Тема 32. Хромосомная теория наследственности. Закон Моргана   
  
СОДЕРЖАНИЕ   
  
Введение   
1. Т. Г. Морган - крупнейший генетик XX в.   
2. Притяжение и отталкивание   
3. Хромосомная теория наследственности   
4. Взаимное расположение генов   
5. Карты групп сцепления, локализация генов в хромосомах   
6. Цитологические карты хромосом   
7. Заключение   
Список литературы   
  
1. ВВЕДЕНИЕ   
  
Третий закон Менделя - правило независимого наследования признаков - имеет существенные ограничения.   
В опытах самого Менделя и в первых опытах, проведенных после вторичного открытия законов Менделя, в изучение были включены гены, расположенные в разных хромосомах, и вследствие этого не было обнаружено никаких расхождений с третьим законом Менделя. Несколько позднее найдены факты, противоречащие этому закону. Постепенное накопление и изучение их привело к установлению четвертого закона наследственности, получившего название закона Моргана (в честь американского генетика Томаса Гента Моргана, который первым сформулировал и обосновал его), или правила сцепления.   
В 1911 г. в статье «Свободное расщепление в противоположность притяжению в менделевской наследственности» Морган писал: «Вместо свободного расщепления в менделевском смысле мы нашли «ассоциацию факторов», локализованных в хромосомах близко друг от друга. Цитология дала механизм, требуемый экспериментальными данными.   
В этих словах кратко сформулированы основные положения хромосомной теории наследственности, разработанной Т. Г. Морганом.   
  
1. Т. Г. МОРГАН - КРУПНЕЙШИЙ ГЕНЕТИК ХХ в.   
  
Томас Гент Морган родился 25 сентября 1866 г. в штате Кентукки (США). В 1886 г. он окончил университет этого штата. В 1890 г. Т. Морган получил степень доктора философии, а в следующем году стал профессором женского колледжа в Пенсильвании. Главный период его жизни связан с Колумбийским университетом, где он с 1904 г. в течение 25 лет занимал пост заведующего кафедрой экспериментальной зоологии. В 1928 г. его пригласили руководить специально для него построенной биологической лабораторией в Калифорнийском технологическом институте, в городке близ Лос-Анджелеса, где он работал до самой смерти.   
Первые исследования Т. Моргана посвящены вопросам экспериментальной эмбриологии.   
В 1902 г. молодой американский цитолог Уолтер Сеттон (1877-1916), работавший в лаборатории Э. Вильсона (1856-1939), высказал предположение, что своеобразные явления, характеризующие поведение хромосом при оплодотворении, представляют собой, по всей вероятности, механизм менделевских закономерностей. Т. Морган был хорошо знаком и с самим Э. Вильсоном, и с работами его лаборатории, и поэтому, когда в 1908 г. он установил у самцов филоксеры наличие двух сортов сперматозоидов, один из которых обладал дополнительной хромосомой, сразу же возникло предположение о связи признаков пола с привнесением соответствующих хромосом. Так Т. Морган перешел к проблемам генетики. У него возникло предположение, что не только пол связан с хромосомами, но, быть может, и другие наследственные задатки локализованы в них.   
Скромный бюджет университетской лаборатории заставил Т. Моргана заняться поисками более подходящего объекта для опытов по изучению наследственности. От мышей и крыс он переходит к плодовой мушке дрозофиле, выбор которой оказался чрезвычайно удачным. На этом объекте сосредоточилась работа школы Т. Моргана, а затем большинства других генетических научных учреждений. Крупнейшие открытия в генетике 20-30-х гг. ХХ в. связаны с дрозофилой.   
В 1910 г. была опубликована первая генетическая работа Т. Моргана «Ограниченная полом наследственность у дрозофилы», посвященная описанию мутации белоглазости. Последующая, поистине гигантская работа Т. Моргана и его сотрудников позволила увязать в единое целое данные цитологии и генетики и завершилась созданием хромосомной теории наследственности. Капитальные труды Т. Моргана «Структурные основы наследственности», «Теория гена», «Экспериментальные основы эволюции» и другие знаменуют собой поступательное развитие генетической науки.   
Среди биологов ХХ в. Т. Морган выделяется как блестящий генетик-экспериментатор и как исследователь широкого круга вопросов.   
В 1931 г. Т. Морган был избран почетным членом Академии наук СССР, в 1933 г. ему была присуждена Нобелевская премия.   
  
