



# ЕКОЛОГІЧНА ГЕНЕТИКА



## Лабораторне заняття № 6

### **Тема: Успадкування зчеплених ознак. Кросинговер**

**Мета:** вивчити закономірності успадкування ознак за наявності явища зчеплення ознак; докладно розглянути явище кросинговеру.

#### **Питання для самопідготовки:**

1. Закон Моргана.
2. Хромосоми, як групи зчеплення ознак.
3. Локалізація генів на хромосомах.
4. Явище кросинговеру.
5. Відсоток перехресту генів та його визначення.
6. Визначення кількості груп зчеплення.
7. Складання генетичних карт хромосом. Визначення відстані між генами.

#### **Хід роботи:**

#### **Теоретична частина:**

Живі істоти мають велику кількість ознак, прояв яких забезпечується великою кількістю генів. Однак, кількість хромосом у кожного виду має своє значення та обмежена. А тому одна хромосома несе в собі інформацію великої кількості генів. Ознаки, гени яких розташовуються в одній хромосомі, мають назву **зчеплених**.

Вивченням успадкування ознак, гени яких локалізовані в одній хромосомі, займався американський генетик Т. Морган. Зчеплене успадкування генів, локалізованих в одній хромосомі отримало назву **закону Моргана**.

Одна хромосома – це одна група зчеплення ознак. Кількість груп зчеплення відповідає гаплоїдному набору хромосом біологічного виду.

Але під час I поділу мейозу в кінці профазі I відбувається кон'югація гомологічних хромосом, перехрест між ними та обмін гомологічними ділянками. В цьому випадку гени, що було розташовано на одній хромосомі, мають змогу опинитися на іншій гомологічній їй, і таким чином групи зчеплення дещо змінюються, утворюючи нові комбінації ознак, не властивих вихідним (батьківським) організмам.



## ЕКОЛОГІЧНА ГЕНЕТИКА



Кожен ген має домінуючу, рецесивну чи множинну форму (наприклад, серії алелів, які забезпечують визначення груп крові), але кожна хромосома несе лише одну з алелів. На хромосомі одночасно можуть бути розміщені різні за типом алелів різних генів, чи однакові за типом алелів. Якщо хромосома містить тільки домінуючі або тільки рецесивні алелів вивчаємих генів, то кажуть що гени знаходяться у **цис-положенні** або в **фазі притягнення**. Якщо хромосома містить різні алелів вивчаємих генів – один рецесивний, а інший домінуючий, то кажуть що гени знаходяться в **транс-положенні** або у **фазі відштовхування**.

Гени в хромосомах мають різний ступінь зчеплення. Зчеплення може бути *повним*, коли гени, що належать до однієї групи зчеплення, завжди успадковуються разом та *неповним* – коли між генами можлива рекомбінація.

В процесі **кросинговеру** відбувається виникнення рекомбінаційних хромосом. В залежності від особливостей утворення гамет вирізняють **кросоверні гамети** – гамети з хромосом, що зазнали змін внаслідок кросинговеру та **некросоверні гамети**. Некросоверних гамет завжди утворюється більше.

Кросинговер може бути поодиноким, подвійним, потрійним, множинним. Вірогідність виникнення перехресту між генами залежить від їх розташування в хромосомі: чим віддаленішими будуть гени, тим вище вірогідність перехресту між ними. За одиницю відстані між генами, що знаходяться в одній хромосомі, прийнято **1% кросинговеру**. Його величина залежить від сили зчеплення між генами та відповідає відсотку рекомбінаційних особин (особин, що утворені за участі кросоверних гамет) від загальної кількості нащадків, отриманих від схрещування. Одиниця відстані має назву **морганіда**.

