

Тема:
***«Сцепленное наследование.
Закон Моргана»***

Задачи:

- Изучить особенности наследования генов, локализованных в одной хромосоме.
- Вывести и сформулировать закон Т.Г. Моргана и научиться решать задачи на этот закон.

Пименов А.В.

Закон Моргана

- 1865 г. Опубликовано законы наследственности (Г.Мендель).
- 1868 г. Открыты нуклеиновые кислоты (Ф.Мишер)
- 1873 г. Открыты хромосомы (Ф.Шнейдер)
- 1874 г. Открыт митоз у растительных клеток (И.Д.Чистяков)
- 1878 г. Открыто митотическое деление животных клеток. (В.Флеминг, П.И. Перемежко)
- 1879 г. Флеминг – поведение хромосом во время деления.
- 1882 г. Открыт мейоз у животных клеток (В.Флеминг)
- 1883 г. Показано, что в половых клетках число хромосом в два раза меньше, чем в соматических (Э.Ван Бенеден)
- 1887 г. Открыт мейоз у растительных клеток (Э.Страсбургер)
- 1898 г. Гольджи открыл сетчатый аппарат клетки, аппарат Гольджи.
- 1914 г. Сформулирована хромосомная теория наследственности (Т. Морган).
- 1924 г. Опубликовано естественно-научная теория происхождения жизни на Земле (А.И.Опарин).
- 1953 г. Сформулированы представления о структуре ДНК и создана ее модель (Д.Уотсон и Ф.Крик).
- 1961 г. Определены природа и свойства генетического кода (Ф.Крик, Л. Барнет, С.Беннер).

Хромосомная теория наследственности

Немецкий цитолог и эмбриолог [Т. Бовери](#) совместно с американским цитологом У.У. Сеттоном в 1902-1907 гг. сформулировали *хромосомную теорию наследственности*:

- каждая пара факторов локализована в паре гомологичных хромосом;
- каждая хромосома содержит множество факторов;
- в зиготе одна половина хромосом отцовская, а другая - материнская;
- хромосомы сохраняют структурную и генетическую индивидуальность;
- в мейозе гомологичные хромосомы конъюгируют;
- каждая хромосома играет свою роль в развитии особи.



Т. Бовери.

Теория гена

В 1909 году датский генетик [В.Л. Иогансен](#) заменил термин «фактор» термином «ген».

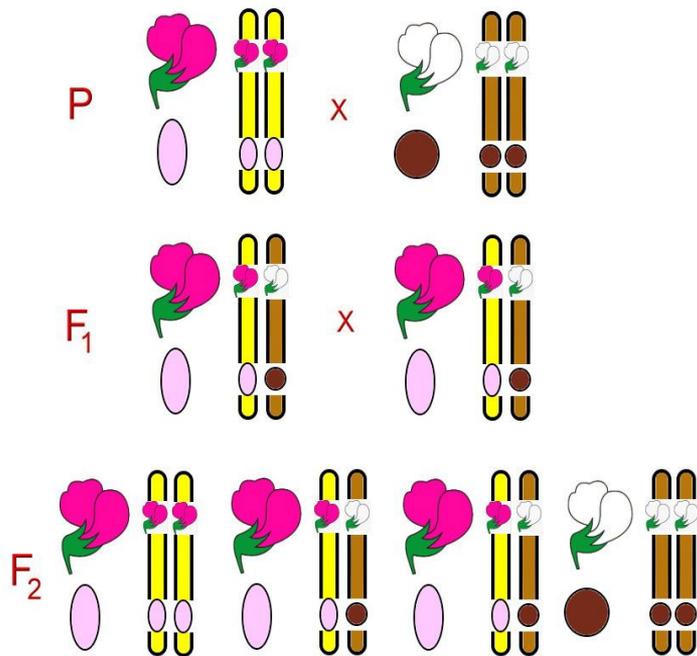
В 1910-1920 годах американский генетик [Т.Х. Морган](#) полностью обосновал и разработал хромосомную теорию наследственности, создав *теорию гена*:

- гены находятся в хромосоме, каждый ген занимает определенное место - [локус](#);
- гены располагаются в хромосоме в линейном порядке;
- ген - неделимая единица рекомбинации (ген - наименьший участок хромосомы, который может участвовать в [кроссинговере](#));
- ген - неделимая единица [мутации](#), то есть наименьший участок хромосомы, способный претерпеть мутацию;
- ген - единица функции, то есть наименьший участок хромосомы, определяющий синтез одной белковой цепи.

В результате более поздних исследований было установлено, что ген дробим и не является неделимой единицей мутации и рекомбинации, так как кроссинговер может происходить внутри одного гена.

Итак, *ген* - это участок молекулы геномной нуклеиновой кислоты, характеризующийся специфичной для него последовательностью нуклеотидов, представляющий собой единицу функции, отличной от функции других генов, и способный изменяться путем мутирования.

Закон Моргана



Г. Мендель проследил наследование семи пар признаков у гороха. Многие исследователи, повторяя опыты Менделя, подтвердили открытые им законы. Было признано, что эти законы носят всеобщий характер.

Однако в 1906 г. английские генетики В. Бэтсон и Р. Пеннет, проводя скрещивание растений душистого горошка и анализируя наследование формы пыльца и окраски цветков, обнаружили, что эти признаки не дают независимого распределения в потомстве. Потомки всегда повторяли признаки родительских форм. Это явление они назвали **«притяжением»**.

Стало ясно, что не для всех генов характерно независимое распределение в потомстве и свободное комбинирование.

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.

