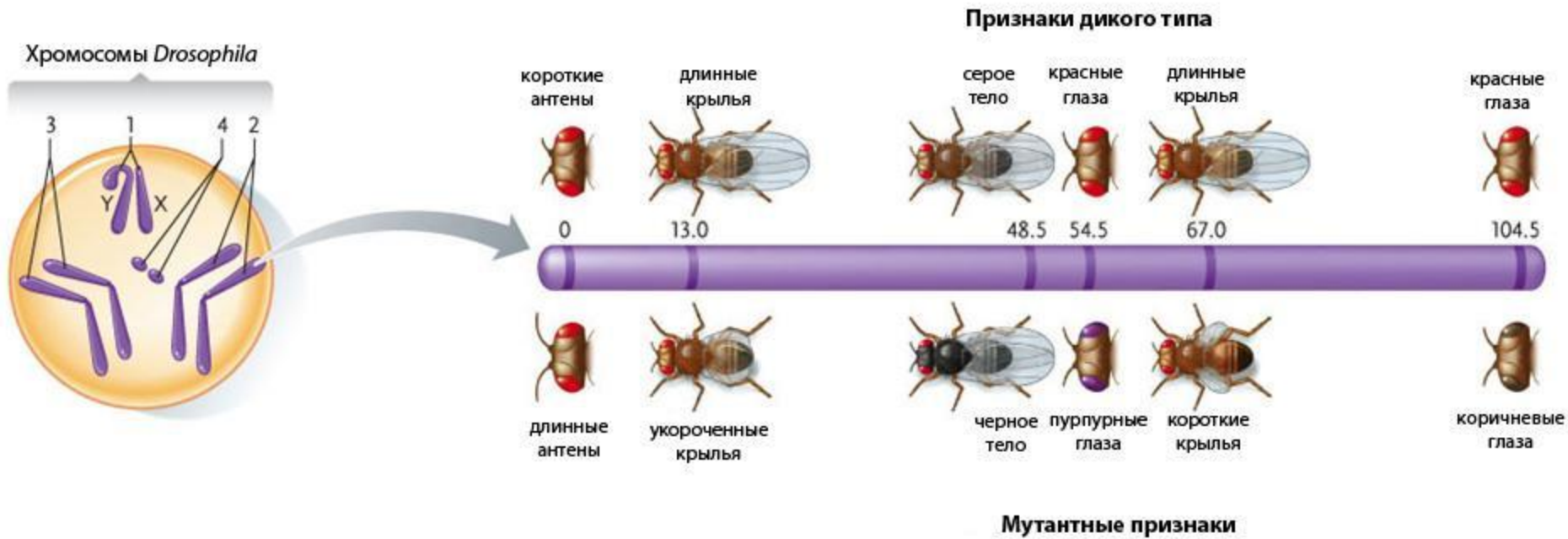
Генетической картой хромосом называют схему *относительного* расположения генов на хромосоме, выраженную в единицах кроссинговера.

- На генной карте каждая хромосома в зависимости от длины имеет свой порядковый номер
- Самая длинная в гаплоидном наборе хромосома обозначена как первая, остальные получают порядковые номера по мере уменьшения их длины.
- Каждая хромосома обозначена в виде прямой линии, на которой чёрточками указано местоположение тех или иных генов, или локус гена.
- Около чёрточки цифрами показано число морганид от начала хромосомы до данного локуса и латинскими буквами обозначен находящийся в нём ген.
- За начало хромосомы принят конец левого короткого плеча хромосомы.
- Если признак доминантный, его обозначают прописной, если рецессивный – строчной буквой.

- Если в промежутке между двумя локусами кроссинговер происходит довольно часто, то гены находятся на сравнительно большом удалении друг от друга (отсутствует сцепление)
- Если между локусами не бывает кроссинговера, гены обозначают как находящиеся в одном локусе (полное сцепление)
- Если у некоторых хромосом по их длине умещается более 100 морганид, то это говорит о том, что у таких хромосом кроссинговер бывает в той или иной точке во всех клетках, участвующих в мейозе.
- На генной карте гены в хромосоме располагаются не в зависимости от линейного расстояния между ними, а в зависимости от частоты кроссинговера между их локусами
- Генетические карты позволяют предсказывать характер наследования признаков, что облегчает подбор пар для скрещиваний в селекционной работе.

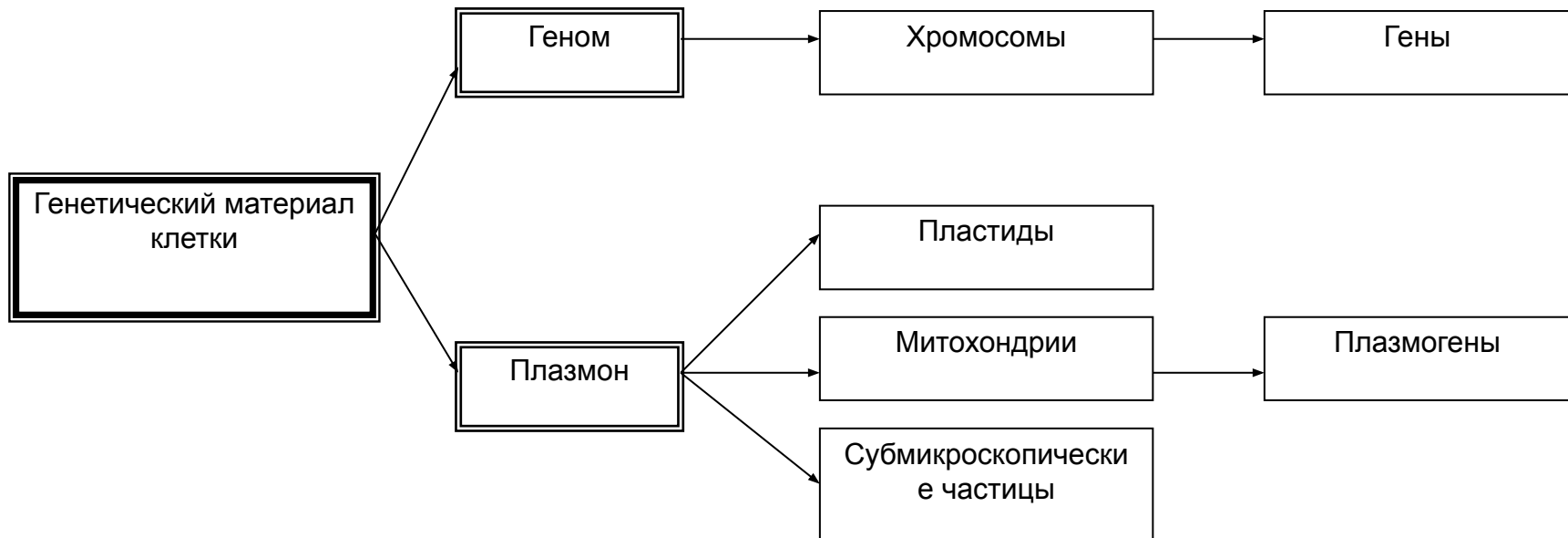
Генетическая карта: *Drosophila*

Хромосома 2



Цитоплазматическая наследственность

Схема организации генетического материала клетки



Цитоплазматическое наследование

- Митохондрии: 37 генов
 - Множественные органеллы
 - Каждая содержит множество копий ДНК (2-10)
- Хлоропласты
- Органеллы передаются только с цитоплазмой яйцеклетки
- Распределение происходит случайным образом
- Широкая вариация распределения