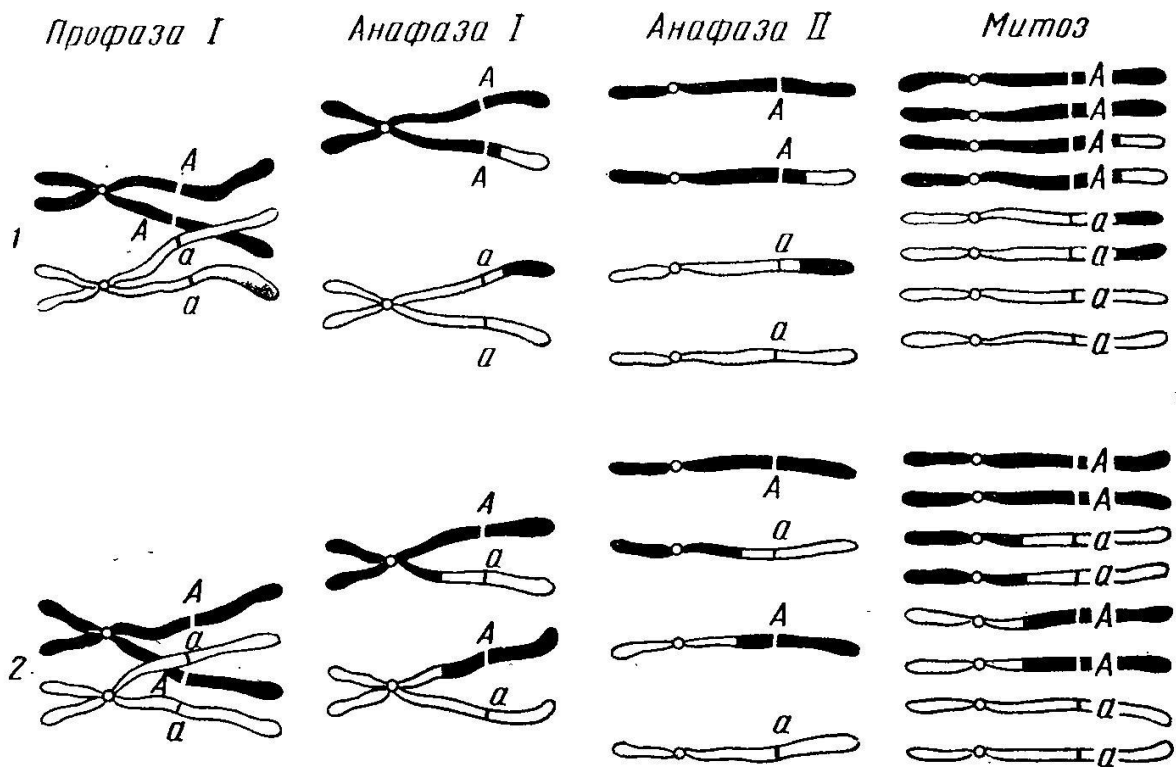
Якщо відсоток кросинговеру **більш ніж 50%**, то кажуть про **незалежне** успадкування ознак. Згідно хромосомної теорії успадкування гени в хромосомах розташовуються лінійно. **Генетична карта хромосоми** – схематичне зображення відносного положення генів, що входять до групи зчеплення генів.

Про положення гена у групі зчеплення роблять висновки за відсотком кросинговеру: чим більше % кросинговеру або кількість кросоверних особин в аналізуючому схрещуванні, тим далі будуть розташовуватись вивчаємі гени.

Якщо відомі величини частот кросинговеру, то відстань між генами дорівнює або сумі, або різності цих величин. Але між генами може відбуватися і подвійний кросинговер, який часто



ускладнює визначення відстані між віддаленими генами через те що подвійний кросинговер не завжди виявляється. Подвійний кросинговер призводить до того, що частота кросинговеру між крайовими генами виявляється меншою від очікуваної та не дорівнює сумі частот поодиноких кросинговерів. Тільки наявність між вивчаємими генами третього (він має назву маркеру) дозволяє точно встановити відстань між генами. Відстань між генами за наявності подвійного кросинговеру дорівнює сумі відсотків поодиноких кросинговерів та подвоєного відсотка подвійного кросинговеру.