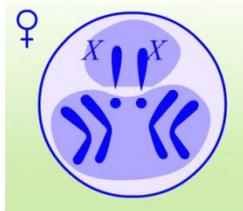
Закон Моргана



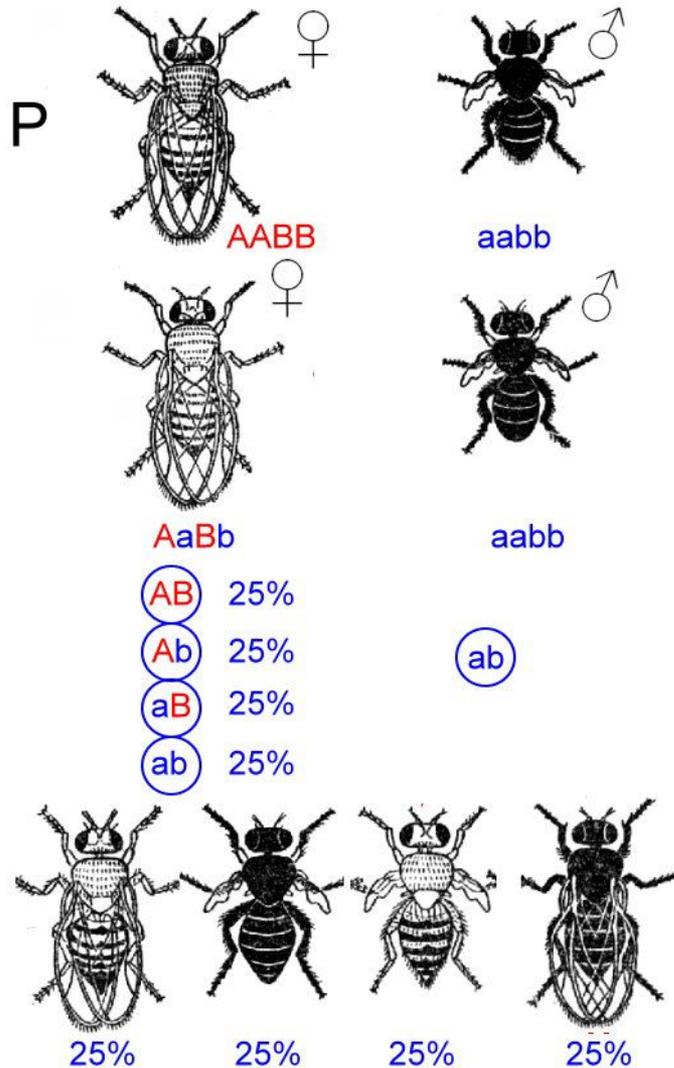
Томас Гент Морган
(1886 – 1945)

Изучением наследования признаков, гены которых локализованы в одной хромосоме, занимался выдающийся американский генетик Т. Морган (Нобелевская премия 1933 г). Если Мендель проводил свои опыты на горохе, то для Моргана основным объектом стала плодовая мушка дрозофила. Мушка каждые две недели при температуре 25°C дает многочисленное потомство. Самец и самка внешне хорошо различимы – у самца брюшко меньше и темнее.

Кроме того, они имеют всего 8 хромосом в диплоидном наборе и отличия по многочисленным признакам, могут размножаться в пробирках на дешевой питательной среде.



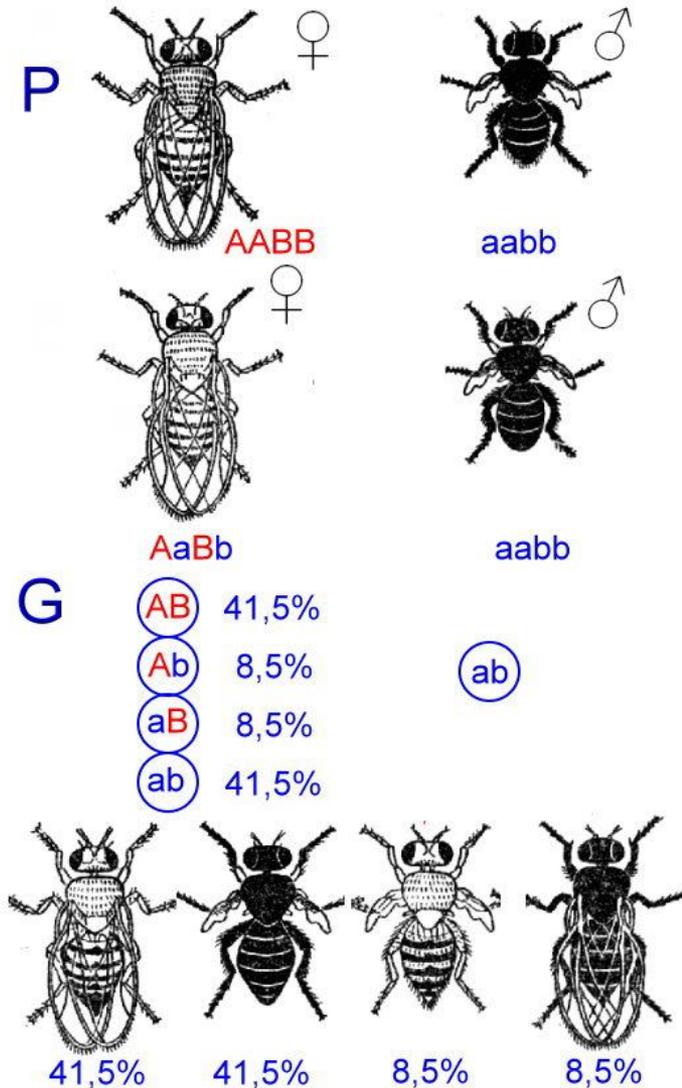
Закон Моргана



Скрещивая мушку дрозофилу с серым телом и нормальными крыльями с мушкой, имеющей темную окраску тела и зачаточные крылья, в первом поколении Морган получал гибридов, имеющих серое тело и нормальные крылья.

При проведении анализирующего скрещивания самки F_1 с самцом, имевшим рецессивные признаки, теоретически ожидалось получить потомство с комбинациями этих признаков в соотношении 1:1:1:1.