Цитоплазматическое наследование

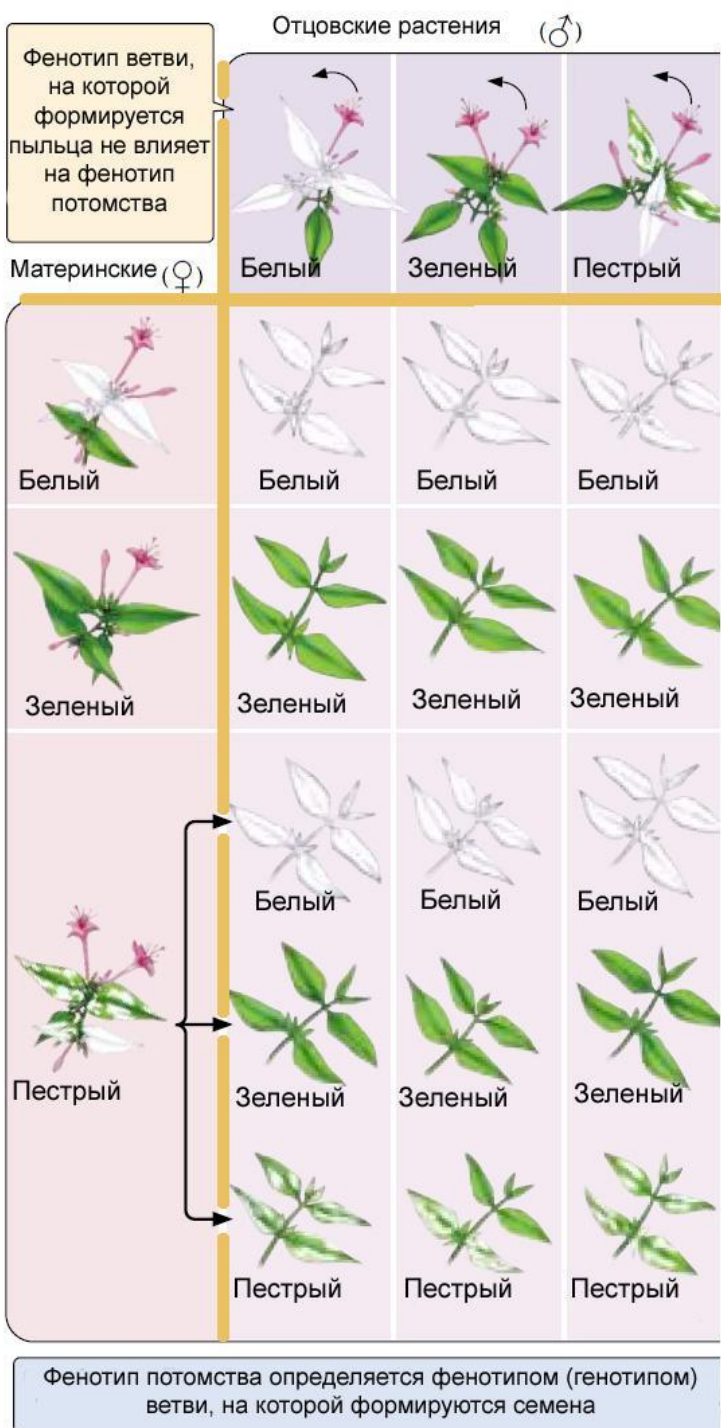
- **Особенности**

- расщепления в прямом и обратном скрещивании различны (**реципрокный эффект**);
- органеллы распределяются при цитокинезе **случайно**, поэтому цитоплазматическое наследование не может характеризоваться строгими количественными закономерностями;
- ядро содержит постоянное число хромосом, а число органелл **непостоянно**;
- при возникновении дефектов хромосом (мутаций) они воспроизводятся при каждом делении, и не могут «исправляться» ядром, при возникновении же дефектов органелл они могут **замещаться** одноименными структурами в митозе и мейозе

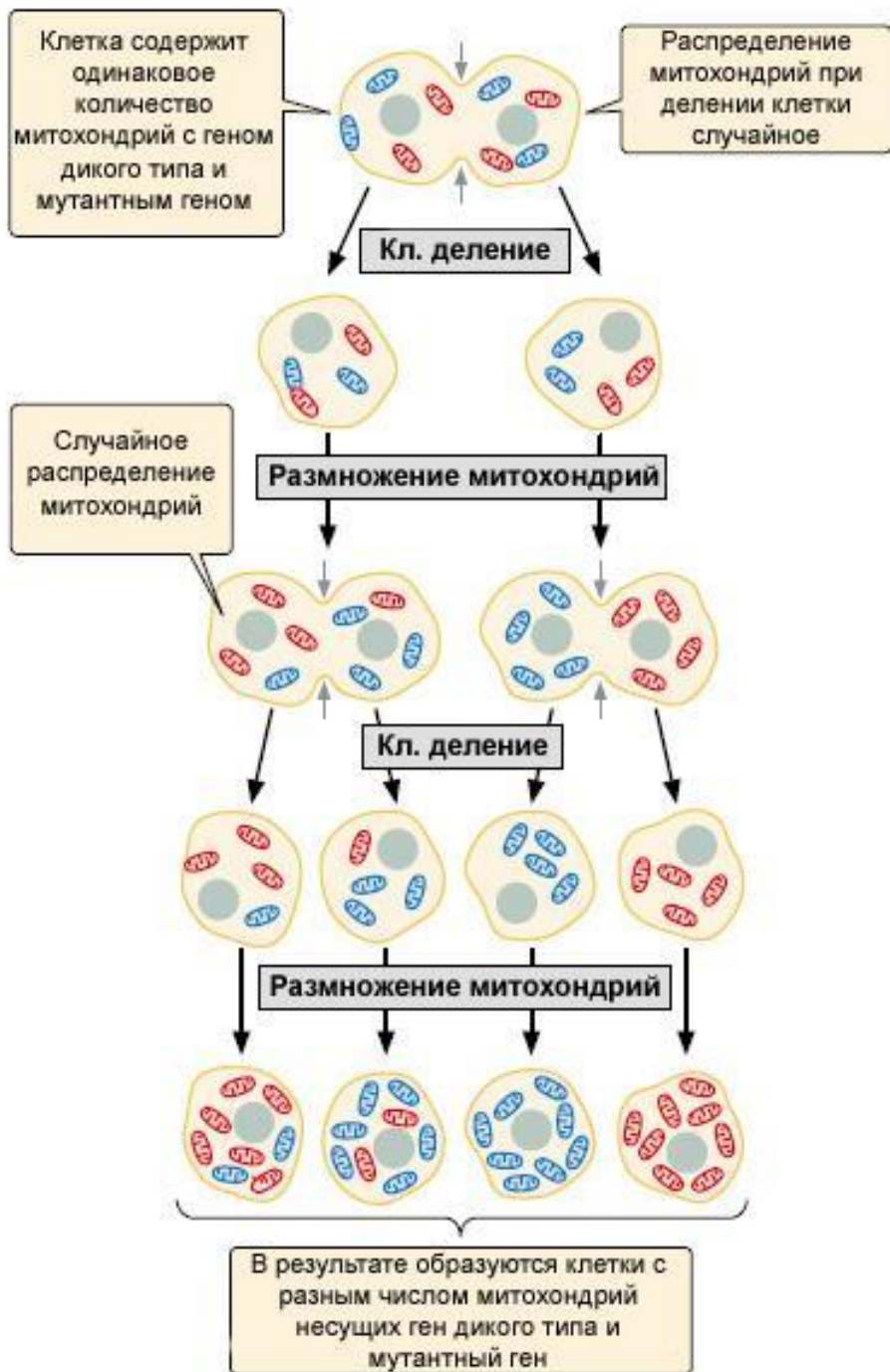
Нехромосомная наследственность

- Явление **нехромосомной** наследственности было открыто в 1909 г. К.Корренсом и Э.Бауром при анализе наследования пестролистности у ночной красавицы (*Mirabilis jalapa*)
- При этом было установлено два типа наследования:
 - 1) **материнское наследование** – зеленое (♀) x пестролистное (♂) = F₁ зеленое;
 - 2) **неменделевское наследование** - пестролистное (♀) x зеленое (♂) = F₁ пестролистное и зеленое в различных соотношениях; зеленое (♀) x пестролистное (♂) = F₁ пестролистное и зеленое в различных соотношениях.
- Впоследствии это явление было обнаружено у многих растений: кукурузы, львиного зева, арабидопсиса, хлопчатника, хосты; а также у грибов, водорослей, дрожжей и насекомых.
- Позже было установлено, что явление нехромосомной наследственности детерминируется ДНК, находящейся не в ядре, а в клеточных органоидах цитоплазмы: пластидах и митохондриях

Наследование пестролистности у ночной красавицы



Случайное распределение митохондрий при делении клетки



Мужская стерильность

- Мужская стерильность - это явление, при котором у растения пыльники или пыльца нефункциональны.
- Может проявляться чаще всего как отсутствие или наличие очень небольшого количества пыльцы, серьёзного уродства или отсутствия цветков или тычинок, или невозможности растрескивания пыльников.
- Так же, как и самонесовместимость, мужская стерильность обеспечивает перекрёстное опыление.

Мужская стерильность

1. **Истинная мужская стерильность.** Связана с однополыми цветками у которых отсутствуют тычинки (при двудомности или однодомности) или если у обоеполых цветков ненормальные или нефункциональные микроспоры (что приводит к абортации пыльцы).

2. **Функциональная мужская стерильность.** Пыльники не в состоянии растрескиваться, хотя пыльца является фертильной (вбрычанский тип, Джон Бер тип у томата).

3. **Индукцированная мужская стерильность.** Селекционеры могут использовать химические вещества, чтобы вызвать стерильность (например гиббереллины у томата).

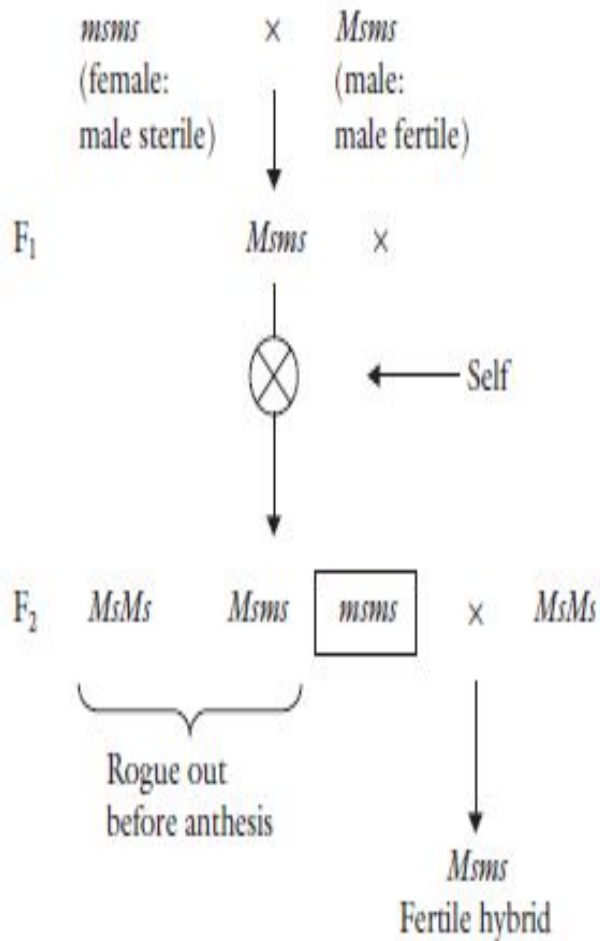
• ***Истинная мужская стерильность***

• Существует три вида стерильности пыльцы – ядерная (ЯМС), цитоплазматическая (ЦМС), и ядерно-цитоплазматическая (ЯЦМС).