### Схема процесу кросинговеру

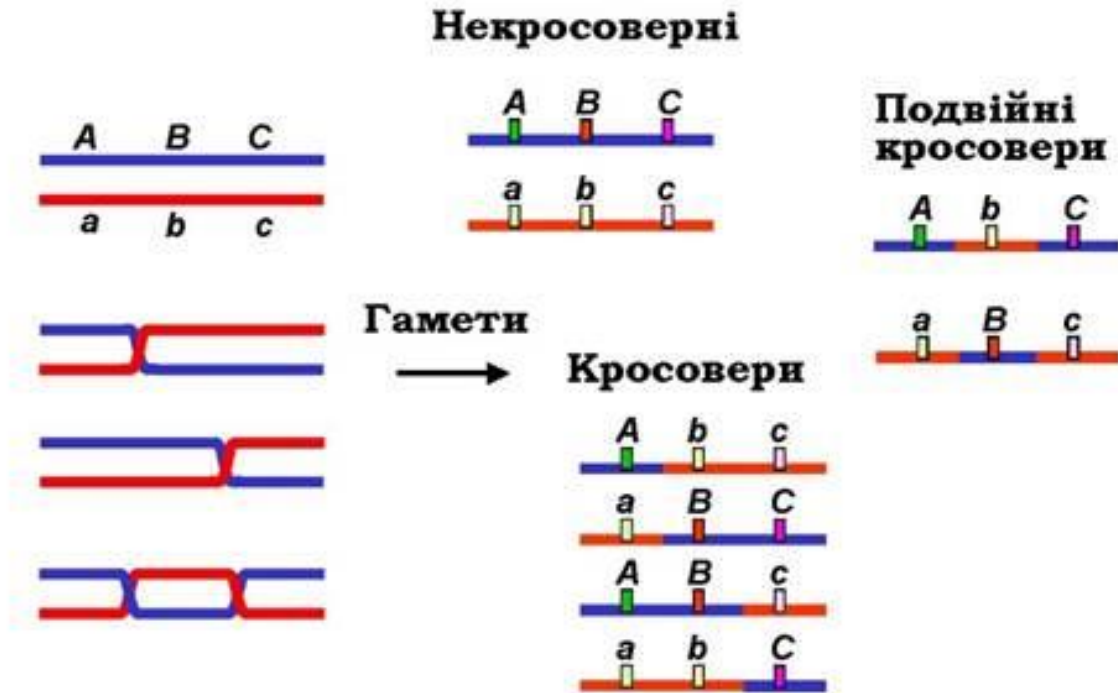
Слід зазначити, що при вирішенні задач на зчеплене успадкування **змінюється запис генотипів батьків, нащадків та гамет**. Обов'язково малюється ділянка хромосома на якій розташовані гени рисочкою знизу або зверху, щоб можна було визначити положення знаходження генів та зрозуміти які комбінації є некросоверними, а які виникли шляхом кросинговеру. Також слід розуміти, що **кількість кросоверних гамет** завжди буде **меншою** від **кількості некросоверних**



# ЕКОЛОГІЧНА ГЕНЕТИКА



**гамет**. А за умов наявності трьох генів кількість **подвійних кросоверів** буде **найменшою**.



За умов **аналізуючого схрещування** (повний рецесив за усіма генами) **кількість утворених нащадків кожного класу** відповідає **кількості утворених кросоверних/некросоверних гамет** та дозволяє одразу визначити відстань між генами. Чим більша відстань тим вища вірогідність проходження процесу кросинговеру між цими генами. Слід пам'ятати що **для кожної пари** генів **ймовірність проходження процесу кросинговеру своя**, вона не є сталою для усіх пар генів на одній хромосомі.