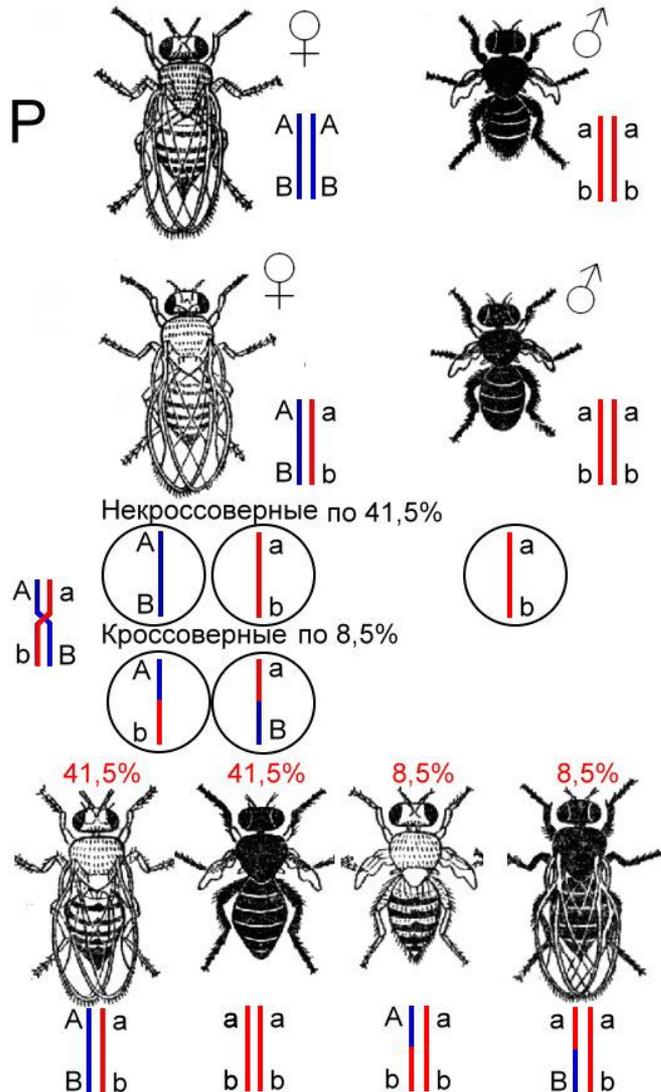
Закон Моргана



Однако в потомстве было 41,5% серых длиннокрылых и 41,5% черных с зачаточными крыльями и лишь незначительная часть мушек имела перекомбинированные признаки (8,5% черные длиннокрылые и 8,5% серые с зачаточными крыльями).

Морган пришел к выводу, что гены, обуславливающие развитие серой окраски тела и длинных крыльев, локализованы в одной хромосоме, а гены, обуславливающие развитие черной окраски тела и зачаточных крыльев, – в другой.

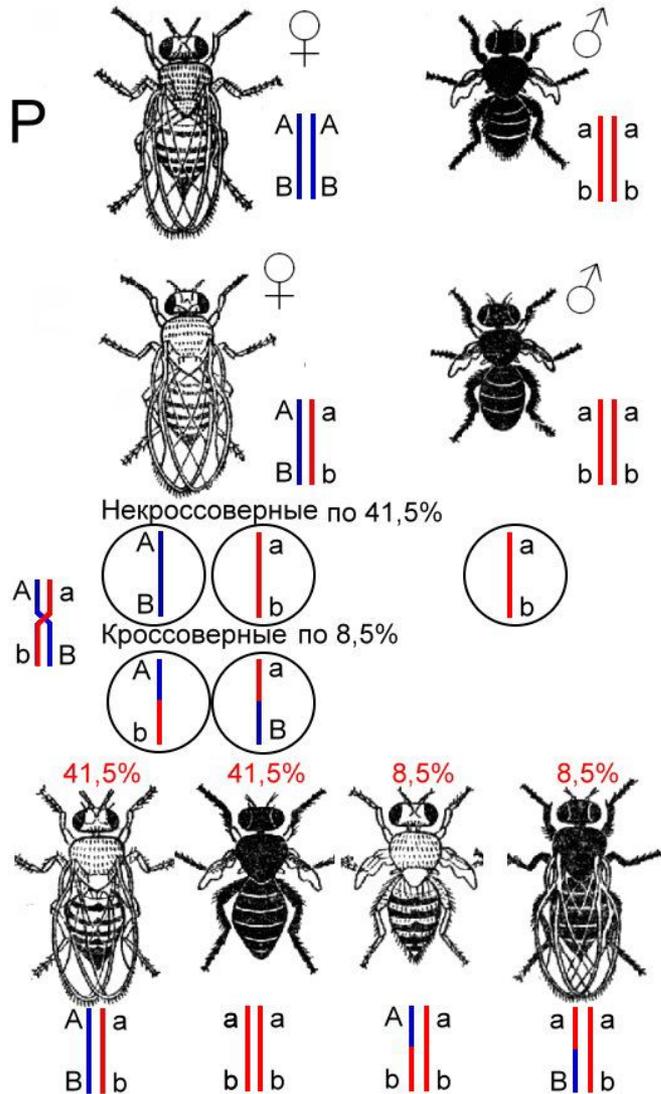
Закон Моргана



Явление совместного наследования признаков Морган назвал **сцеплением**. Материальной основой сцепления генов является хромосома. **Гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются совместно и образуют одну группу сцепления.**

Поскольку гомологичные хромосомы имеют одинаковый набор генов, **количество групп сцепления равно гаплоидному набору хромосом**. Явление совместного наследования генов, локализованных в одной хромосоме, называют **сцепленным наследованием**. Сцепленное наследование генов, локализованных в одной хромосоме, называют **законом Моргана**.

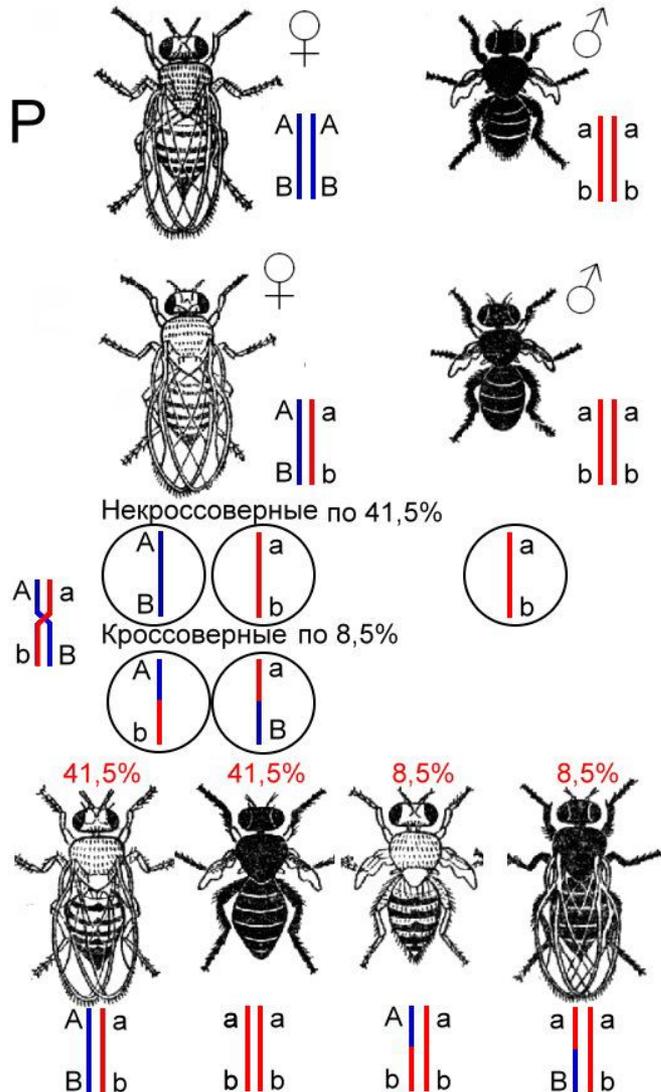
Закон Моргана



Появление особей с перекомбинированными признаками Морган объяснил кроссинговером во время мейоза. 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 не во всех гаметах, числовое соотношение фенотипов не соответствует соотношению 1:1:1:1.