Генетическая (ядерная, генная)

мужская стерильность

- Генетическая (ядерная, генная) мужская стерильность широко распространена у растений.
- Ген стерильности был обнаружен у ячменя, хлопка, сои, томата, картофеля и фасоли. Считается, что почти у всех диплоидных и полиплоидных видов растений есть хотя бы один мужской локус стерильности. Генетическое мужское бесплодие может проявляться в абортации пыльцы или аномальном развитии пыльников.
- Генетическая (ядерная, генная) мужская стерильность зачастую обусловлена одним рецессивным ядерным геном *ms*, доминантный аллель, *MS*, способствует образованию нормальных пыльников и фертильной пыльцы.
- Однако, мужская стерильность у люцерны, как сообщается, находится под контролем двух независимо наследуемых генов. Экспрессия гена стерильности может меняться с изменением условий окружающей среды. Для успешного применения в селекции растений, система мужской стерильности должна быть стабильной в широком диапазоне условий окружающей среды и полностью ингибировать образование семян.



- Селекционер в случае ядерной стерильности не может производить и поддерживать популяцию, имеющую 100% растений с мужской стерильностью.
- Растения, обладающие генетической мужской стерильностью имеют генотип ($msms$) и могут размножаться путем скрещивания их с гетерозиготными ($Msms$) фертильными растениями.
- Это скрещивание будет давать потомство, в котором 50% растений будет с мужской стерильностью ($msms$) и 50% с мужской фертильностью ($Msms$).
- Если скрещивание будет изолировано, то селекционеры всегда будут получать 50% растений обладающих мужской стерильностью, собирая семена только с растений с мужской стерильностью.

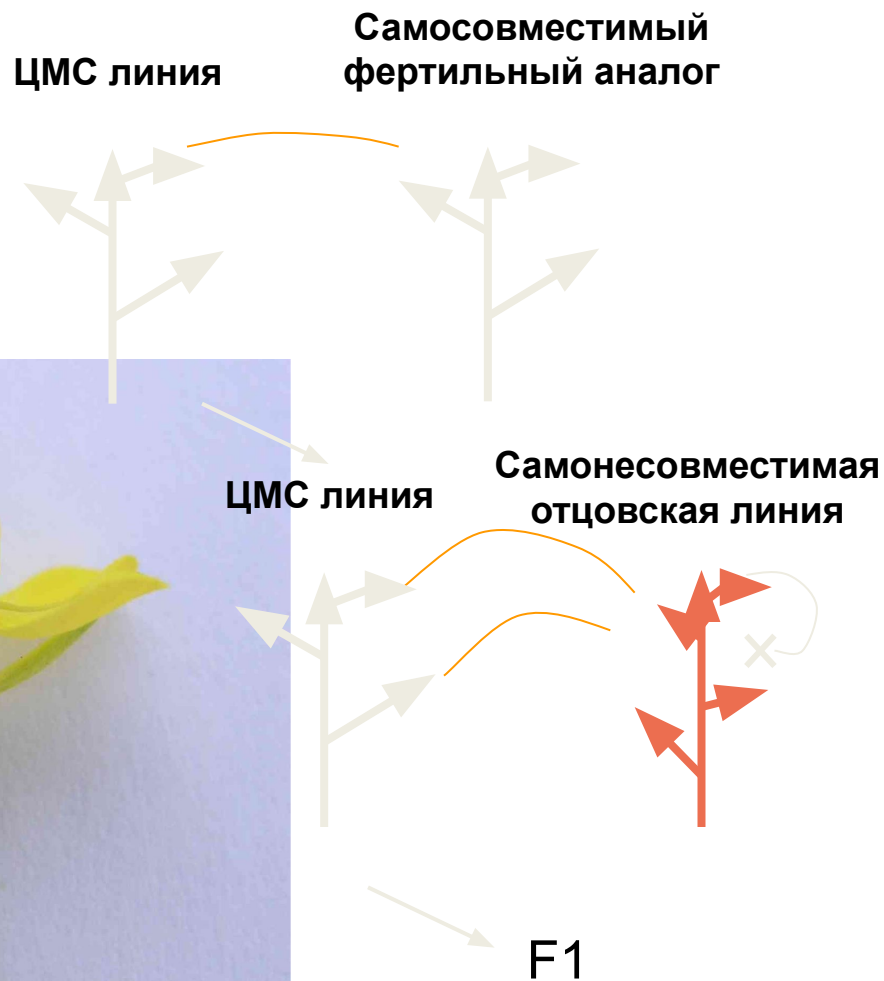
Цитоплазматическая мужская стерильность

- Цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС) контролируется генами цитоплазмы (митохондриальным геном).
- ЦМС передается только через яйцеклетку (материнский фактор).
- ЦМС была обнаружена у таких видов как кукуруза, сорго, сахарная свекла, морковь, капуста и лён.
- Эта система имеет реальные преимущества в селекции декоративных видов, потому что все потомство получается с мужской стерильностью и следовательно растения не образуют плодов и семян.
- Без плодов, декоративные растения обладают более продолжительным цветением и дольше сохраняют свежий вид.

Морфологическое проявление цитоплазматической мужской стерильности у капусты



Схема получения трехлинейных гибридов на основе ЦМС



• Схема получения трехлинейных гибридов на основе ЦМС

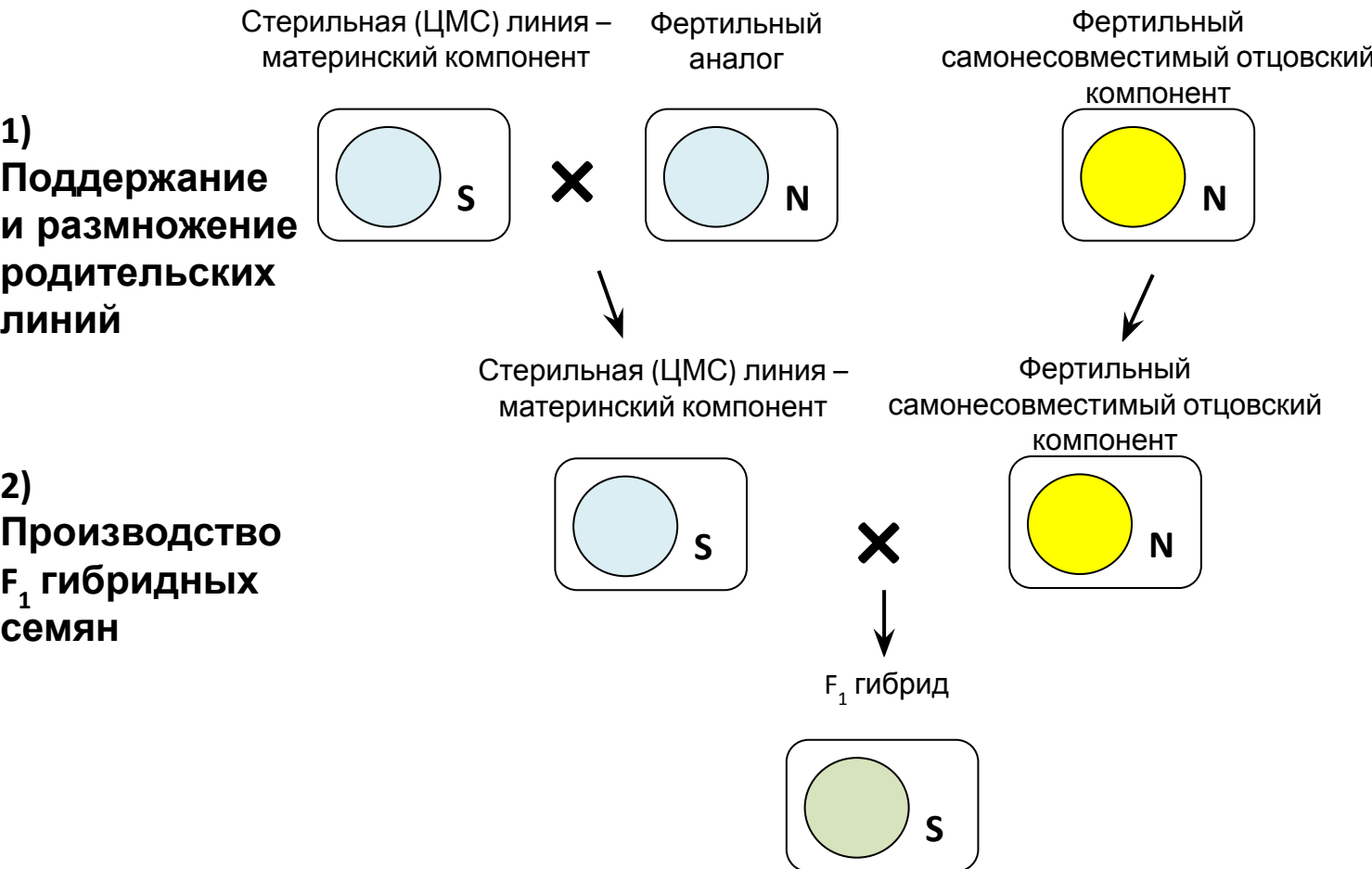


Схема семеноводства капусты белокочанной на основе цитоплазматической мужской стерильности: S – цитоплазма с генами стерильности, N – нормальная цитоплазма, без генов стерильности