Окрім цього при складанні генетичних карт хромосом слід пам'ятати, що при аналізі розташування генів вони можуть знаходитись **в різних конфігураціях**. Наприклад, є три гени А, В, С. Але розташовуватись вони можуть у різних послідовностях: А-В-С, А-С-В, С-А-В, С-В-А, В-А-С, В-С-А. Визначити порядок розташування генів можливо лише **порахувавши відстань між усіма трьома парами генів**: А-С, В-С, А-В. Слід зазначити, що відстань вимірюється саме у **% кросинговеру**, а **не в метрах, мм, нм** та ін. А тому якщо скласти відстані 1-2 та 2-3 ви **НЕ** отримаєте відстань 1-3!



Відсоток кросинговеру між генами вираховують **за формулою:**

$$X = \frac{a+b}{n} \times 100\%,$$

x – % кросинговеру;  
a – кількість кросоверних особин одного класу;  
в – кількість кросоверних особин другого класу;  
п – загальна кількість особин отриманих в аналізуючому схрещуванні.

## **Практична частина:**

### **Приклади розв'язання типових задач на зчеплення**

**Задача 1.** Дигетерозиготна за генами А та В самиця дрозофіли схрещена з рецесивним самцем. Серед нащадків було отримано наступне розщеплення:

43,5% АaВв

6,5% Аавв

6,5% аaВв

43,5% аавв.

Потрібно визначити у цис- чи транс-положенні знаходяться гени А та В та відстань між генами А та В в морганідах.

#### **Розв'язок:**

Аналізуємо умови задачі. Оскільки схрещування проводили з рецесивним самцем, він дає тільки один тип гамет – ав. Тобто коли ми виключимо його гамету з генотипу нащадків в нас залишиться відсоток гамет утворених дигетерозиготною самицею:

43,5% АВ

6,5% Ав

6,5% аВ

43,5% ав.

За кількістю гамет ми визначаємо що гамети АВ та ав є некросоверними, а гамети Ав та аВ – кросоверними. Якщо хромосома містить тільки доміантні або тільки рецесивні алелі вивчаємих генів, то кажуть що гени знаходяться у цис-положенні або в фазі притягнення.

Визначаємо відстань між генами А та В. Використовуємо формулу подану вище, але оскільки в нас не кількість особин, а одразу відсоток кросоверних гамет, то для визначення відстані





## ЕКОЛОГІЧНА ГЕНЕТИКА



нам потрібно їх просто скласти між собою. Тобто, відстань між генами А та В в цьому випадку дорівнює 13% ( $x=6,5\%+6,5\%$ ).

Отже, **відповідь** гени А та В знаходяться у цис-положенні на відстані 13 морганід.

**Задача 2.** У дрозофіли у II хромосомі локалізовані гени, що обумовлюють довжину крил та ніг. Домінантний ген  $dr^+$  обумовлює розвиток нормальних крил, алель  $dr^-$  - короткі крила, доміантний ген  $d^+$  - нормальну довжину ніг,  $d^-$  - короткі ноги. Від схрещування дигетерозиготних мух, що мали нормальні крила та ноги, з мухами, що мали обидві ознаки в рецесивному стані, отримали 840 мух, з яких 27 мали обидві доміантні ознаки та 30 – обидві рецесивні (рекомбінантні особини). Визначте відстань між генами у відсотках кросинговеру.

### **Розв'язок:**

Аналізуємо умови задачі. В самих умовах вже полегшено вирішення задачі оскільки нам вказано кількість тільки рекомбінантних, тобто кросоверних класів нащадків, що нам потрібно для розрахунку відстані. Тож беремо подані цифри та підставляємо їх до формули визначення відстані між генами:

$$X = (27+30)/840 \times 100\% = 6,78\% \text{ кросинговеру} - \text{це і є}$$

**відповідь** на задачу.

**Задача 3.** Проведіть генетичний аналіз результатів двох аналізуючих схрещувань тригетерозигот:

	Схрещування 1	Схрещування 2
ABC	255	84
ABc	20	76
AbC	128	82
Abc	124	78
aBC	136	86
aBc	140	74
abC	28	82
abc	<u>266</u>	<u>80</u>
	1097	642

### **Розв'язок:**

Провести генетичний аналіз це означає визначити характер успадкування генів (незалежне чи зчеплене) та за умови зчепленого успадкування визначити відстань між генами та



## ЕКОЛОГІЧНА ГЕНЕТИКА



намалювати генетичну карту (порядок розташування генів на хромосомі).

