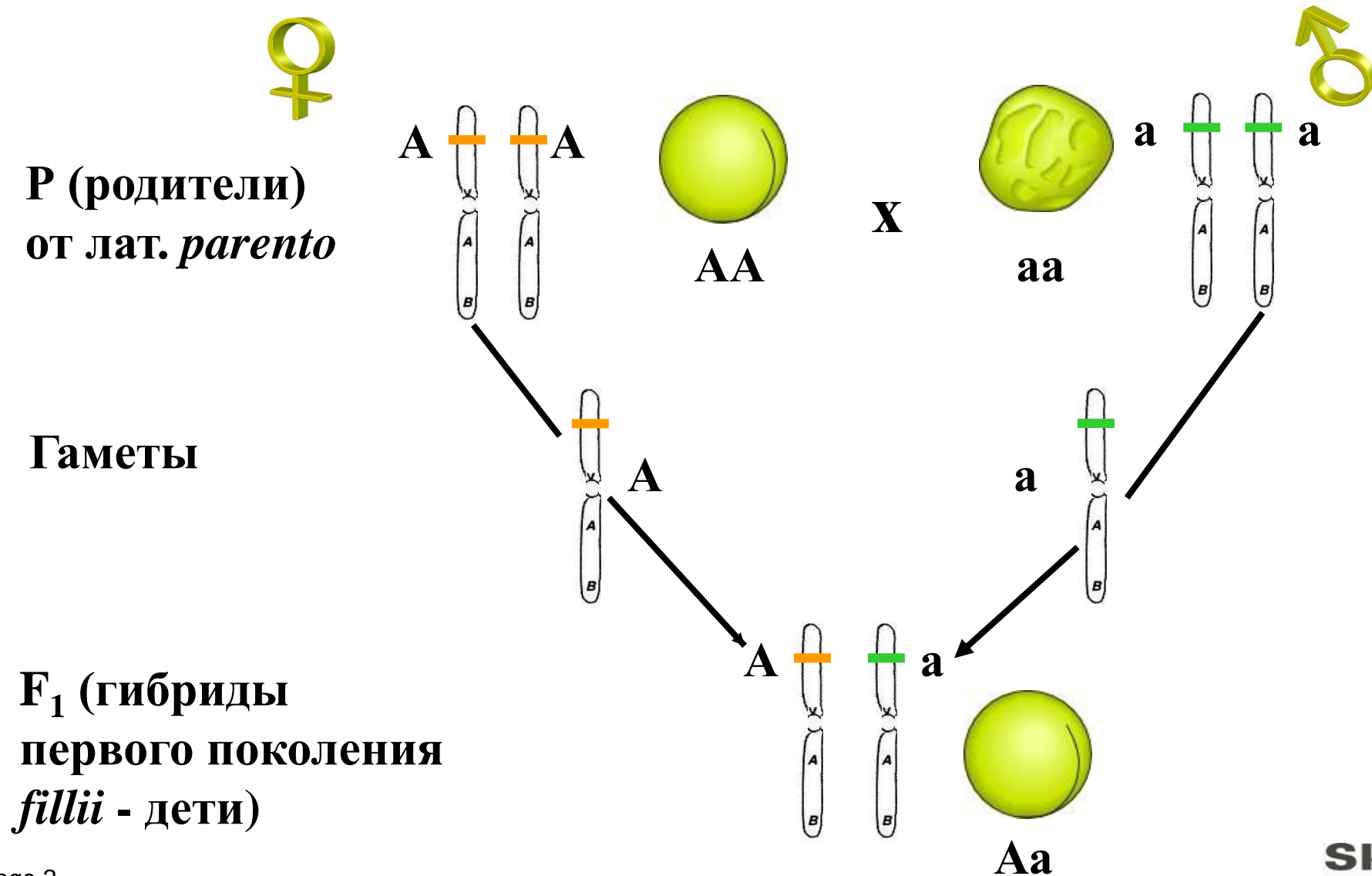


## Современные технологии в селекции растений. Начальный уровень. 6 февраля, 2023