Цитоплазматическая мужская стерильность

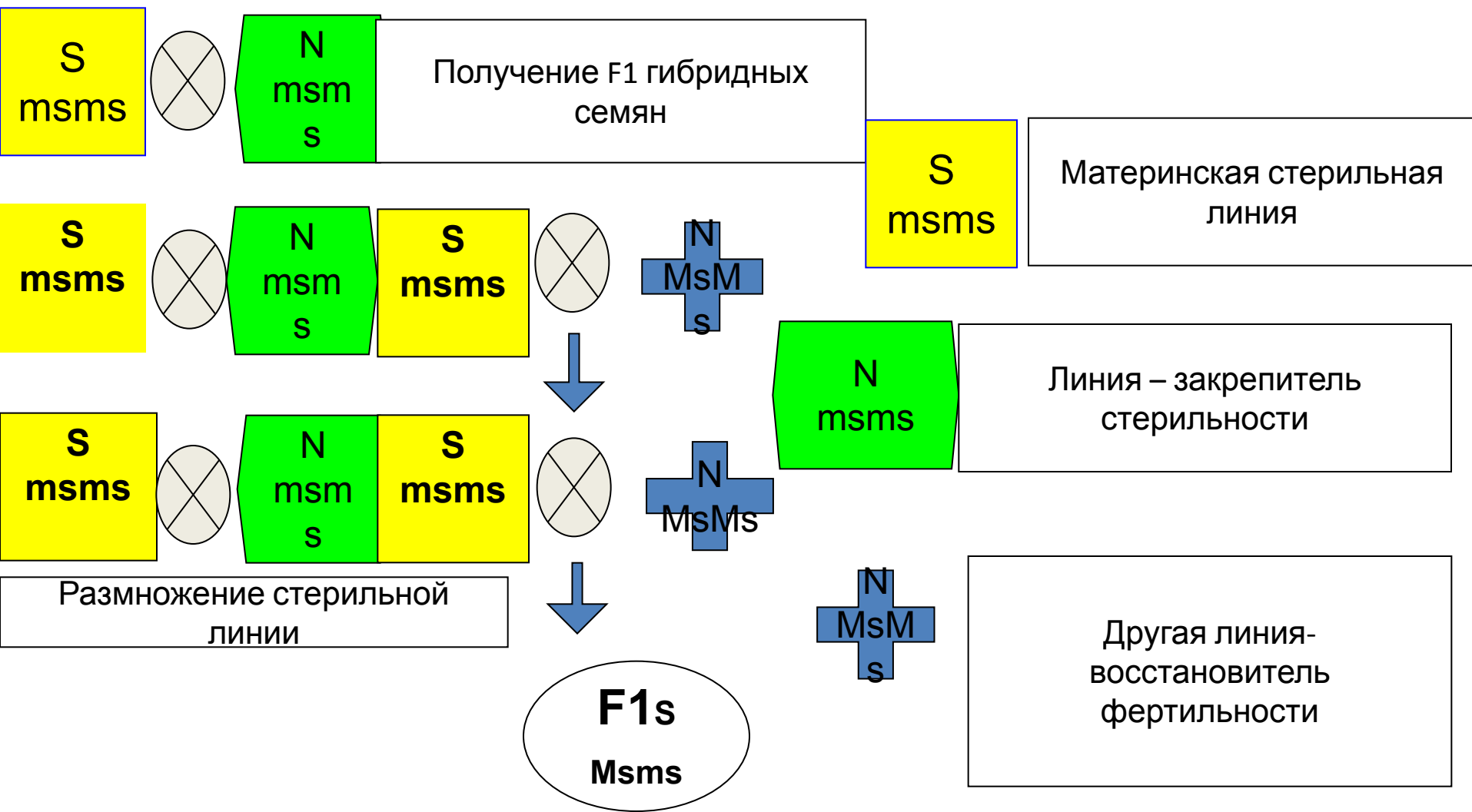
- Обнаружена у многих высших растений (более 300). Среди сельскохозяйственных культур у: кукурузы, лука, фасоли, моркови, сахарной свеклы, сорго, проса, риса и др.
- ЦМС у кукурузы открыта в 1930-1932 гг. М.И.Хаджиновым и М. Родсом
- Кукуруза однодомное растение: женские цветки собраны в початок, мужские в метелку. У некоторых сортов цветки метелок имеют недоразвитые пыльники. Этот признак определяется особенностями цитоплазмы, которые вызываются мутациями некоторых **митохондриальных** генов
- У кукурузы различают 3 типа стерильности: 1) **молдавский** (M), 2) **техасский** (T), 3) **бразильский** (C). Например, техасский тип ЦМС вызывается мутацией митохондриального гена T-urf13
- Цитоплазма у стерильных растений обозначается как: **цит^S**, у нормальных: **цит^N**
- В скрещивании: ♀ цит^S x ♂ цит^N = все гибриды будут с мужской стерильностью (цит^S)

Ядерно-цитоплазматическая мужская стерильность

- У кукурузы обнаружены 8 ядерных генов (Rf_1 - Rf_8), взаимодействующих со стерильной цитоплазмой
- Взаимодействие генов ядра и плазмогенов приводит к 6 вариантам:
 - 1) цит^Srfrf – стерильная пыльца
 - 2) цит^SRfrf - фертильная пыльца
 - 3) цит^SRfRf - фертильная пыльца
 - 4) цит^Nrfrf - фертильная пыльца
 - 5) цит^NRfrf - фертильная пыльца
 - 6) цит^NRfRf - фертильная пыльца
- То есть, цитоплазма цит^S вызывает стерильность, когда в ядре рецессивный ген rf находится в гомозиготном состоянии (rfrf), в случае наличия доминантной аллели Rf при любом типе цитоплазмы пыльца будет фертильной.
- Линии, пыльца которых закрепляет стерильность, называются **закрепителями стерильности** (цит^Nrfrf)
- Линии, пыльца которых восстанавливает фертильность, называются **восстановителями фертильности** (цит^NRfRf и цит^SRfRf)
- ЦМС широко используется в семеноводстве простых и двойных межлинейных гибридов с.-х культур для обеспечения 100% гибридности возникающих в потомстве растений, без трудоемкой операции кастрации женских линий (кастрация – удаление пыльников для предотвращения самоопыления)

Ядерно-цитоплазматическая мужская стерильность (ЯЦМС)

- Используется в производстве гибридных семян лука и моркови
- Этот тип стерильности определяется взаимодействием генов цитоплазмы и ядра
- У **стерильной линии** стерильная цитоплазма (S) сочетается с гомозиготным по рецессивному аллелю гена стерильности ядром (msms).
- Специально путём многократных возвратных скрещиваний выводят линию **закрепитель стерильности**, обладающую точно таким же набором генов, что и стерильная линия за исключением нормальной цитоплазмы (N).
- Третьим компонентом скрещивания при получении семян F1 гибрида является фертильная родительская линия опылитель имеющая нормальную цитоплазму и доминантные аллели гена стерильности в ядре (MsMs) или (Msms).
- При выращивании гибридных растений F1 культур у которых в пищу используют плоды, к гибридным семенам необходимо подмешивать семена сорта-опылителя

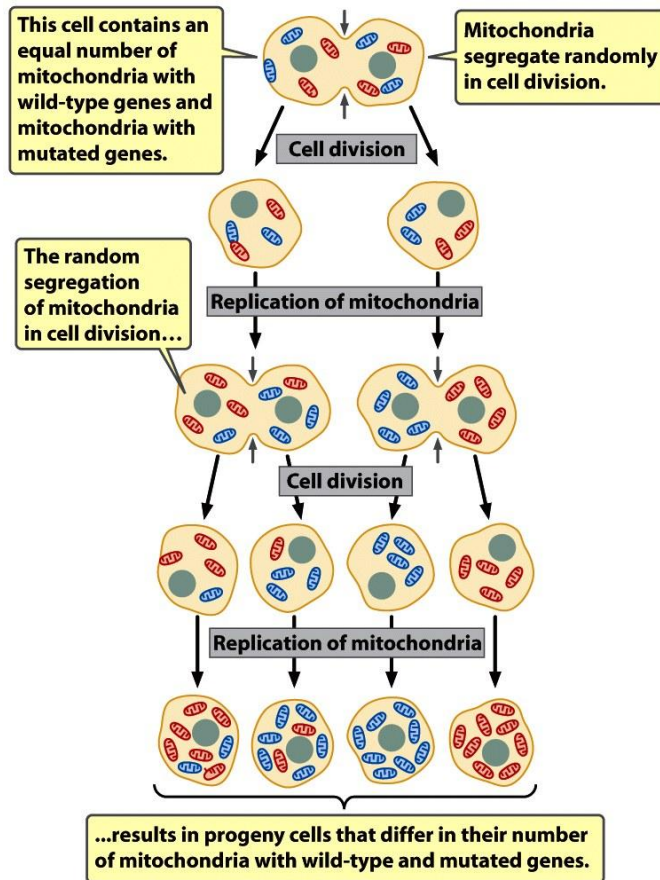


- Схема получения гибридных семян на основе ЯЦМС

Использование мужской стерильности в селекции

- Мужская стерильность в основном используется в качестве инструмента в селекции растений для замены кастрации при гибридизации.
- Селекционеры используют мужскую стерильность для защиты своих авторских прав (особенно гибриды полученные с помощью ЦМС (полностью стерильные) и ядерной функциональной мужской стерильностью).
-