Закон Моргана



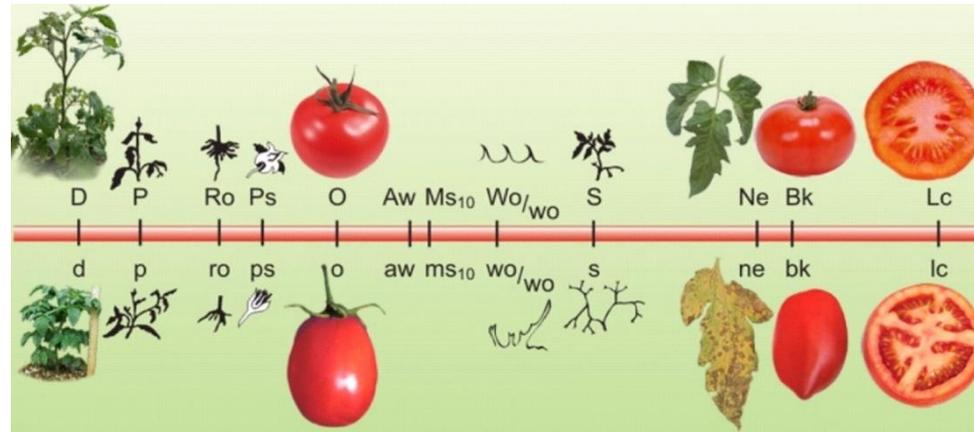
В зависимости от особенностей образования гамет, различают:

некроссоверные гаметы – гаметы с хромосомами, образованными без кроссинговера: AB и ab;

кроссоверные гаметы – гаметы с хромосомами, претерпевшими кроссинговер: Ab и aB.

Закон Моргана

Гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются совместно и образуют **одну группу сцепления**. В каждой паре гомологичных хромосом находятся одинаковые группы генов. У человека 23 группы сцепления, у дрозофилы – четыре. Было также показано, что у каждого гена в хромосоме есть строго определенное место – **локус**.



Генетическая карта II хромосомы томата (примеры некоторых генов). D - растение нормальной высоты, d - карлик; O - круглый плод, o - овальный плод; Ne - нормальные листья, ne - пораженные болезнью; Bk - круглый плод, bk - с заостренным концом.

Вероятность возникновения перекреста между генами зависит от их расположения в хромосоме: чем дальше друг от друга расположены гены, тем выше вероятность перекреста между ними.

Закон Моргана

Дано:

Ген	Признак
A	- серое тело
a	- черное тело
B	- норм. крылья
b	- зачат. крылья

Р ♀ $\frac{AB}{AB}$ x ♂ $\frac{ab}{ab}$
 Сер.Нор. Черн.Зач.

F₁ - ? F₂ - ?

Решение:

Р ♀ $\frac{AB}{AB}$ x ♂ $\frac{ab}{ab}$
 Сер.Нор. Черн.Зач.

Гам. $\frac{AB}{AB}$ $\frac{ab}{ab}$

F₁ 100% $\frac{AB}{ab}$
 Сер.Нор.

♀ $\frac{AB}{ab}$ x ♂ $\frac{ab}{ab}$
 Сер.Нор. Черн.Зач.