2. ПРИТЯЖЕНИЕ И ОТТАЛКИВАНИЕ   
  
Впервые отклонение от правила независимого наследования признаков было замечено Бэтсоном и Пеннетом в 1906 г. при изучении характера наследования окраски цветков и формы пыльцы у душистого горошка. У душистого горошка фиолетовая окраска цветков (контролируемая геном В) доминирует над красной (зависящей от гена в), а продолговатая форма зрелой пыльцы («длинная пыльца»), связанная с наличием 3 пор, которую контролирует ген L, доминирует над «округлой» пыльцой с 2 порами, образование которой контролирует ген l.   
При скрещивании пурпурного душистого горошка с длинной пыльцой и красного с округлой пыльцой все растения первого поколения имеют пурпуровые цветки и длинную пыльцу.   
Во втором поколении среди 6952 изученных растений было найдено 4831 растение с пурпуровыми цветками и длинной пыльцой, 390 с пурпуровыми цветками и округлой пыльцой, 393 с красными цветками и длинной пыльцой и 1338 с красными цветками и круглой пыльцой.   
Это соотношение хорошо соответствует расщеплению, которое ожидается в том случае, если при образовании гамет первого поколения гены В и L встречаются в 7 раз чаще в тех сочетаниях, в которых они находились у родительских форм (ВL и bl), чем в новых сочетаниях (Вl и bL) (табл. 1).   
Создается впечатление, что гены В и L, а также b и l притягиваются друг к другу и только с трудом могут быть отделены один от другого. Такое поведение генов было названо притяжением генов. Предположение о том, что гаметы с генами В и L в таких сочетаниях, в каких они были представлены у родительских форм, встречаются в 7 раз чаще, чем гаметы с новым сочетанием (в данном случае Вl и bL), получило прямое подтверждение в результатах так называемых анализирующих скрещиваний.   
При скрещивании гибридов первого поколения (F1) (генотип BbLl) c рецессивным родителем (bbll) было получено расщепление: 50 растений с пурпуровыми цветами и длинной пыльцой, 7 растений с пурпуровыми цветками и округлой пыльцой, 8 растений с красными цветками и длинной пыльцой и 47 растений с красными цветками и округлой пыльцой, что очень хорошо соответствует ожидаемому соотношению: 7 гамет со старыми сочетаниями генов к 1 гамете с новыми сочетаниями.   
В тех скрещиваниях, где один из родителей имел генотип BBll, а второй генотип bbLL, расщепление во втором поколении имело совсем другой характер. В одном из таких скрещиваний в F2 было найдено 226 растений с пурпуровыми цветками и длинной пыльцой, 95 с пурпуровыми цветками и округлой пыльцой, 97 с красными цветками и длинной пыльцой и одно растение с красными цветками и округлой пыльцой. В этом случае создается впечатление, что гены B и L отталкиваются друг от друга. Такое поведение наследственных факторов было названо отталкиванием генов.   
Поскольку притяжение и отталкивание генов встречалось очень редко, то оно считалось какой-то аномалией и своеобразным генетическим курьезом.   
Несколько позднее у душистого горошка было обнаружено еще несколько случаев притяжения и отталкивания (форма цветка и окраска листовой пазухи, окраска цветка и форма паруса цветка и некоторые другие пары признаков), но это не изменило общей оценки явления притяжения и отталкивания как аномалии.   
Однако оценка этого явления резко изменилась после того, как в 1910-1911 гг. Т. Морган и его ученики обнаружили многочисленные случаи притяжения и отталкивания у плодовой мушки дрозофилы, очень благоприятного объекта для генетических исследований: культивирование ее стоит дешево и может осуществляться в лабораторных условиях в очень широких масштабах, срок жизни невелик и за один год можно получить несколько десятков поколений, контролируемые скрещивания легко осуществимы, имеется всего 4 пары хромосом, в том числе пара хорошо отличимых друг от друга половых.   
Благодаря этому Морган и его сотрудники довольно скоро обнаружили большое количество мутаций наследственных факторов, определяющих хорошо заметные и удобные для изучения признаки, и смогли провести многочисленные скрещивания для изучения характера наследования этих признаков. При этом выяснилось, что многие гены у мушки дрозофилы наследуются не независимо друг от друга, а взаимно притягиваются или отталкиваются, причем гены, показывающие такое взаимодействие, оказалось возможным подразделить на несколько групп, в пределах которых все гены показывали более или менее сильно выраженное взаимное притяжение или отталкивание.   
На основании анализа результатов этих исследований Т. Г. Морган высказал предположение, что притяжение имеет место между неаллеломорфными генами, расположенными в одной хромосоме, и сохраняется до тех пор, пока эти гены не будут отделены друг от друга в результате разрыва хромосом во время редукционного деления, а отталкивание имеет место в тех случаях, когда изучаемые гены расположены в разных хромосомах одной и той же пары гомологичных хромосом   
Отсюда следует, что притяжение и отталкивание генов - различные стороны одного процесса, материальной основой которого является различное расположение генов в хромосомах. Поэтому Морган предложил отказаться от двух отдельных понятий «притяжение» и «отталкивание» генов и заменить его одним общим понятием «сцепление генов», считая, что оно зависит от их расположения в пределах одной хромосомы в линейном порядке.   
  
3. ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ   
  
При дальнейшем изучении сцепления генов вскоре было установлено, что число групп сцепления у дрозофилы (4 группы) соответствует гаплоидному числу хромосом у этой мухи, и все достаточно подробно изученные гены были распределены по этим 4 группам сцепления. Первоначально взаимное расположение генов в пределах хромосомы оставалось неизвестным, но позднее была разработана методика для определения порядка расположения генов, входящих в одну группу сцепления, основанная на количественном определении силы сцепления между ними.   
Количественное определение силы сцепления генов основано на следующих теоретических предпосылках. Если два гена А и В у диплоидного организма расположены в одной хромосоме, а в гомологичной ей другой хромосоме расположены рецессивные аллеломорфы этих генов а и в, то отделиться друг от друга и вступить в новые сочетания со своими рецессивными аллеломорфами гены А и В могут только в том случае, если хромосома, в которой они расположены, будет разорвана на участке между этими генами и в месте разрыва произойдет соединение между участками этой хромосомы и ее гомолога.   
Такие разрывы и новые сочетания участков хромосом действительно происходят при конъюгации гомологичных хромосом во время редукционного деления. Но при этом обмены участками обычно происходят не между всеми 4 хроматидами, из которых состоят хромосомы бивалентов, а только между двумя из этих 4 хроматид. Поэтому хромосомы, образующиеся в результате I деления мейоза, при таких обменах состоят из двух неодинаковых хроматид - неизмененной и реконструированной в результате обмена. Во II делении мейоза эти неодинаковые хроматиды расходятся к противоположным полюсам, и благодаря этому гаплоидные клетки, возникающие в результате редукционного деления (споры или гаметы), получают хромосомы, состоящие из одинаковых хроматид, но при этом только половине гаплоидных клеток достаются реконструированные хромосомы, а вторая половина получает неизмененные.   
Такой обмен участками хромосом называется кроссинговером. При прочих равных условиях кроссинговер между двумя генами, расположенными в одной хромосоме, происходит тем реже, чем ближе друг к другу они расположены. Частота кроссинговера между генами пропорциональна расстоянию между ними.   
Определение частоты кроссинговера обычно производится при помощи так называемых анализирующих скрещиваний (скрещивание гибридов F1 с рецессивным родителем), хотя для этой цели можно использовать и F2, получаемое от самоопыления гибридов F1 или скрещивания гибридов F1 между собой.   
Можно рассмотреть такое определение частоты кроссинговера на примере силы сцепления между генами С и S у кукурузы. Ген С определяет образование окрашенного эндосперма (окрашенных семян), а его рецессивный аллель с обусловливает неокрашенный эндосперм. Ген S вызывает образование гладкого эндосперма, а его рецессивный аллель s определяет образование морщинистого эндосперма. Гены С и S расположены в одной хромосоме и довольно сильно сцеплены друг с другом. В одном из опытов, проведенных для количественного определения силы сцепления этих генов, были получены следующие результаты.   
Растение с окрашенными гладкими семенами, гомозиготное по генам С и S и имевшее генотип ССSS (доминантный родитель), было скрещено с растением с неокрашенными морщинистыми семенами с генотипом ссss (рецессивный родитель). Гибриды первого поколения F1 были вновь скрещены с рецессивным родителем (анализирующее скрещивание). Таким образом было получено 8368 семян F2, у которых по окраске и морщинистости было обнаружено следующее расщепление: 4032 окрашенных гладких семени; 149 окрашенных морщинистых; 152 неокрашенных гладких; 4035 неокрашенных морщинистых.   
Если бы при образовании макро- и микроспор у гибридов F1 гены С и S распределялись независимо друг от друга, то в анализирующем скрещивании все эти четыре группы семян должны быть представлены в одинаковом количестве. Но этого нет, т. к. гены С и S расположены в одной хромосоме, сцеплены друг с другом, и вследствие этого споры с рекомбинированными хромосомами, заключающими гены Сs и сS, образуются только при наличии кроссинговера между генами С и S, что имеет место сравнительно редко.   
Процент кроссинговера между генами С и S можно вычислить по формуле:   
  