Нам дано два схрещування. Починаємо їх аналізувати. За умови незалежного успадкування генів при аналізую чому схрещуванні ми повинні отримати нащадків у рівному співвідношенні класів. Якщо уважно подивитись на схрещування 2, то ви побачите що всі класи нащадків сформувалися майже рівно за кількістю особин. Тому ми робимо **ВИСНОВОК** що у другому схрещуванні гени А, В та С успадковуються незалежно.

Повертаємось до схрещування 1. Кількість нащадків по кожному з класів різниться, і, це вказує на те, що гени які успадковуються зчеплені.

Визначаємо які комбінації генів є кросоверними, які некросоверними, і які комбінації є подвійними кросоверами. Пам'ятаємо, що усі гамети парні, тобто гамети АВС відповідає гамета авс і їх кількість також повинна бути майже однаковою. В нашому випадку саме ці гамети є найчисленнішими (255 та 266 особин відповідно), а тому ми робимо висновок, що саме ці комбінації є НЕКРОСОВЕРНИМИ. Далі шукаємо комбінації з найменшою кількістю особин – АВс та авС – це ПОДВІЙНІ КРОСОВЕРИ. Інші чотири комбінації це ОДИНОЧНІ КРОСОВЕРИ (перехрест лише між однією парою генів). Коли ми визначились з некросоверними комбінаціями та комбінаціями подвійних кросоверів ми можемо визначитись і з порядком розташування генів на хромосомі – ген за яким вони відрізняються розташовується всередині між двома іншими. В нашому випадку це ген – С. Тобто гени розташовуються А-С-В. Розрахуємо відстань між усіма парами генів.

### Відстань між генами А та В:

Для цього нам спочатку потрібно визначитись з кількістю кросоверних та некросоверних нащадків по цій парі генів. Для того щоб розрахувати кількість особин некросоверних ми додаємо до кількості особин утворених гаметою АВС ще кількість особин утворених гаметою АВс (для пари А та В ці особини також є НЕКросоверними – тобто до некросоверних особин ми додаємо кількість особин утворених шляхом подвійного кросинговеру)

$$AB = 255 + 20 = 275. \text{ Так само } ав = 266 + 28 = 294.$$

Потім визначаємо кількість кросоверних особин, тобто утворених гаметами аВ та Ав.  $аВ = 136 + 140 = 276$   $Ав = 128 + 124 = 252$



## ЕКОЛОГІЧНА ГЕНЕТИКА



Проводимо розрахунок відстані:  $X = (276+252)/1097 \times 100\% = 48\%$ .

Це дуже великий відсоток кросинговеру, що свідчить про вже майже незалежне успадкування генів А та В.

### Відстань між генами А та С:

Для цього нам спочатку потрібно визначитись з кількістю кросоверних та некросоверних нащадків по цій парі генів. Для того щоб розрахувати кількість особин некросоверних ми додаємо до кількості особин утворених гаметою АВС ще кількість особин утворених гаметою АвС (для пари А та С ці особини також є НЕкросоверними – тобто до некросоверних особин ми додаємо кількість особин утворених шляхом подвійного кросинговеру)

$$AC = 255 + 128 = 383. \text{ Так само, } ac = 266 + 140 = 406.$$

Потім визначаємо кількість кросоверних особин, тобто утворених гаметами аС та Ас.  $aC = 136 + 28 = 164$   $Ac = 20 + 124 = 144$

Проводимо розрахунок відстані:  $X = (164 + 144)/1097 \times 100\% = 28\%$ .