Некроссоверные гаметы

41,5% $\frac{AB}{AB}$ $\frac{ab}{ab}$

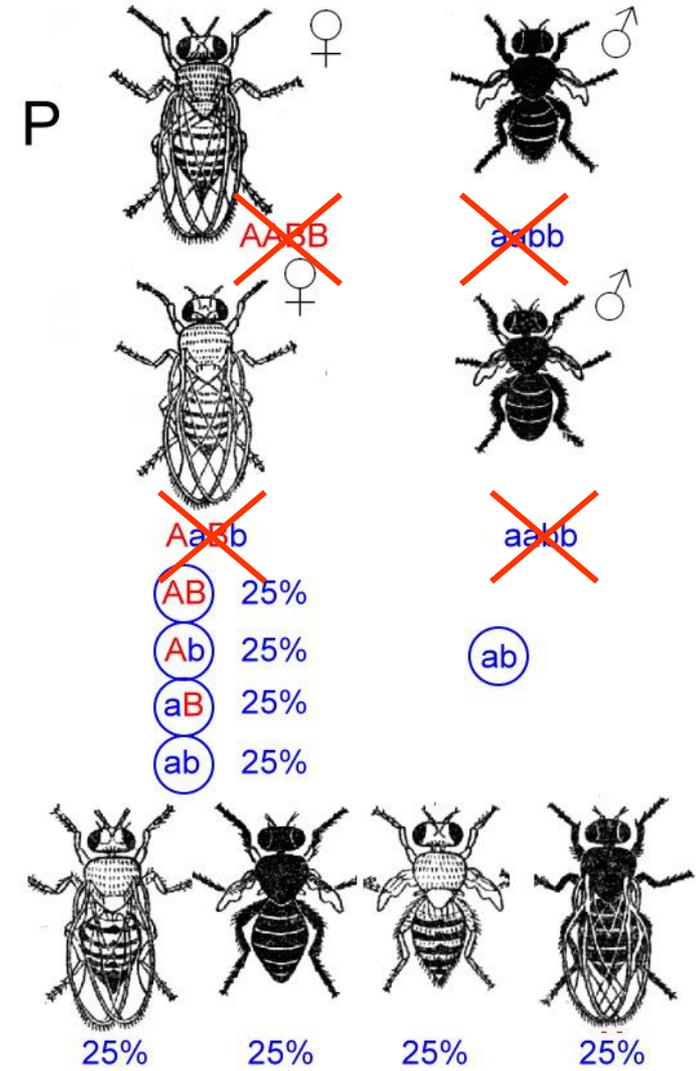
41,5% $\frac{ab}{ab}$

Кроссоверные гаметы

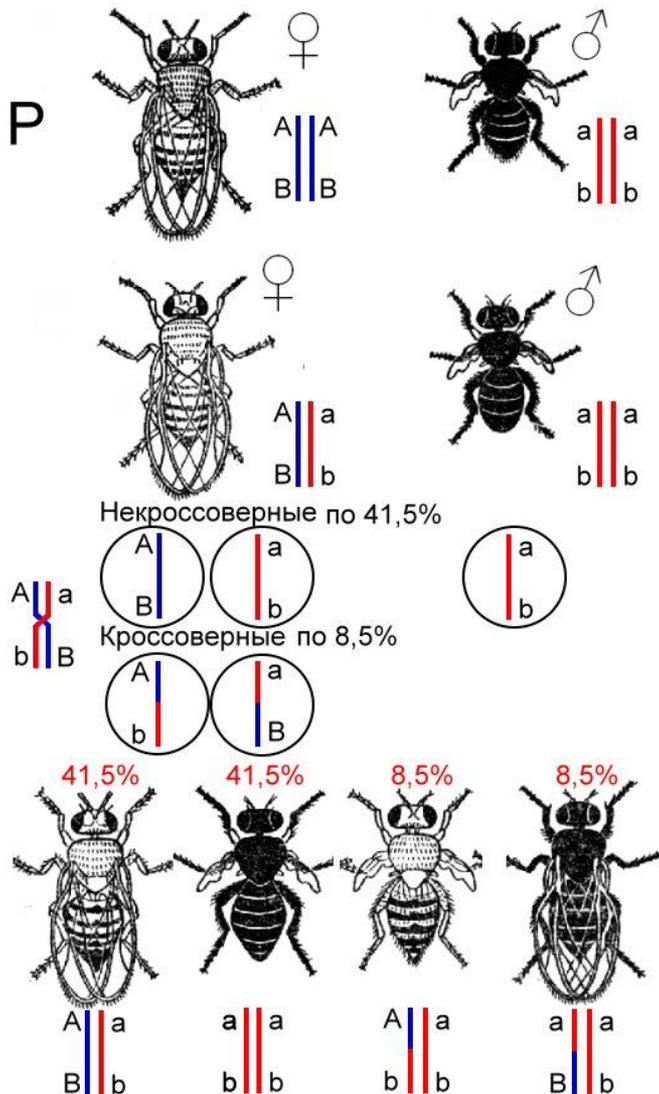
8,5% $\frac{Ab}{Ab}$

8,5% $\frac{aB}{aB}$

	41,5%	41,5%	8,5%	8,5%
	$\frac{AB}{AB}$	$\frac{ab}{ab}$	$\frac{Ab}{Ab}$	$\frac{aB}{aB}$
F ₂	$\frac{AB}{ab}$ С.Н.	$\frac{ab}{ab}$ Ч.З.	$\frac{Ab}{ab}$ С.З.	$\frac{aB}{ab}$ Ч.Н.



Закон Моргана



За единицу расстояния между генами, находящимися в одной хромосоме, принят 1% кроссинговера. Например, в рассмотренном выше анализирующем скрещивании получено 17% особей с перекомбинированными признаками.

Следовательно, расстояние между генами серой окраски тела и длинных крыльев (а также черной окраски тела и зачаточных крыльев) равно 17%.

В честь Т. Моргана единица расстояния между генами названа **морганидой**, расстояние между этими генами равно 17 морганидам.

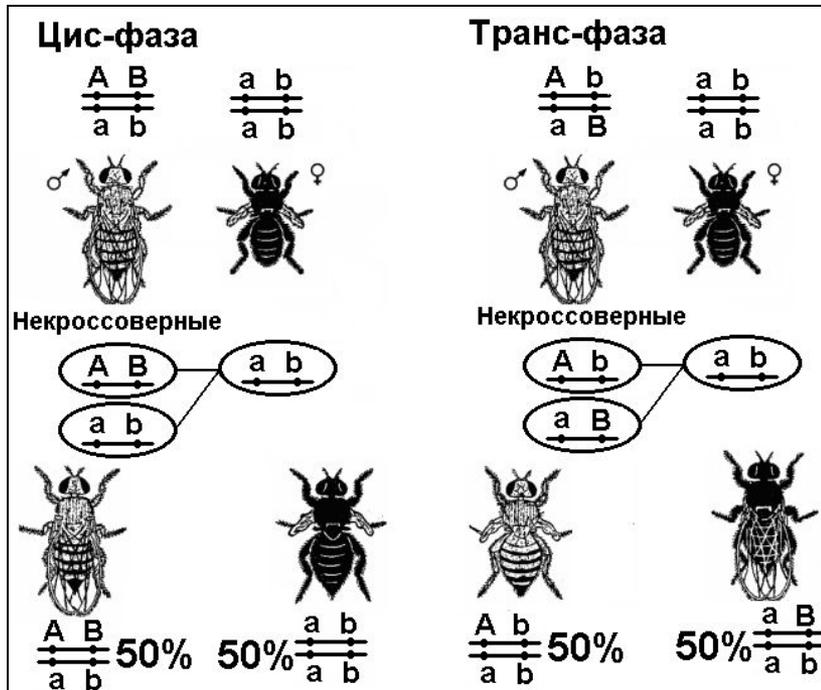
А **сила сцепления** высчитывается по формуле: **сила сцепления = 100% - % кроссоверных гамет**. Сила сцепления между генами окраски тела и формы крыльев равна $100\% - 17\% = 83\%$.

Закон Моргана

Какой генотип у дигетерозиготной серой самки с длинными крыльями?

$AB//ab$ – цис- фаза.

$Ab//aB$ – транс-фаза.

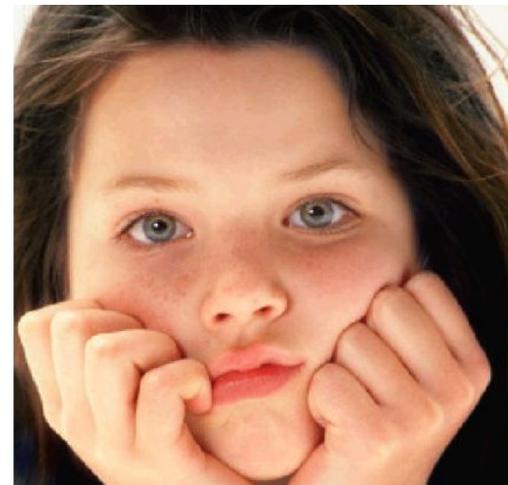


У самцов дрозофил в мейозе кроссинговер не происходит. Поэтому при скрещивании доминантного серого длиннокрылого самца дрозофилы с рецессивной самкой, имеющей черное тело и зачаточные крылья, расщепление по фенотипу будет 1:1. Это означает наличие полного сцепления генов в одной хромосоме.