Cytoplasmic Inheritance

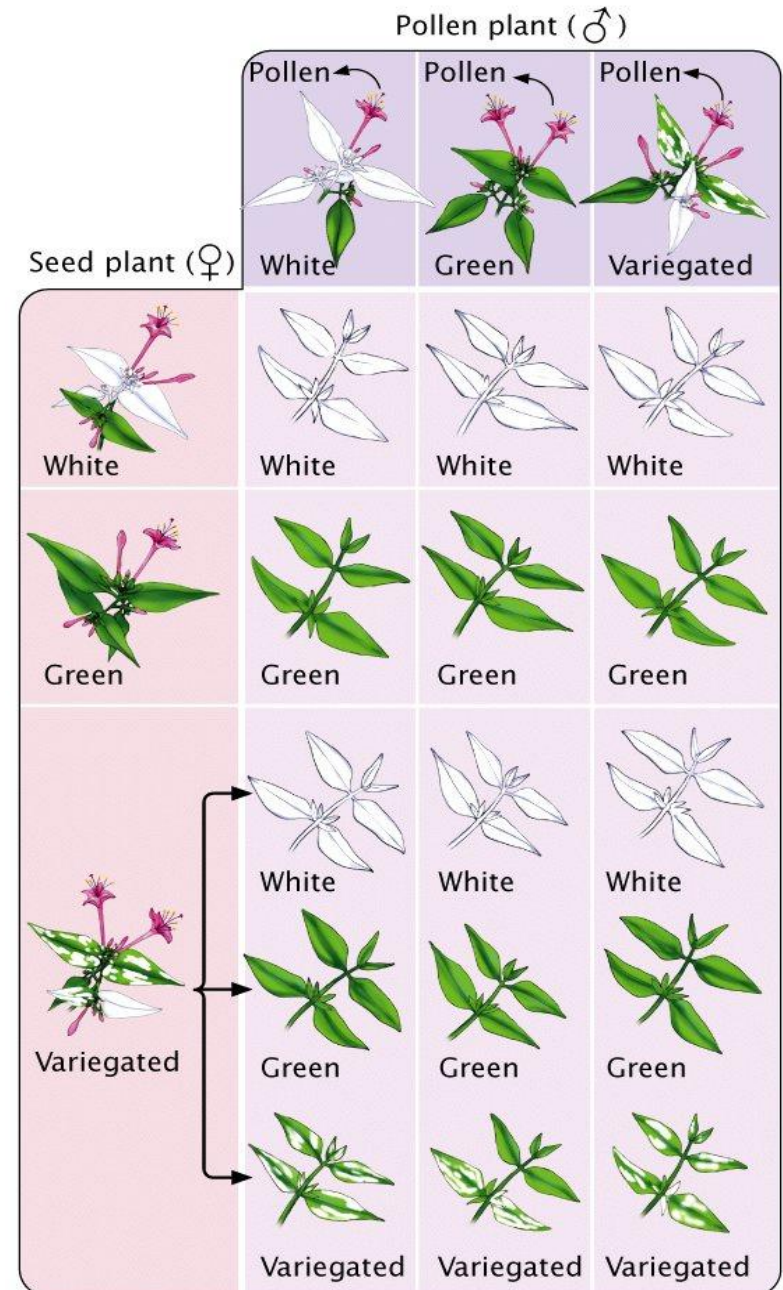


- WT and mutant genes in mitochondria
- Random segregation
- Progeny cells contain different numbers of each genotype

Figure 5-15
Genetics: A Conceptual Approach, Third Edition
© 2009 W. H. Freeman and Company

Four O'clock Flowers

- Variegated leaves
- Progeny phenotype not determined providing pollen
- Progeny phenotype determined by branch producing seed



Sex linkage explained

http://nobelprize.org/nobel_prizes/medicine/articles/lewis/index.html

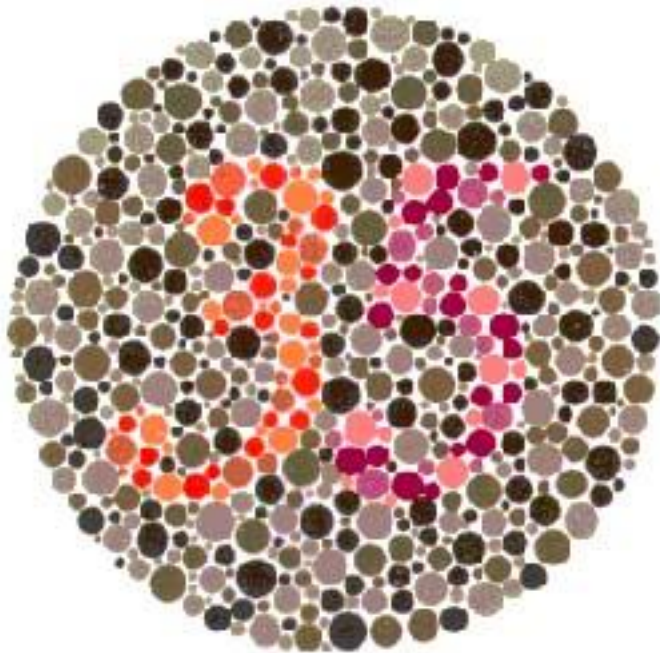
- Thomas Hunt Morgan in The Fly Room!
(Columbia University 1910)
- Fruit Flies (*Drosophila melanogaster*)