### Відстань між генами С та В:

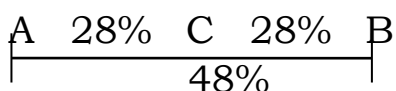
Для цього нам спочатку потрібно визначитись з кількістю кросоверних та некросоверних нащадків по цій парі генів. Для того щоб розрахувати кількість особин некросоверних ми додаємо до кількості особин утворених гаметою АВС ще кількість особин утворених гаметою аВС (для пари С та В ці особини також є НЕкросоверними – тобто до некросоверних особин ми додаємо кількість особин утворених шляхом подвійного кросинговеру)

$$BC = 255 + 136 = 391. \text{ Так само } bc = 266 + 124 = 390.$$

Потім визначаємо кількість кросоверних особин, тобто утворених гаметами Вс та Св.  $Vc = 136 + 20 = 156$   $Cv = 128 + 28 = 156$

Проводимо розрахунок відстані:  $X = (156 + 156)/1097 \times 100\% = 28\%$ .

Тож, ми отримали таку **відповідь:** у даному схрещуванні гени успадковуються як зчеплені, вони розташовані у порядку А-С-В, відстань між ними складає – АС-28%, ВС-28%, АВ-48%.







## Завдання для виконання вдома:

Задача 1. У кукурудзи гени, що обумовлюють покрученість листків ( $cr$ ) та карликовість ( $d$ ), успадковуються зчеплено. Відстань між ними 18 морганід. Схрещували рослини  $CrCrdd$  та  $cr crDD$ . Визначте: генотипи та фенотипи рослин  $F_1$ ; очікуване співвідношення фенотипів класів у  $F_2$  від аналізуючого схрещування.

Задача 2. У томатів гени  $B$  (високе стебло) та  $b$  (карликові рослини),  $C$  (округлі плоди) та  $c$  (грушеподібні плоди) локалізовані в одній парі гомологічних хромосом. При схрещуванні дигетерозиготної рослини з гомозиготною за рецесивними ознаками рослиною отримали наступне розщеплення нащадків за фенотипом:

Високі з округлими плодами – 38

Високі з грушеподібними плодами – 10

Карликові з округлими плодами – 10

Карликові з грушеподібними – 42

Визначте відстань між генами  $B$  та  $C$ .

Задача 3. Гени  $A$ ,  $B$  та  $C$  знаходяться у одній групі зчеплення. Між генами  $A$  та  $B$  кросинговер відбувається з частотою 7,4%, між генами  $B$  та  $C$  – з частотою 2,9%. Визначте взаєморозташування генів  $A$ ,  $B$  та  $C$ , якщо відстань між генами  $A$  та  $C$  дорівнює 4,5% кросинговеру.

Задача 4. Проведіть генетичний аналіз наступного аналізуючого схрещування, якщо гени зчеплені між собою визначте відстань між генами:

$ABC$  120

$ABc$  10

$AbC$  65

$Abc$  63

$aBC$  62

$aBc$  68

$abC$  12

$abc$  125

625

Задача 5. Складіть карту хромосоми, що містить гени  $A$ ,  $B$ ,  $C$ ,  $D$ ,  $E$ , якщо частота кросинговеру між генами  $B$  та  $C$  дорівнює 2,5%;  $C$  та  $A$  – 3,7%;  $A$  та  $E$  – 6%;  $E$  та  $D$  – 2,8%;  $A$  та  $B$  – 6,2%;  $B$  та  $D$  – 15%;  $A$  та  $D$  – 8,8%.



# ЕКОЛОГІЧНА ГЕНЕТИКА



## *Питання для контролю знань:*

1. Що таке група зчеплення?
2. Що таке кросинговер?
3. Яким чином визначити відсоток перехресту в хромосомах?
4. Яким чином визначити порядок розташування генів в хромосомі?
5. Яким чином визначити відстань між генами в хромосомі?
6. Чому порушується менделевське розщеплення при наявності явища зчеплення генів?
7. Яким чином визначити відсоток подвійного перехресту генів?
8. Що таке повне та неповне зчеплення генів?