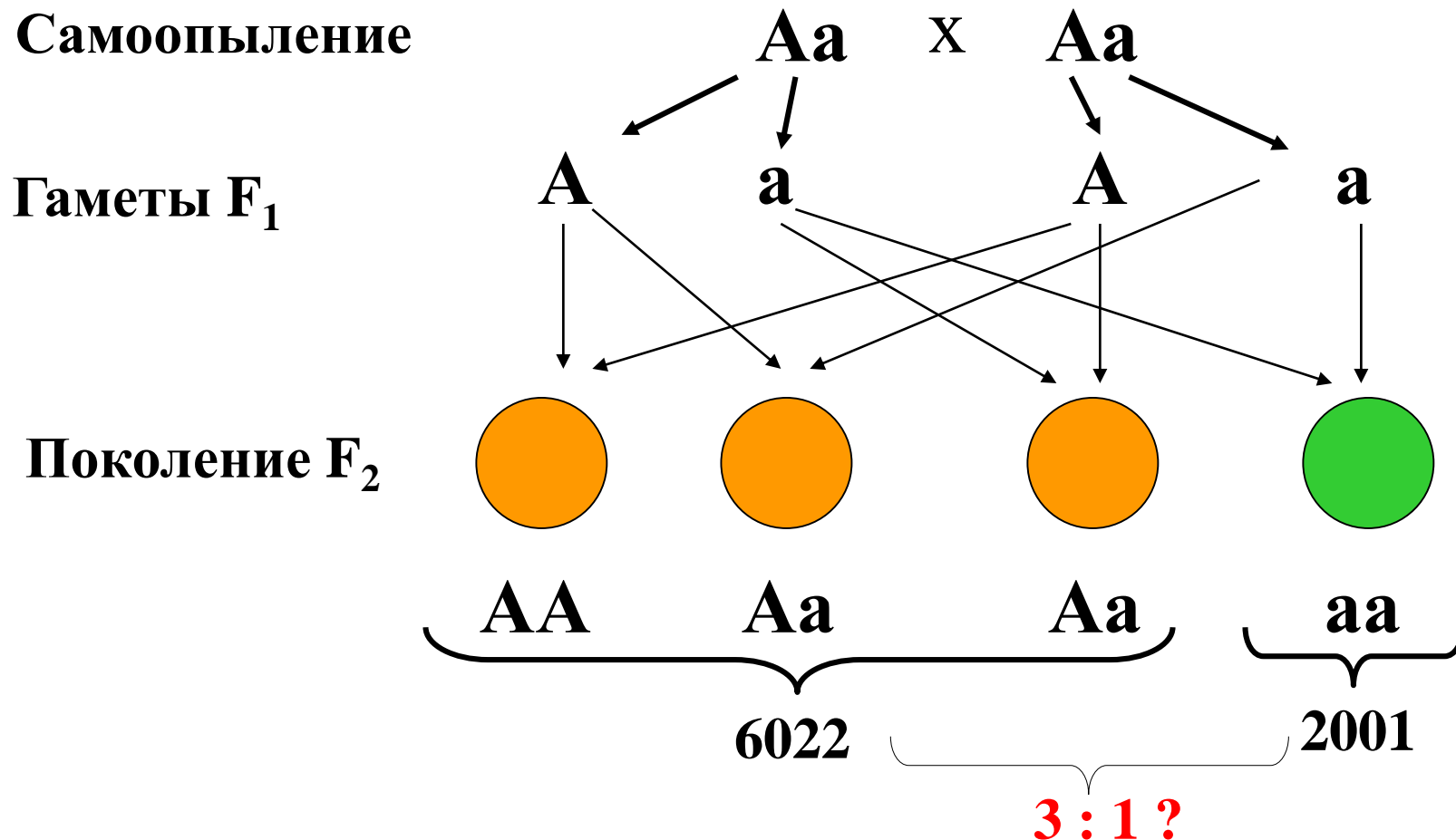
Наследование дискретных признаков.  
Статистическая проверка гипотез.  
Генетическое сцепление.