Таким образом, если не происходит перекреста хромосом и обмена генами, то наблюдается *полное сцепление генов*.



Гены, определяющие светлый цвет волос и глаз, находятся в одной хромосоме и наследуются сцепленно.



Сочетания признаков: темные волосы и серые глаза, светлые волосы и карие глаза - появляются благодаря кроссинговеру.

Подведем итоги:

Закон Моргана:

Гены, находящиеся в одной хромосоме наследуются преимущественно сцепленно.

Группа сцепления:

Гены, находящиеся в одной хромосоме образуют группу сцепления.

Количество групп сцепления:

Количество групп сцепления равно числу пар гомологичных хромосом, гаплоидному набору хромосом. У человека 23 группы сцепления, у дрозофилы – четыре.

Кроссоверные гаметы:

Гаметы с хромосомами, образованные в результате кроссинговера.

Морганида:

В честь Т. Моргана единица расстояния между генами названа морганидой, 1 морганида = 1% кроссоверных гамет.

Как определяется сила сцепления между генами?

Сила сцепления высчитывается по формуле:

сила сцепления = 100% - % кроссоверных гамет.

Подведем итоги:

В каких случаях выполняется закон Моргана?

Если гены находятся в одной хромосоме, то они наследуются сцепленно и входят в одну группу сцепления.

Сколько пар гомологичных хромосом контролируют окраску тела и форму крыльев дрозофилы?

Одна пара гомологичных хромосом.

Сколько кроссоверных гамет (в %) образуется у дигетерозиготной самки дрозофилы с серым телом и нормальными крыльями?

17%.

Какое расстояние между генами, контролирующими цвет тела и форму крыльев у дрозофилы?

17 морганид.

Какова сила сцепления между генами, определяющими цвет тела и форму крыльев у дрозофилы?

83%.

Сколько кроссоверных гамет образуется у дигетерозиготного самца дрозофилы с серым телом и нормальными крыльями?

У самца дрозофилы сила сцепления равна 100%, у него нет кроссинговера.

Подведем итоги:

Сколько групп сцепления у дрозофилы? У человека?

У дрозофилы – 4 группы сцепления, у человека – 23.

Какое явление вызывает нарушение закона Моргана?

Кроссинговер.

От чего зависит частота кроссинговера между генами, находящимися в одной хромосоме?

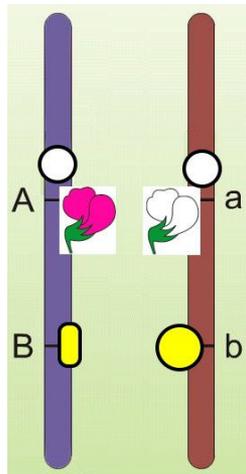
От расстояния между генами, чем больше расстояние, тем больше вероятность кроссинговера.

Генотип особи $Ac//aC$. Какие гаметы будут образовываться, если расстояние между генами Ac – 10 морганид.

Некроссоверные гаметы: 45% Ac и 45% aC, по 5% кроссоверных гамет AC и ac.



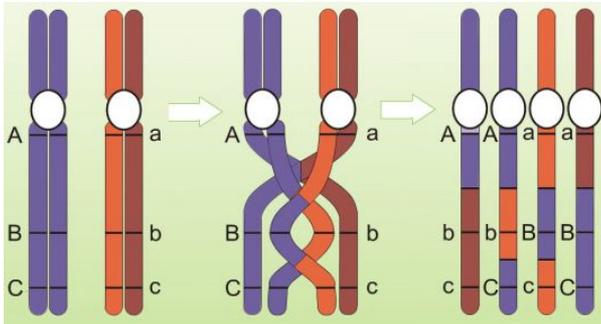
Томас Морган
(1866—1945).



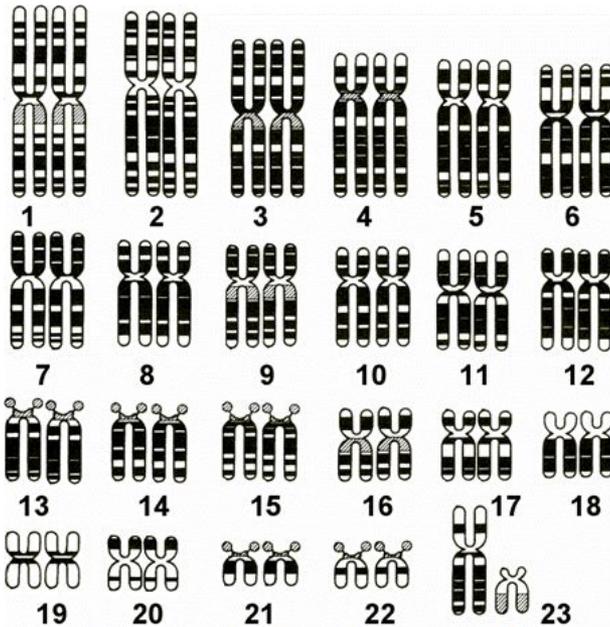
Современная хромосомная теория наследственности создана выдающимся американским генетиком Томасом Морганом.

1. Гены располагаются в хромосомах; различные хромосомы содержат неодинаковое число генов, причем набор генов каждой из негомологичных хромосом уникален;
2. Каждый ген имеет определенное место (локус) в хромосоме; в идентичных локусах гомологичных хромосом находятся аллельные гены;
3. Гены расположены в хромосомах в определенной линейной последовательности;
4. Гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются совместно, образуя группу сцепления; число групп сцепления равно гаплоидному набору хромосом и постоянно для каждого вида организмов;