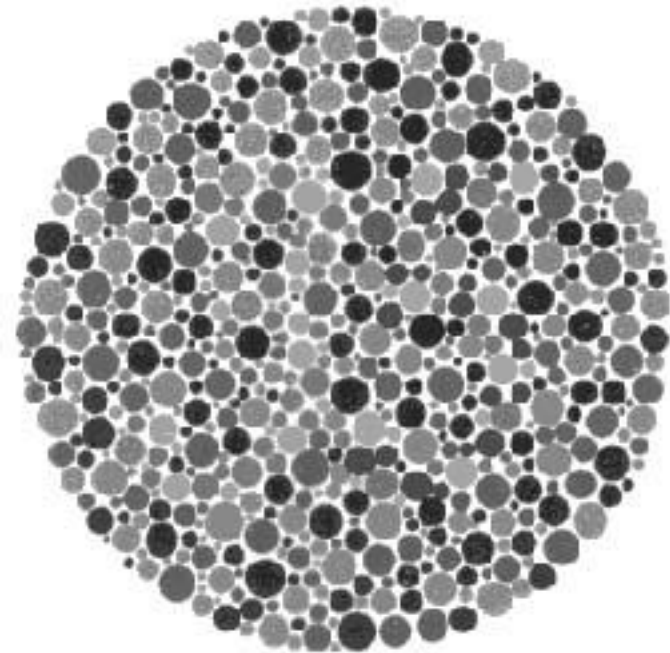
Tortioseshell Cats are Female



Daltonism = Red-Green Colourblindness



Normal vision

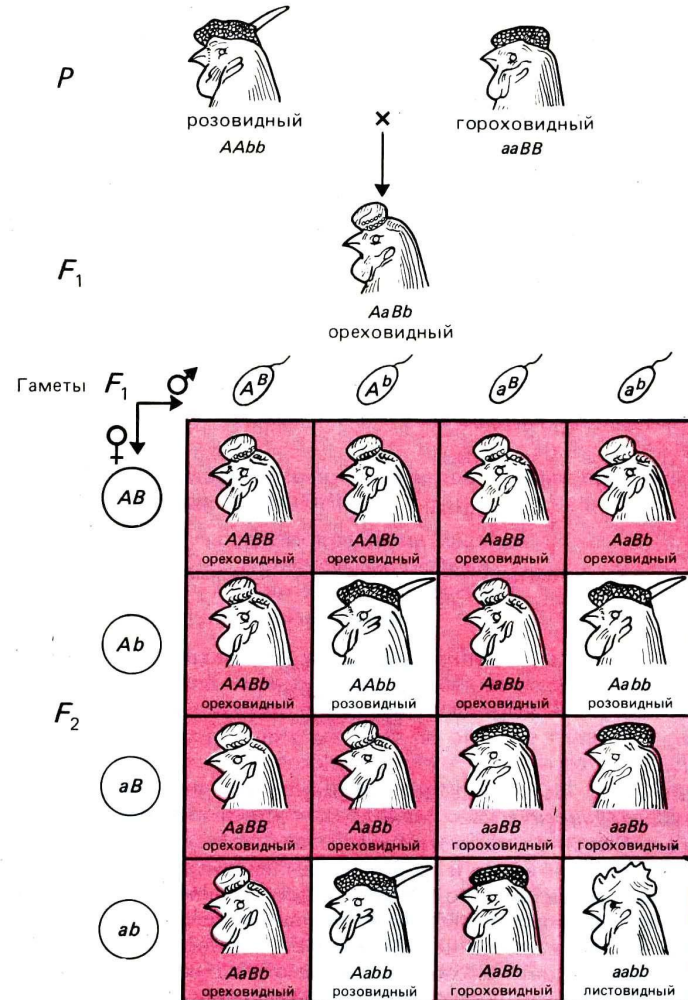


Colour blind simulation

http://www.onset.unsw.edu.au/issue1/colourblindness/colourblindness_print.htm

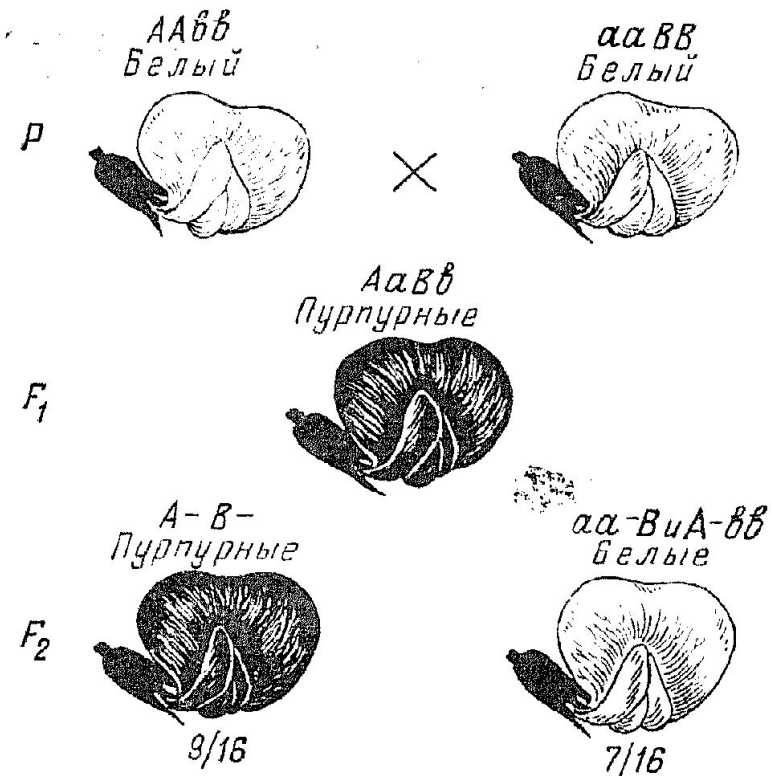
Комплементарное взаимодействие генов

Наследование формы гребня у кур:
 доминантные аллели каждого из генов имеют собственное фенотипическое проявление – A ($A-bb$) – розовидный гребень; B ($aaB-$) – гороховидный; наличие их в генотипе вместе дает **новое проявление** признака $A+B$ ($A-B-$) – **ореховидный гребень**; рецессивная гомозигота также имеет собственное проявление – $aabb$ – простой гребень



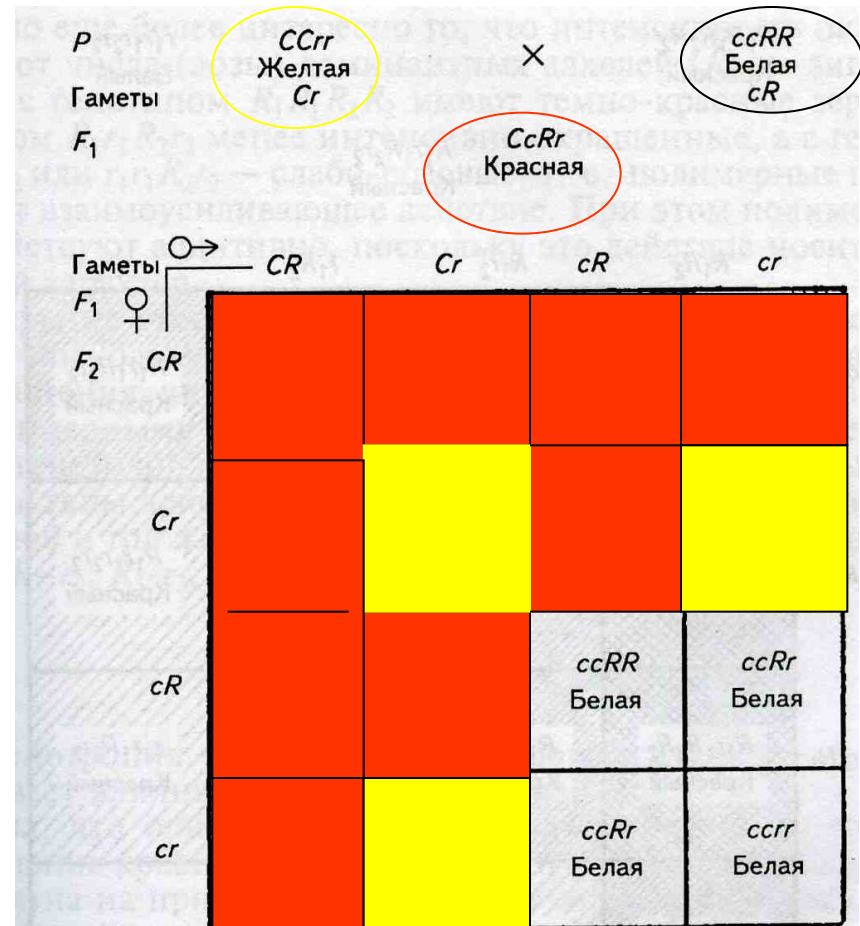
Комплементарное взаимодействие генов

Наследование окраски цветка у гороха:
доминантные аллели каждого из генов A ($A-bb$) и B ($aaB-$) имеют одинаковое фенотипическое проявление с рецессивной гомозиготой – белую окраску цветка; наличие доминантных аллелей в генотипе вместе дает **новое проявление признака $A+B$ ($A-B-$) – пурпурную окраску**



Комплементарное взаимодействие генов

Наследование окраски чешуй у лука:
 доминантные аллели каждого из генов C ($C-rr$) и R ($ccR-$) имеют разное фенотипическое проявление; объединение их в одном генотипе вместе дает **новое проявление** признака $C+R$ ($C-R-$) – **красную** окраску луковицы...

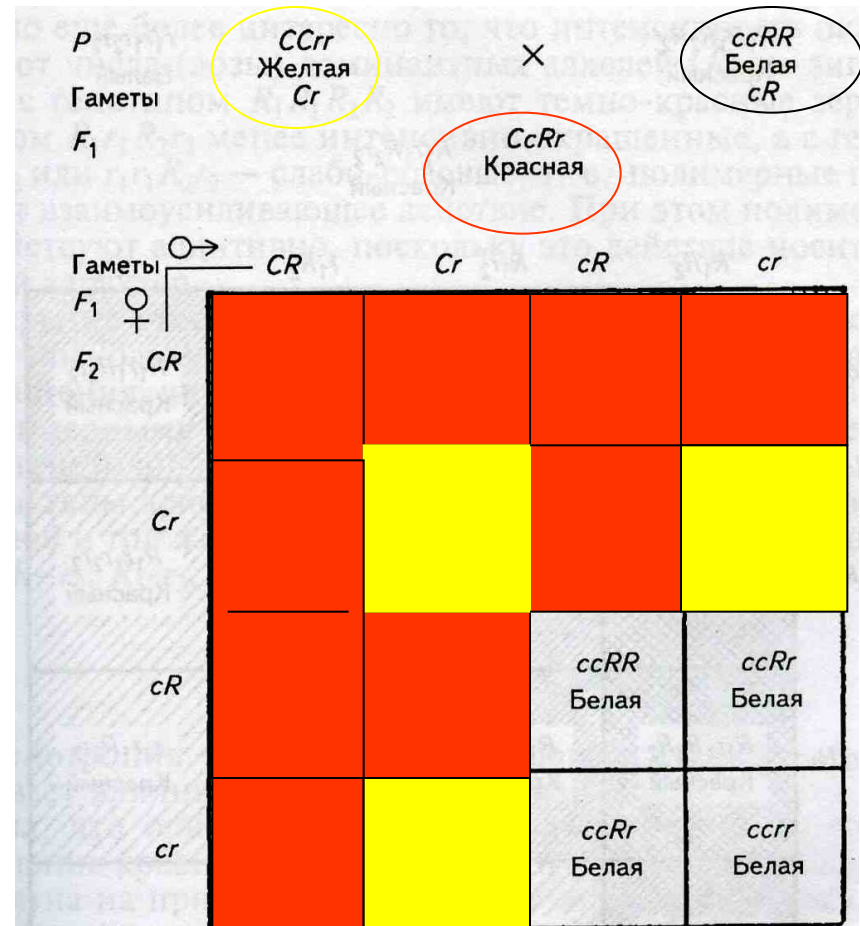


Эпистатические взаимодействия. Рецессивный эпистаз.