# Первый закон Менделя – Закон единообразия гибридов первого поколения (правило доминирования)

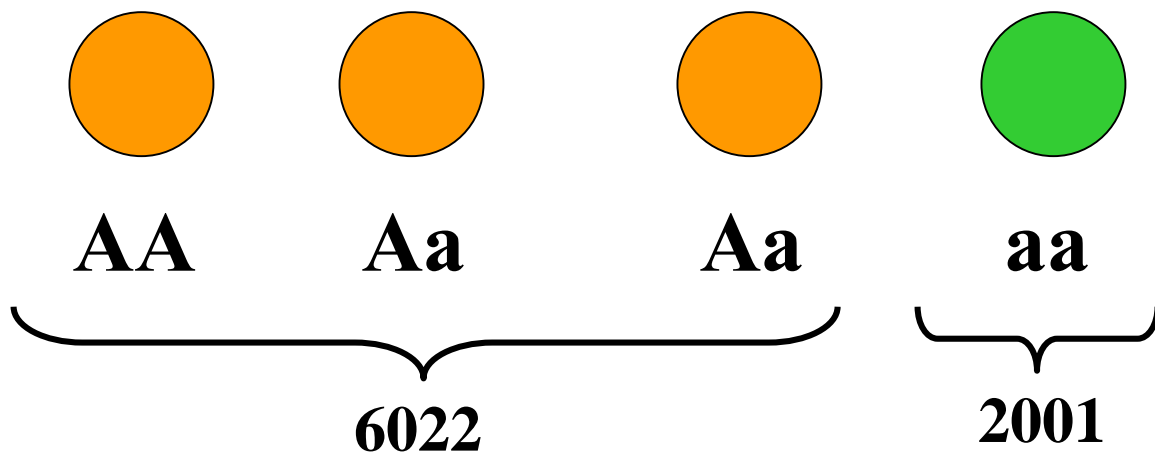


## Второй закон Менделя. Оценка гипотез наследования методом $\chi^2$ (хи-квадрат)

Позволяет оценить, насколько фактически полученные данные расщепления соответствуют теоретически ожидаемым



# Схема расчета критерия $\chi^2$



$$\chi^2 = \Sigma (O-E)^2 / E$$

O – observed, E – expected

3 : 1 ?

Величина	Желтые	Зеленые	Всего
Наблюдаемое (O)	6022	2001	8023
Ожидаемое (E)			
O - E			
(O - E) <sup>2</sup>			
(O - E) <sup>2</sup> / E			

←  $\chi^2$

Как оценить рассчитанный  $\chi^2$

---

$$\chi^2 = \sum (O-E)^2 / E$$

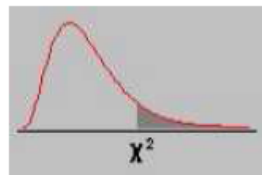
**O – observed, E – expected**

**Степень свободы (df) = число классов (k) – 1**  
**(k – два класса – желтые, зеленые)**

**Число степеней свободы (df) = k -1 = 2-1=1**

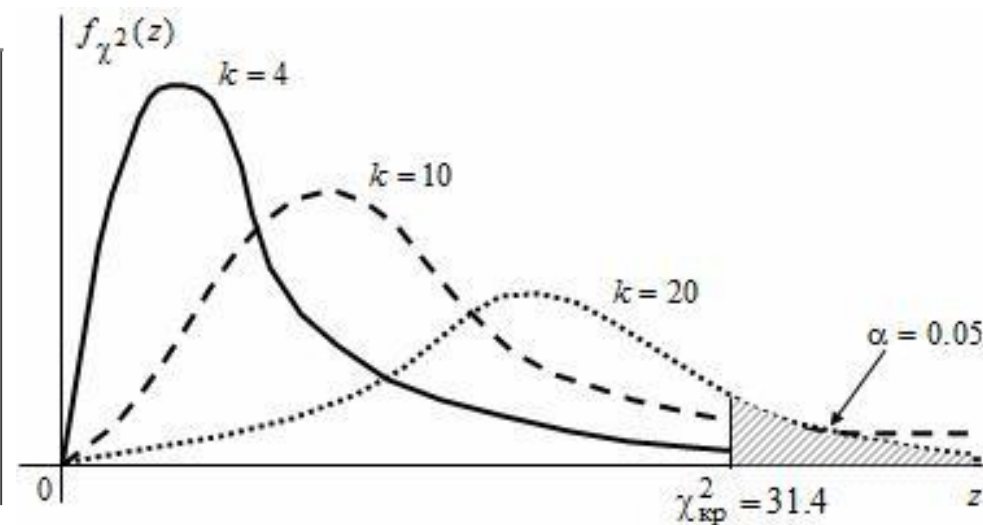
# Критические области для хи-квадрат распределения