Х = а + в / n х 100 %,   
  
где а - количество кроссинговерных зерен одного класса (зерен с генотипом Сscs, происходящих от соединения гамет Сs гибрида F1 с гаметами cs рецессивного родителя); в - количество кроссинговерных зерен второго класса (сScs); n - общее число зерен, полученных в результате анализирующего скрещивания.   
Схема, показывающая наследование хромосом, содержащих сцепленные гены у кукурузы (по Гетчинсону). Указано наследственное поведение генов окрашенного (С) и бесцветного (с) алейрона, полного (S) и морщинистого (s) эндосперма, а также несущих эти гены хромосом при скрещивании двух чистых типов между собой и при возвратном скрещивании F1 с двойным рецессивом.   
Подставляя количество зерен различных классов, полученное в этом опыте, в формулу, получаем:   
  
Х = а + в / n х 100 % = 149 + 152 / 8368 х 100 % = 3,6 %   
  
Расстояние между генами в группах сцепления обычно выражается в процентах кроссинговера, или в морганидах (морганида - единица, выражающая силу сцепления, названная по предложению А. С. Серебровского в честь Т. Г. Моргана, равна 1 % кроссинговера). В данном случае можно сказать, что ген С находится на расстоянии 3,6 морганиды от гена S.   
Теперь можно определить при помощи этой формулы расстояние между В и L у душистого горошка. Подставляя числа, полученные при анализирующем скрещивании и приведенные выше, в формулу, получаем:   
  
Х = а + в / n х 100 % = 7 + 8 / 112 х 100 % = 11,6 %   
  
У душистого горошка гены В и L находятся в одной хромосоме на расстоянии 11,6 морганиды друг от друга.   
Таким же путем Т. Г. Морган его ученики определили процент кроссинговера между многими генами, входящими в одну и ту же группу сцепления, для всех четырех групп сцепления дрозофилы. При этом выяснилось, что процент кроссинговера (или расстояние в морганидах) между различными генами, входящими в состав одной группы сцепления, оказался резко различным. Наряду с генами, между которыми кроссинговер происходил очень редко (около 0,1 %), имелись и такие гены, между которыми совсем не было обнаружено сцепления, что говорило о том, что одни гены расположены очень близко друг от друга, а другие - очень далеко.   
  