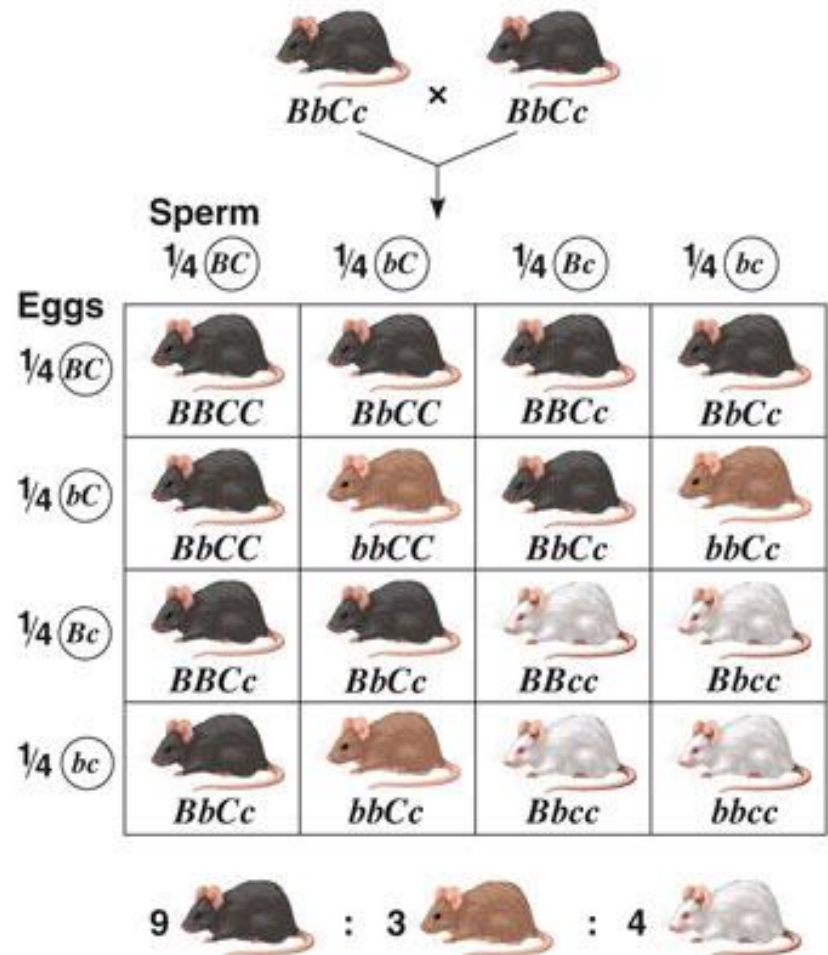
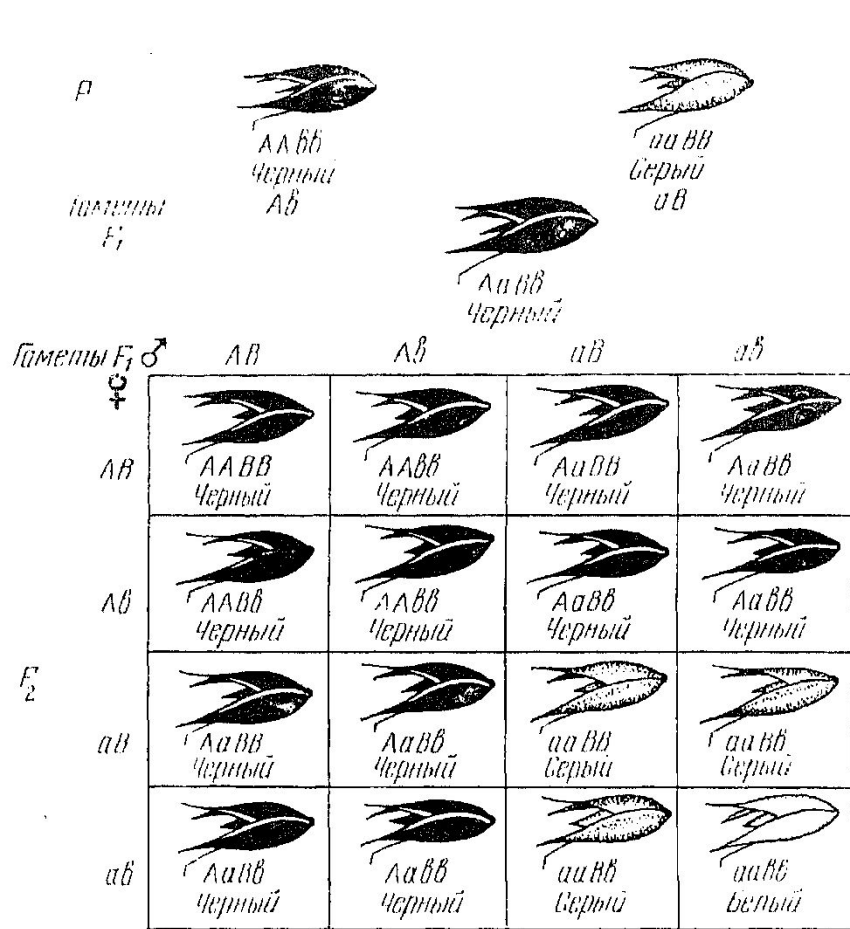
Наследование окраски чешуй у лука:

доминантные аллели каждого из генов C ($C-rr$) и R ($ccR-$) имеют разное фенотипическое проявление; объединение их в одном генотипе вместе дает **новое проявление** признака $C+R$ ($C-R-$) – **красную** окраску луковицы.

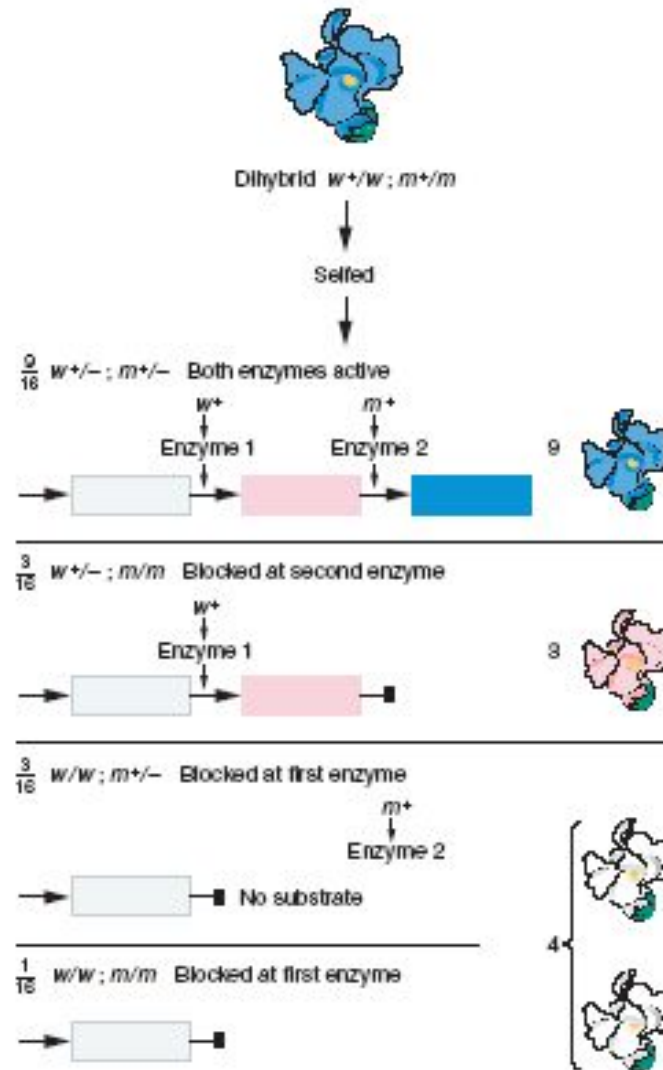
В то же время проявление **доминантного аллеля R** **подавляется** действием **рецессивной гомозиготы cc** , т. е. наблюдается **рецессивный эпистаз**.



Эпистатическое взаимодействие генов



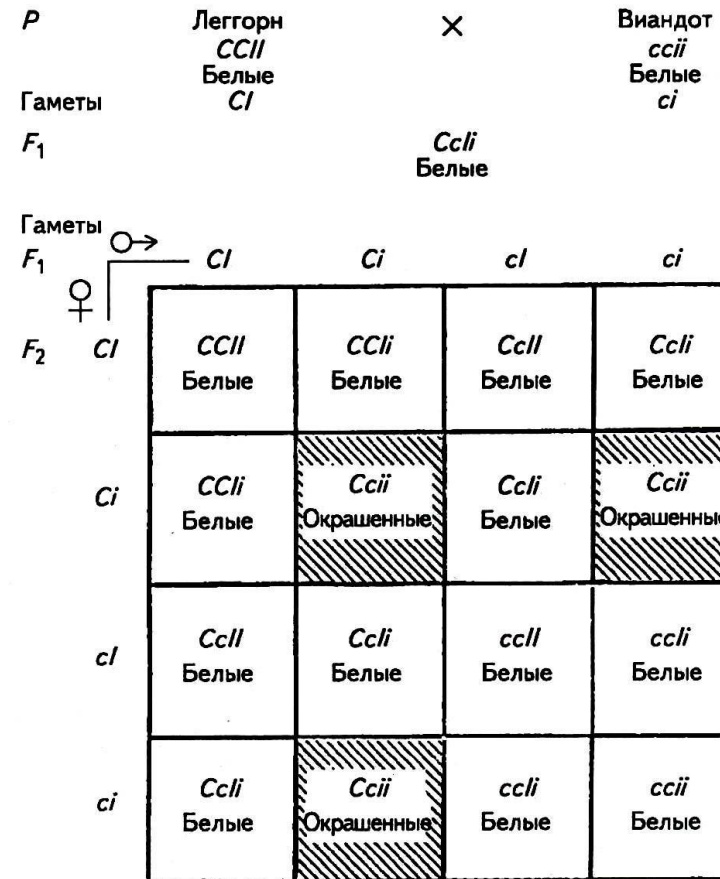
Эпистатические взаимодействия. Рецессивный эпистаз.