Хромосомная теория наследственности



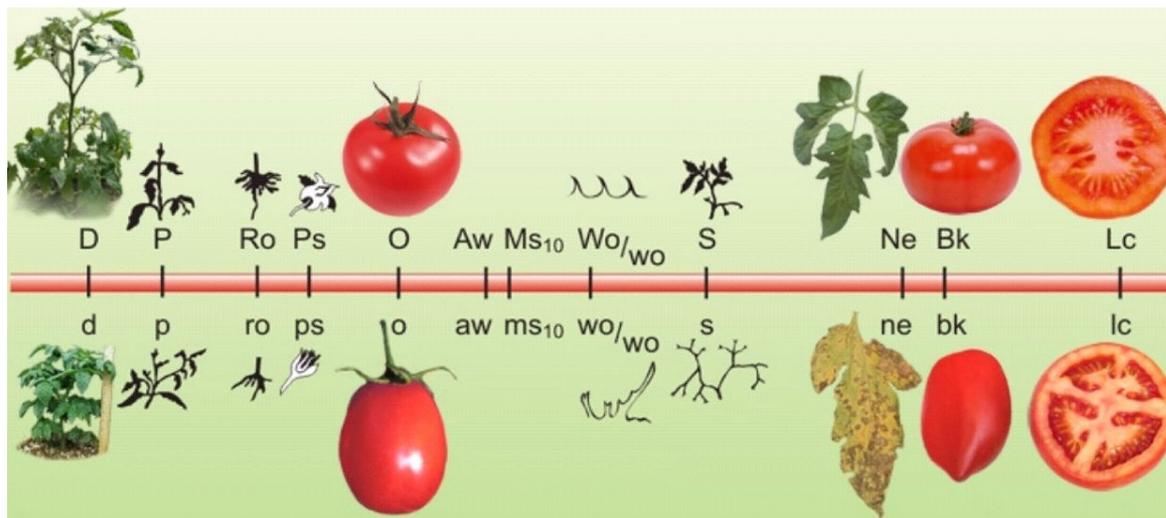
5. *Сцепление генов может нарушаться в процессе кроссинговера; это приводит к образованию рекомбинантных хромосом;*
6. Частота кроссинговера является функцией расстояния между генами: чем больше расстояние, тем больше величина кроссинговера (прямая зависимость);
7. *Каждый вид имеет характерный только для него набор хромосом – кариотип.*



Явление кроссинговера помогло ученым установить расположение каждого гена в хромосоме, создать *генетические карты* хромосом. Чем дальше друг от друга расположены на хромосоме два гена, тем чаще они будут расходиться в разные хромосомы в процессе кроссинговера.

Хромосомная теория наследственности

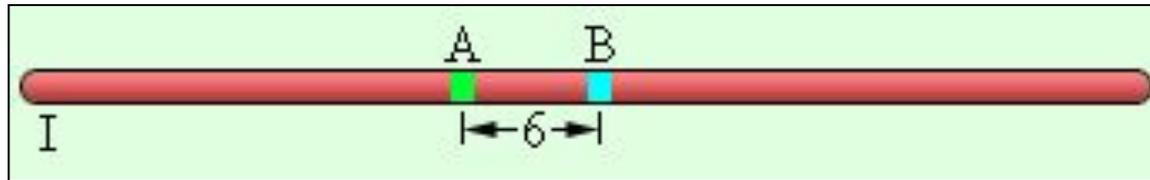
Таким образом, вероятность расхождения двух генов по разным хромосомам в процессе кроссинговера зависит от расстояния между ними в хромосоме. Следовательно, подсчитав частоту кроссинговера между какими-либо двумя генами одной хромосомы, отвечающими за различные признаки, можно точно определить расстояние между этими генами, а значит, и начать построение генетической карты, которая представляет собой схему взаимного расположения генов, составляющих одну хромосому.



Генетическая карта II хромосомы томата (примеры некоторых генов). D - растение нормальной высоты, d - карлик; O - круглый плод, o - овальный плод; Ne - нормальные листья, ne - пораженные болезнью; Bk - круглый плод, bk - с заостренным концом.

Хромосомная теория наследственности

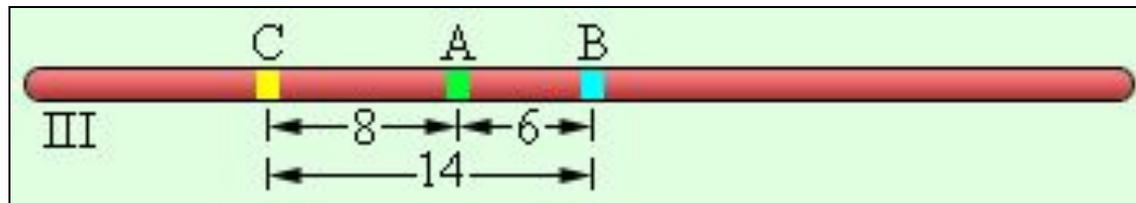
1. Расстояние между генами А и В 6 морганид. Сколько кроссоверных и некроссоверных гамет образуется у данной особи? Какова сила сцепление между генами?



Некроссоверных по 47%; Кроссоверных по 3%.

Сила сцепления: $100\% - 6\% = 94\%$

Расстояние между генами С и А – 8 морганид, между А и В – 6 морганид, между В и С – 14 морганид. Где располагается ген С?



Задача 1.

Катаракта и полидактилия (многопалость) вызываются доминантными аллелями двух генов, расположенных в одной паре аутосом. Женщина унаследовала катаракту от отца, а многопалость от матери. Определить возможные фенотипы детей от ее брака со здоровым мужчиной.

Решение. (Без записи генетической схемы)

Определяем генотипы родителей. Пусть A – катаракта, B – полидактилия. Генотип женщины $Ab//aB$, хромосома с катарактой от отца, хромосома с полидактилией от матери. Генотип здорового мужчины $ab//ab$. В потомстве половина детей будут с генотипами $Ab//ab$ и с катарактой, половина с генотипом $aB//ab$ и с полидактилией.

Задача 2.

Доминантные гены катаракты и эллиптоцитоза расположены в первой аутосоме. Определить вероятные фенотипы и генотипы детей от брака здоровой женщины и дигетерозиготного мужчины, у которого отец был с катарактой и эллиптоцитозом. Кроссинговер отсутствует.

Решение. (Без записи генетической схемы)

Определяем генотипы родителей. Пусть A – катаракта, B – эллиптоцитоз. Генотип здоровой женщины $ab//ab$, генотип мужчины $AB//ab$, так как катаракту и эллиптоцитоз он получил от отца. В потомстве половина детей будут с генотипами $AB//ab$, с катарактой и эллиптоцитозом, половина с генотипом $ab//ab$ – здоровы.

Задача 3.

Доминантные гены катаракты, эллиптоцитоза и многопалости расположены в первой аутосоме. Определить возможные фенотипы детей от брака женщины, больной катарактой и эллиптоцитозом (мать ее была здорова), с многопалым мужчиной (мать его имела нормальную кисть).