Критические области для хи-квадрат распределения



По таблице предельных значений  $\chi^2$   
устанавливаем предельно допустимое  $\chi^2_{\text{табличное}}$

df area	.995	.990	.975	.950	.900	.750	.500	.250	.100	.050	.025	.010	.005
1	0.00004	0.00016	0.00098	0.00393	0.01579	0.10153	0.45494	1.32330	2.70554	3.84146	5.02389	6.63490	7.87944
2	0.01003	0.02010	0.05064	0.10259	0.21072	0.57536	1.38629	2.77259	4.60517	5.99146	7.37776	9.21034	10.59663
3	0.07172	0.11483	0.21580	0.35185	0.58437	1.21253	2.36597	4.10834	6.25139	7.81473	9.34840	11.34487	12.83816
4	0.20699	0.29711	0.48442	0.71072	1.06362	1.92256	3.35669	5.38527	7.77944	9.48773	11.14329	13.27670	14.86026
5	0.41174	0.55430	0.83121	1.14548	1.61031	2.67460	4.35146	6.62568	9.23636	11.07050	12.83250	15.08627	16.74960

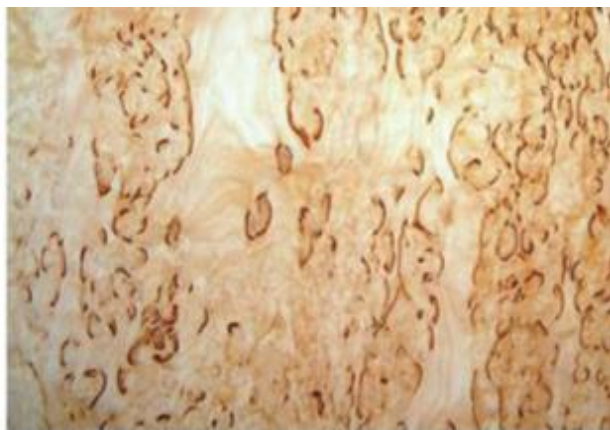


Если  $\chi^2_{\text{рассчитанное}} < \chi^2_{\text{табличное}}$

В нашем примере: Отклонения наблюдаемого от теоретически ожидаемого  
несущественны

$$0,015 < 3,84$$

## Что можно установить с помощью критерия $\chi^2$ -квадрат?



Скрещивание	Кол-во потомков	фенотип - карельская	фенотип - повислая
карельская (самоопыление)	55	32	23
	45	25	20
карельская X карельская	49	32	17
	48	36	12
карельская X повислая	54	29	25
	57	28	29

Карельская береза (*Betula pendula* var. *carelica*) – феномен узорчатой древесины. Предположительно, точечная мутация. Каков механизм наследования?

Can. J. For. Res. 47: 991–995 (2017) [dx.doi.org/10.1139/cjfr-2017-0007](https://doi.org/10.1139/cjfr-2017-0007)