4. ВЗАИМНОЕ РАСПОЛОЖЕНИЕ ГЕНОВ   
  
Чтобы выяснить расположение генов, было предположено, что в хромосомах они расположены в линейном порядке и что истинное расстояние между двумя генами пропорционально частоте кроссинговера между ними. Эти предположения открыли возможность для определения взаимного расположения генов в пределах групп сцепления.   
Предположим, известны расстояния ( % кроссинговера) между тремя генами А, В и С и что они равны 5 % между генами А и В, 3 % между В и С и 8 % между генами А и С.   
Допустим, что ген В расположен справа от гена А. В какую сторону от гена В при этом должен быть расположен ген С?   
Если предположить, что ген С расположен слева от гена В, то в этом случае расстояние между геном А и С должно быть равно разности расстояний между генами А - В и В - С, т. е. 5 % - 3 % = 2 %. Но в действительности расстояние между генами А и С совсем другое и равно 8 %. Следовательно, предположение неправильно.   
Если предположить теперь, что ген С расположен справа от гена В, то в этом случае расстояние между генами А и С должно быть равно сумме расстояний между генами А - В и генами В - С, т. е. 5 % + 3 % = 8 %, что полностью соответствует расстоянию, установленному опытным путем. Следовательно, это предположение правильное, и расположение генов А, В и С в хромосоме схематически можно изобразить следующим образом: А - 5 %, B - 3 %, C - 8 %.   
После установления взаимного расположения 3 генов расположение четвертого гена по отношению к этим трем можно определить, зная его расстояние только от 2 из этих генов. Можно предположить, что известно расстояние гена Д от двух генов - В и С из числа 3 выше рассмотренных генов А, В и С и что оно равно 2 % между генами С и Д и 5 % между В и Д. Попытка поместить ген Д слева от гена С оказывается неудачной из-за явного несоответствия разности расстояний между генами В - С и С - Д (3 % - 2 % = 1 %) заданному расстоянию между генами В и Д (5 %). И, напротив, размещение гена Д справа от гена С дает полное соответствие между суммой расстояний между генами В - С и генами С - Д (3 % + 2 % = 5 %) заданному расстоянию между генами В и Д (5 %). Как только расположение гена Д относительно генов В и С нами установлено, без дополнительных опытов можно высчитать и расстояние между генами А и Д, т. к. оно должно быть равно сумме расстояний между генами А - В и В -Д (5 % + 5 % = 10 %).   
При изучении сцепления между генами, входящими в одну группу сцепления, неоднократно была проведена опытная проверка расстояний между ними, предварительно вычисленных таким путем, как это сделано выше для генов А и Д, и во всех случаях получено очень хорошее соответствие.   
Если известно расположение 4 генов, скажем А, В, С, Д, то «привязать» к ним пятый ген можно, если известны расстояния между геном Е и какими-то двумя из этих 4 генов, причем расстояния между геном Е и двумя остальными генами четверки могут быть вычислены так, как это сделано для генов А и Д в предыдущем примере.   
  