Решение. (Без записи генетической схемы)

Определяем генотипы родителей. Пусть А – катаракта, В – эллиптоцитоз, С – многопалость. Генотип женщины АВс//abc, хромосому АВс/ она получила от отца, генотип многопалого мужчины abC//abc, хромосому abC/ он получил так же от отца. В потомстве ожидается 25% с генотипом АВс//abC (катаракта, эллиптоцитоз и многопалость), 25% с генотипом АВс//abc (катаракта, эллиптоцитоз), 25% с генотипом abc//abC (многопалость), 25% с генотипом abc//abc – здоровы.

Всероссийская олимпиада

Среднее число хиазм на один мейоцит самки *D.melanogaster* составляет 5,7. Исходя из этого, суммарная длина генетической карты дрозофилы составляет примерно:

- а) 5,7 сантиморганид;
- б) 57 сантиморганид;
- в) 285 сантиморганид;
- г) 570 сантиморганид

Общее число актов генетической рекомбинации в одном мейозе равно общему числу хиазм. Каждая хиазма осуществляет рекомбинацию с вероятностью 100 %, но в нее случайным образом вовлекается только одна из двух сестринских хроматид каждого гомолога. Поэтому общая длина рекомбинационной карты для организма равна $100 n / 2$ сМ, где n – среднее суммарное число хиазм во всех хромосомах мейоцита.

Всероссийская олимпиада

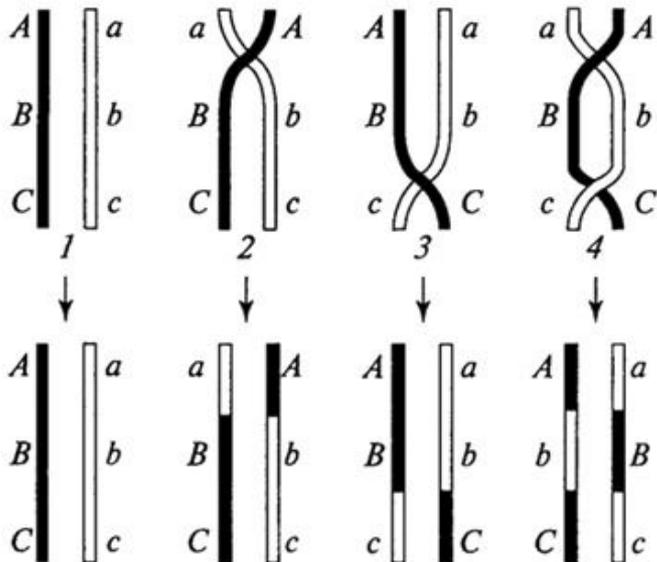
Суммарная длина генетической карты мужчины – 2800 сантиморганид, женщины – 4800 сантиморганид. Из этого следует, что:

- а) у женщин хромосомы примерно на 70% длиннее, чем у мужчин;
- б) у женщин число хромосом примерно на 70% больше, чем у мужчин;
- в) у женщин число генов примерно на 70% больше, чем у мужчин;
- г) у женщин кроссинговер идет примерно на 70% чаще, чем у мужчин.

У гетерогаметного мужского пола человека кроссинговер не исключен, но его интенсивность по всему геному снижена примерно вдвое по сравнению с женским полом. Из этого в частности следует, что общая длина рекомбинационной генетической карты у мужчины (2809 сМ – в среднем 56 хиазм) оказывается вдвое меньше, чем у женщины (4782 сМ – в среднем 96 хиазм). Это отражает так называемое (и также одно из многих) правило Холдэйна, которое гласит – если у одного из полов рекомбинация подавлена, то это всегда гетерогаметный пол.

Олимпиадникам:

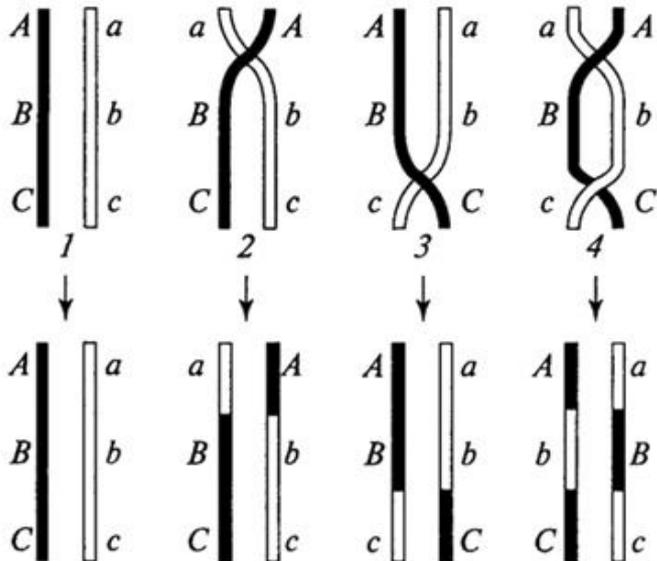
Достаточно точно относительное расстояние между генами в дигибридных скрещиваниях можно определить когда оно невелико (не более 5-10%). Если расстояние велико, то заметными становятся обмены между гомологичными хромосомами внутри участка между генами в результате кроссинговера одновременно в двух точках (двойной кроссинговер). При двойном кроссинговере гомологичные хромосомы обменяются средним участком, расположенным между генами, и этот обмен не будет заметен:



В результате двойного кроссинговера кроссоверных особей появится в потомстве меньше, а вычисленное относительное расстояние окажется заниженным. Поэтому, если окажется, что расстояние между генами велико, то следует ввести в скрещивание еще один ген, который расположен между анализируемыми и двойной кроссинговер стане заметным. Другими словами нужно провести тригибридное скрещивание.

Олимпиадникам:

При тригибридном скрещивании появится 8 сортов гамет, среди которых два сорта некроссоверных гамет, две пары одинарных кроссоверных гамет и два сорта двойных кроссоверных гамет. При анализирующем скрещивании сорта гамет и их пропорция вскроется в виде соотношения соответствующих им фенотипических классов. Два класса двойных кроссоверных гамет можно узнать по наименьшей численности в них, так как вероятность двойного кроссинговера будет теоретически равна произведению вероятностей двух одинарных (теорема умножения вероятностей):



Двойных кроссинговеров появляется часто меньше, чем теоретически ожидается. Это происходит в силу того, что происшедший в одной точке кроссинговер затрудняет возможность кроссинговера в близлежащих точках. Это явление называется интерференцией, сила которой определяется отношением практически полученных кроссоверных особей к теоретически ожидаемому. Это отношение называют величиной совпадения, измеряется в долях единицы и процентах.