Эпистатические взаимодействия. Супрессия.

Наследование окраски оперения у кур:

Доминантный аллель *I* – гена-супрессора не имеет собственного фенотипического проявления, но **подавляет проявление доминантного аллеля *C***, проявление которого **возможно** только при условии рецессивного состояния по гену-супрессору *iiC-*



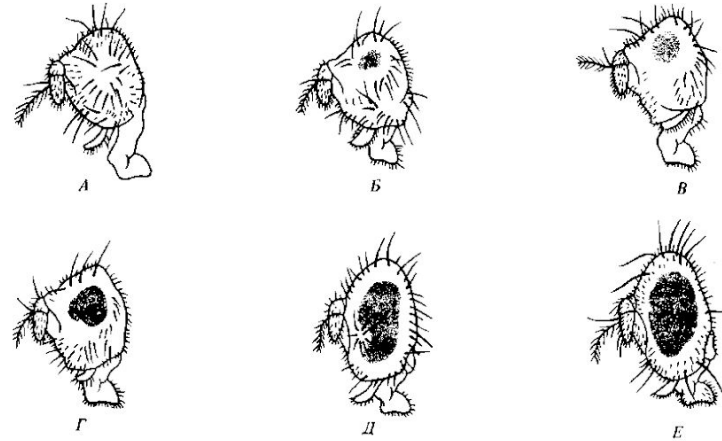
Пенетрантность и экспрессивность

Пенетрантность – доля особей, проявляющих данный признак, среди всех особей одного генотипа по исследуемому гену.

Экспрессивность – степень выраженности признака.



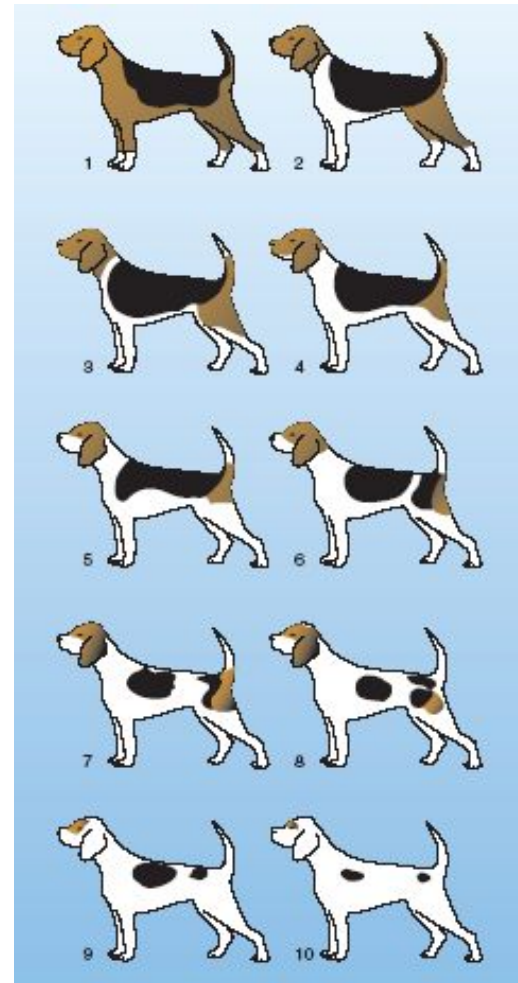
Различная экспрессивность полидактилии



Мутация *Lobe (L)* – уменьшение размера глаз у дрозофилы. Пенетрантность признака 75%.

Пенетрантность и экспрессивность

**Экспрессивность –
степень выраженности
признака.**



Хромосомное определение пола

- У большинства организмов соматические клетки женских особей имеют две гомологичные половые хромосомы (обычно их обозначают как **XX** хромосомы), а клетки мужских особей имеют разные (негомологичные) половые хромосомы, причем одна из них гомологична половым хромосомам женской особи (обычно половые хромосомы мужского организма обозначают как **XY** хромосомы), подобное хромосомное определение пола было установлено у всех млекопитающих, дрозофилы и у некоторых растений (конопля, дрема, щавель и др.)
- **Гомогаметный** пол: пол, образующий гаметы, не различающиеся по половым хромосомам (обычно, женский пол)
- **Гетерогаметный** пол: пол, образующий гаметы различающиеся по половым хромосомам (обычно, мужской пол)
- Наряду с этим у птиц, бабочек, а также у некоторых растений (например, у земляники) гомогаметным является мужской пол (ZZ), а гетерогаметным – женский пол (ZW)
- Определение пола происходит в момент оплодотворения яйцеклетки спермием

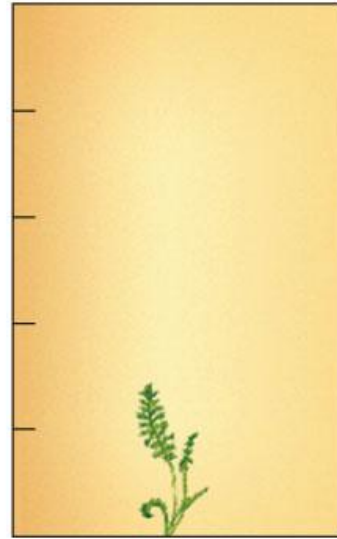
Environmental Effects on Plant Phenotypes

Height (centimeters)

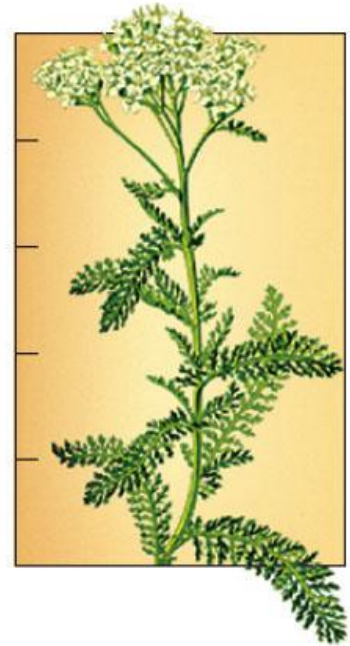
60



60



60

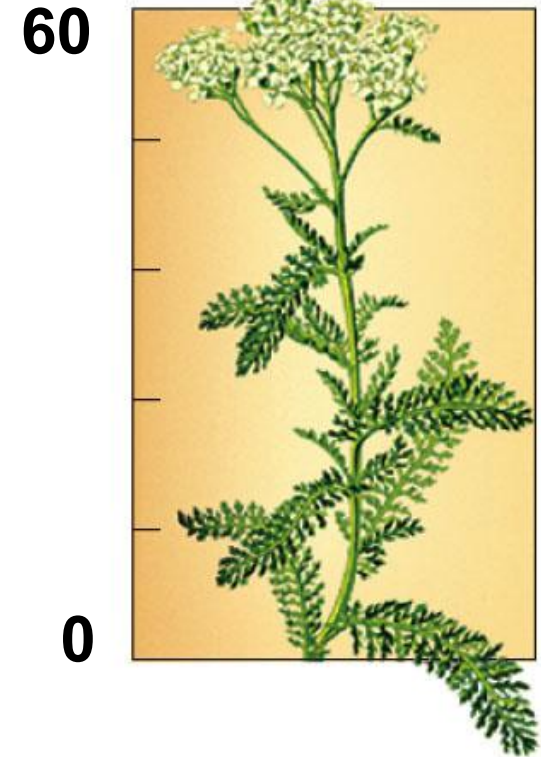
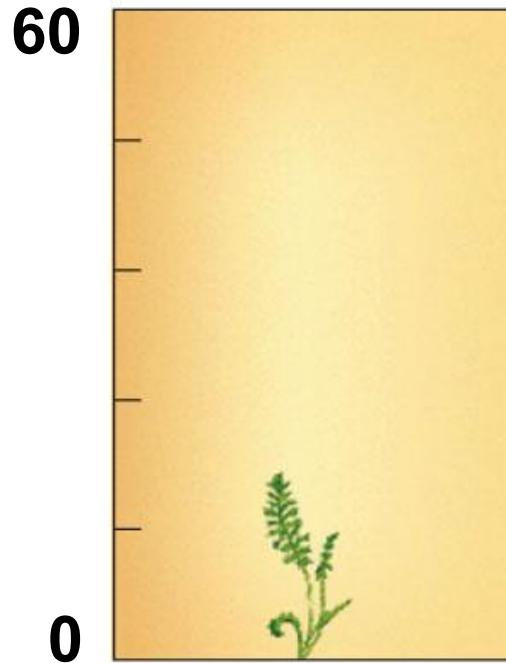


A Plant grown
at high elevation
(3,060 meters
above sea level)

B Plant grown
at mid-elevation
(1,400 meters
above sea level)

C Plant grown
at low elevation
(30 meters
above sea level)

Height (centimeters)



© Brooks/Cole, Cengage Learning

A Plant grown at high elevation (3,060 meters above sea level)

B Plant grown at mid-elevation (1,400 meters above sea level)

C Plant grown at low elevation (30 meters above sea level)