5. КАРТЫ ГРУПП СЦЕПЛЕНИЯ, ЛОКАЛИЗАЦИЯ ГЕНОВ В ХРОМОСОМАХ   
  
Путем постепенного привязывания все новых и новых генов к исходной тройке или четверке сцепленных генов, для которых ранее установлено их взаимное расположение, были составлены карты групп сцепления.   
При составлении карт групп сцепления важно учитывать ряд особенностей. У бивалента может возникнуть не одна, а две, три и даже еще больше хиазм и связанных с хиазмами кроссоверов. Если гены расположены очень близко друг от друга, то вероятность, что на хромосоме между такими генами возникнут две хиазмы и произойдут два обмена нитями (два кроссовера), ничтожна мала. Если гены расположены сравнительно далеко друг от друга, вероятность двойного кроссинговера на участке хромосомы между этими генами у одной и той же пары хроматид значительно увеличивается. А между тем второй кроссовер в той же паре хроматид между изучаемыми генами, по сути дела, аннулирует первый кроссовер и устраняет обмен этими генами между гомологичными хромосомами. Поэтому количество кроссоверных гамет уменьшается и создается впечатление, что эти гены расположены ближе друг к другу, чем это есть на самом деле.   
Схема двойного кроссинговера в одной паре хроматид между генами А и В и генами В и С. I - момент кроссинговера; II - рекомбинированные хроматиды АсВ и аСb.   
Схема двойного кроссинговера в одной паре хроматид между генами А и В и генами В и С. I - момент кроссинговера; II - рекомбинированные хроматиды АсВ и аСb.   
При этом чем дальше расположены друг от друга изучаемые гены, тем чаще между ними происходит двойной кроссинговер и тем больше оказывается искажение истинного расстояния между этими генами, вызываемое двойными кроссинговерами.   
Если расстояние между изучаемыми генами превосходит 50 морганид, то обнаружить сцепление между ними путем непосредственного определения количества кроссоверных гамет вообще невозможно. У них, как и у генов в гомологичных хромосомах, не сцепленных друг с другом, при анализирующем скрещивании только 50 % гамет заключают сочетание генов, отличных от тех, которые имелись у гибридов первого поколения.   
Поэтому при составлении карт групп сцепления расстояния между далеко расположенными генами определяются не путем непосредственного определения количества кроссоверных гамет в анализирующих скрещиваниях, включающих эти гены, а путем сложения расстояний между многими близко расположенными друг от друга генами, находящимися между ними.   
Такой способ составления карт групп сцепления позволяет точнее определить расстояние между сравнительно далеко (не более 50 морганид) расположенными генами и выявить сцепление между ними, если расстояние больше 50 морганид. В этом случае сцепление между далеко расположенными генами было установлено благодаря тому, что они сцеплены с промежуточно расположенными генами, которые, в свою очередь, сцеплены между собой.   
Так, для генов, находящихся на противоположных концах II и III хромосом дрозофилы - на расстоянии друг от друга более 100 морганид, установить факт их расположения в одной и той же группе сцепления оказалось возможным благодаря выявлению их сцепления с промежуточными генами и сцепления этих промежуточных генов между собой.   
Расстояния между далеко расположенными генами определены путем сложения расстояний между многими промежуточными генами, и только благодаря этому они установлены сравнительно точно.   
У организмов, пол которых контролируется половыми хромосомами, кроссинговер происходит только у гомогаметного пола и отсутствует у гетерогаметного. Так, у дрозофилы кроссинговер происходит только у самок и отсутствует (точнее, происходит в тысячу раз реже) у самцов. В связи с этим гены самцов этой мухи, расположенные в одной хромосоме, показывают полное сцепление независимо от их расстояния друг от друга, что облегчает выявление их расположения в одной группе сцепления, но делает невозможным определение расстояния между ними.   
У дрозофилы установлены 4 группы сцепления. Одна из этих групп имеет длину около 70 морганид, и гены, входящие в эту группу сцепления, явно связаны с наследованием пола. Поэтому можно считать несомненным, что гены, входящие в эту группу сцепления, расположены в половой Х-хромосоме (в 1 паре хромосом).   
Другая группа сцепления очень мала, и длина ее равна всего 3 морганидам. Не вызывает сомнений, что гены, входящие в эту группу сцепления, расположены в микрохромосомах (IХ пара хромосом). Но две остальные группы сцепления имеют примерно одинаковую величину (107,5 морганиды и 106,2 морганиды) и решить, какой из пар аутосом (II и III пары хромосом) каждая из этих групп сцепления соответствует, довольно трудно.   
Для решения вопроса о расположении групп сцепления в больших хромосомах пришлось использовать цитогенетическое изучение ряда перестроек хромосом. Таким путем удалось установить, что несколько большая группа сцепления (107,5 морганиды) соответствует II паре хромосом, а несколько меньшая группа сцепления (106,2 морганиды) расположена в III паре хромосом.   
Благодаря этому было установлено, каким хромосомам соответствует каждая из групп сцепления у дрозофилы. Но и после этого оставалось неизвестным, каким образом группы сцепления генов располагаются в соответствующих им хромосомах. Располагается ли, например, правый конец первой группы сцепления у дрозофилы вблизи кинетической перетяжки Х-хромосомы или на противоположном конце этой хромосомы? То же относится и ко всем остальным группам сцепления.   
Открытым оставался и вопрос о том, в какой мере расстояния между генами, выраженные в морганидах (в % кроссинговера), соответствуют истинным физическим расстояниям между ними в хромосомах.   
Чтобы выяснить все это, нужно было, по крайней мере для некоторых генов, установить не только взаимное расположение в группах сцепления, но и их физическое положение в соответствующих хромосомах.   
Осуществить это оказалось возможным только после того, как в результате совместных исследований генетика Г. Меллера и цитолога Г. Пайнтера было установлено, что под влиянием Х-лучей у дрозофилы (как и у всех живых организмов) происходит перенос (транслокация) участков одной хромосомы на другую. При переносе определенного участка одной хромосомы на другую все гены, расположенные в этом участке, утрачивают сцепление с генами, расположенными в остальной части хромосомы-донора, и приобретают сцепление с генами в хромосоме-реципиенте. (Позднее было установлено, что при таких перестройках хромосом происходит не просто перенос участка с одной хромосомы на другую, а взаимный перенос участка первой хромосомы на вторую, а с нее на место отделенного участка в первой переносится участок второй хромосомы).   
В тех случаях, когда разрыв хромосомы при отделении участка, переносимого на другую хромосому, происходит между двумя генами, расположенными близко друг от друга, место этого разрыва может быть определено довольно точно как на карте группы сцепления, так и на хромосоме. На карте сцепления место разрыва находится на участке между крайними генами, из которых один остается в прежней группе сцепления, а другой включается в новую. На хромосоме место разрыва определяется путем цитологических наблюдений по уменьшению размеров хромосомы-донора и по увеличению - хромосомы-реципиента.   
Транслокация участков с хромосомы 2 на хромосому 4 (по Моргану). В верхней части рисунка показаны группы сцепления, на средней - соответствующие этим группам сцепления хромосомы и внизу - метафазные пластинки соматического митоза. Цифры обозначают номера групп сцепления и хромосом. А и Б - «нижняя» часть хромосомы переместилась в хромосому 4; В - «верхняя» часть хромосомы 2 переместилась в хромосому 4. Генетические карты и пластинки хромосом гетерозиготны по транслокациям.   
В результате изучения большого количества различных транслокаций, проведенного многими генетиками, были составлены так называемые цитологические карты хромосом. На хромосомы нанесены места расположения всех изученных разрывов, и благодаря этому установлено для каждого разрыва расположение двух соседних генов справа и слева от него.   
Цитологические карты хромосом прежде всего позволили установить, каким концам хромосом соответствуют «правый» и «левый» концы соответствующих групп сцепления.   
Сопоставление «цитологических» карт хромосом с «генетическими» (группами сцепления) дает существенный материал и для выяснения отношения расстояний между соседними генами, выраженными в морганидах, и физическими расстояниями между теми же генами в хромосомах при изучении этих хромосом под микроскопом.   
Сравнение «генетических карт» I, II и III хромосом Drosophila melanogaster с «цитологическими картами» этих хромосом в метафазе на основе данных по транслокациям (по Левитскому). Sp - место прикрепления нитей веретена. Остальными обозначены различные гены.   
Несколько позднее было выполнено тройное сопоставление расположения генов на «генетических картах» сцепления, «цитологических картах» обычных соматических хромосом и «цитологических картах» гигантских слюнных желез.   
Кроме дрозофилы, довольно подробные «генетические карты» групп сцепления были составлены и для некоторых других видов рода Дрозофила. При этом оказалось, что у всех достаточно подробно изученных видов число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом. Так, у дрозофилы, имеющей три пары хромосом, обнаружено 3 группы сцепления, у дрозофилы с пятью парами хромосом - 5, а у дрозофилы с шестью парами хромосом - 6 групп сцепления.   
Среди позвоночных животных лучше других изучена домовая мышь, у которой уже установлено 18 групп сцепления, в то время как пар хромосом 20. У человека, имеющего 23 пары хромосом, известно 10 групп сцепления. У курицы с 39 парами хромосом всего 8 групп сцепления. Несомненно, что при дальнейшем генетическом изучении этих объектов число выявленных групп сцепления у них увеличится и, вероятно, будет соответствовать числу пар хромосом.   
Среди высших растений генетически наиболее хорошо изучена кукуруза. У нее 10 пар хромосом и обнаружено 10 довольно больших групп сцепления. При помощи экспериментально полученных транслокаций и некоторых других хромосомных перестроек все эти группы сцепления приурочены к строго определенным хромосомам.   
У некоторых высших растений, изученных достаточно подробно, также было установлено полное соответствие между числом групп сцепления и числом пар хромосом. Так, ячмень имеет 7 пар хромосом и 7 групп сцепления, томат - 12 пар хромосом и 12 групп сцепления, львиный зев - гаплоидное число хромосом 8 и установлено 8 групп сцепления.   
Среди низших растений генетически наиболее подробно изучен сумчатый гриб. У него гаплоидное число хромосом равно 7 и установлено 7 групп сцепления.   
В настоящее время считается общепризнанным, что число групп сцепления у всех организмов равно их гаплоидному числу хромосом, и если у многих животных и растений число известных групп сцепления меньше, чем их гаплоидное число хромосом, то это зависит только от того, что они генетически изучены еще недостаточно и, вследствие этого, у них выявлена только часть имеющихся групп сцепления.   
  
ЗАКЛЮЧЕНИЕ   
  
Как итог можно привести отрывки из трудов Т. Моргана:   
»...Поскольку сцепление имеет место, оказывается, что разделение наследственного вещества является до некоторой степени ограниченным. Например, у плодовой мухи дрозофилы известно около 400 новых типов мутантов, особенности которых составляют всего лишь четыре группы сцепления...   
...Члены группы сцепления могут иногда оказаться не так полно сцепленными друг с другом, ...некоторые из рецессивных признаков одной серии могут оказаться замененными признаками дикого типа из другой серии. Однако даже и в этом случае они все-таки считаются сцепленными, потому что соединенными вместе они остаются чаще, чем наблюдается такой обмен между сериями. Этот обмен называется перекрестом (CROSS-ING-OVER) - кроссинговером. Термин этот обозначает, что между двумя соответственными сериями сцепления может происходить правильный обмен их частями, в котором участвует большое число генов...   
Теория гена устанавливает, что признаки или свойства особи являются функцией соединенных в пары элементов (генов), заложенных в наследственном веществе в виде определенного числа групп сцепления; она устанавливает затем, что члены каждой пары генов, когда половые клетки созревают, разделяются в соответствии с первым законом Менделя и, следовательно, каждая зрелая половая клетка содержит только один ассортимент их; она устанавливает также, что члены, принадлежащие к различным группам сцепления, распределяются при наследовании независимо, соответственно второму закону Менделя; равным образом она устанавливает, что иногда имеет место закономерный взаимообмен-перекрест - между соответственными друг другу элементами двух групп сцепления; наконец, она устанавливает, что частота перекреста доставляет данные, доказывающие линейное расположение элементов по отношению друг к другу...»   
  
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ   
  
1. Общая генетика. М.: Высшая школа, 1985.   
2. Хрестоматия по генетике. Изд-во Казанского ун-та, 1988.   
3. Петров Д. Ф. Генетика с основами селекции, М.: Высшая школа, 1971.   
4. Биология. М.: Мир, 1974.