# Что можно установить с помощью критерия $\chi^2$ -квадрат?



X



F1



F2



165



124



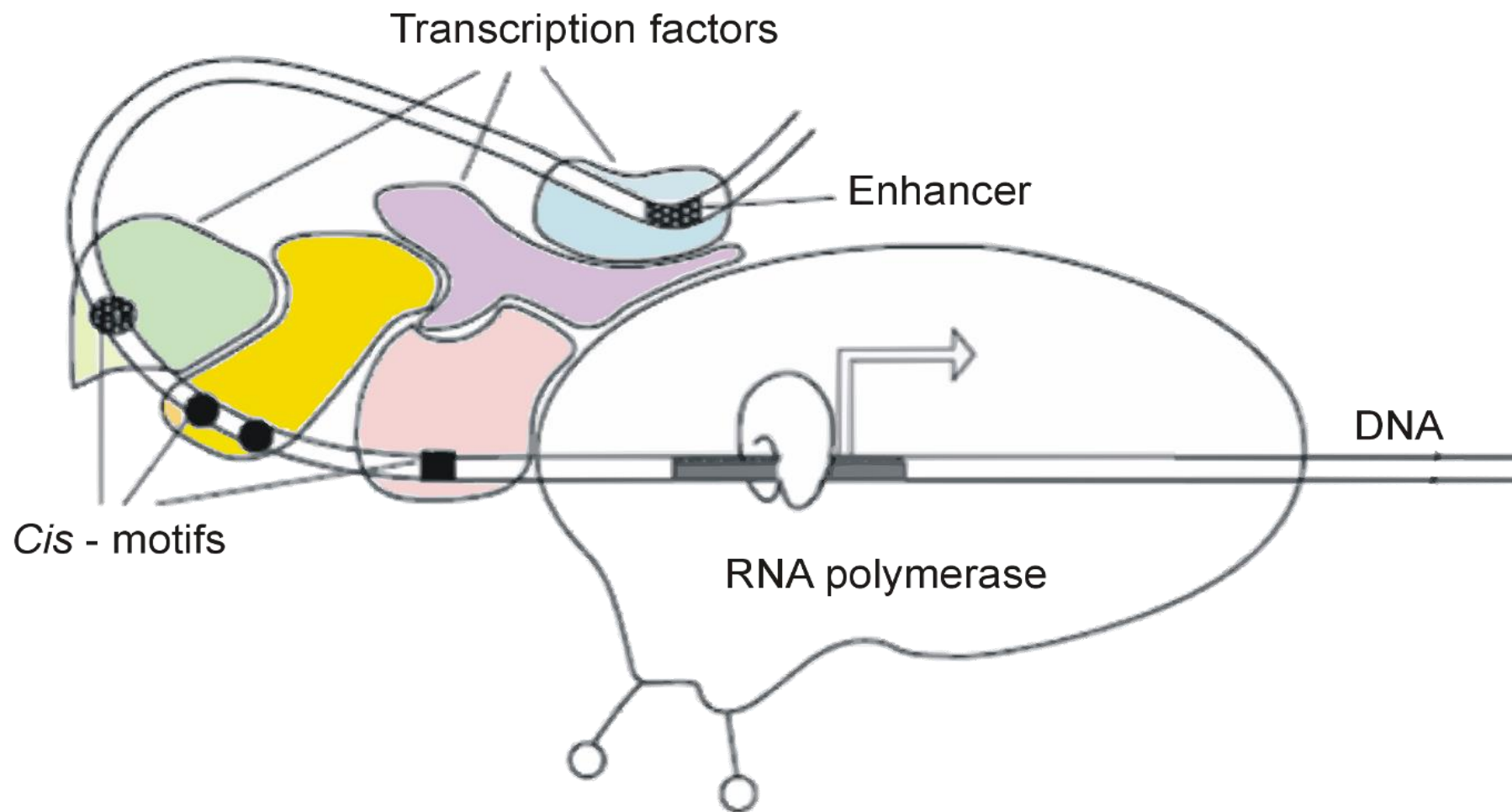
## Расщепление при комплементарном взаимодействии генов:

$AaBb \times AaBb$

Гаметы $F_2$	<b>AB</b>	<b>Ab</b>	<b>aB</b>	<b>ab</b>
<b>AB</b>	<b>AA BB</b>	<b>AA Bb</b>	<b>Aa BB</b>	<b>Aa Bb</b>
<b>Ab</b>	<b>AA Bb</b>	<b>AA bb</b>	<b>Aa Bb</b>	<b>Aa bb</b>
<b>aB</b>	<b>Aa BB</b>	<b>Aa Bb</b>	<b>aa BB</b>	<b>aa Bb</b>
<b>ab</b>	<b>Aa Bb</b>	<b>Aa bb</b>	<b>aa Bb</b>	<b>aa bb</b>

9 красных : 7 белых

# Комплементарное взаимодействие генов можно объяснить, зная механизм транскрипции



# Дигибридное скрещивание: родительские формы различаются аллелями двух генов

## Третий закон Менделя – закон о независимом наследовании аллелей разных генов

---



Box 15-3 Principles of Biochemistry, 4/e  
© 2006 Pearson Prentice Hall, Inc.

Имея в виду только ГОМОЗИГОТЫ,  
семена гороха бывают:

Желтые гладкие

Желтые морщинистые

Зеленые гладкие

Зеленые морщинистые

AA BB

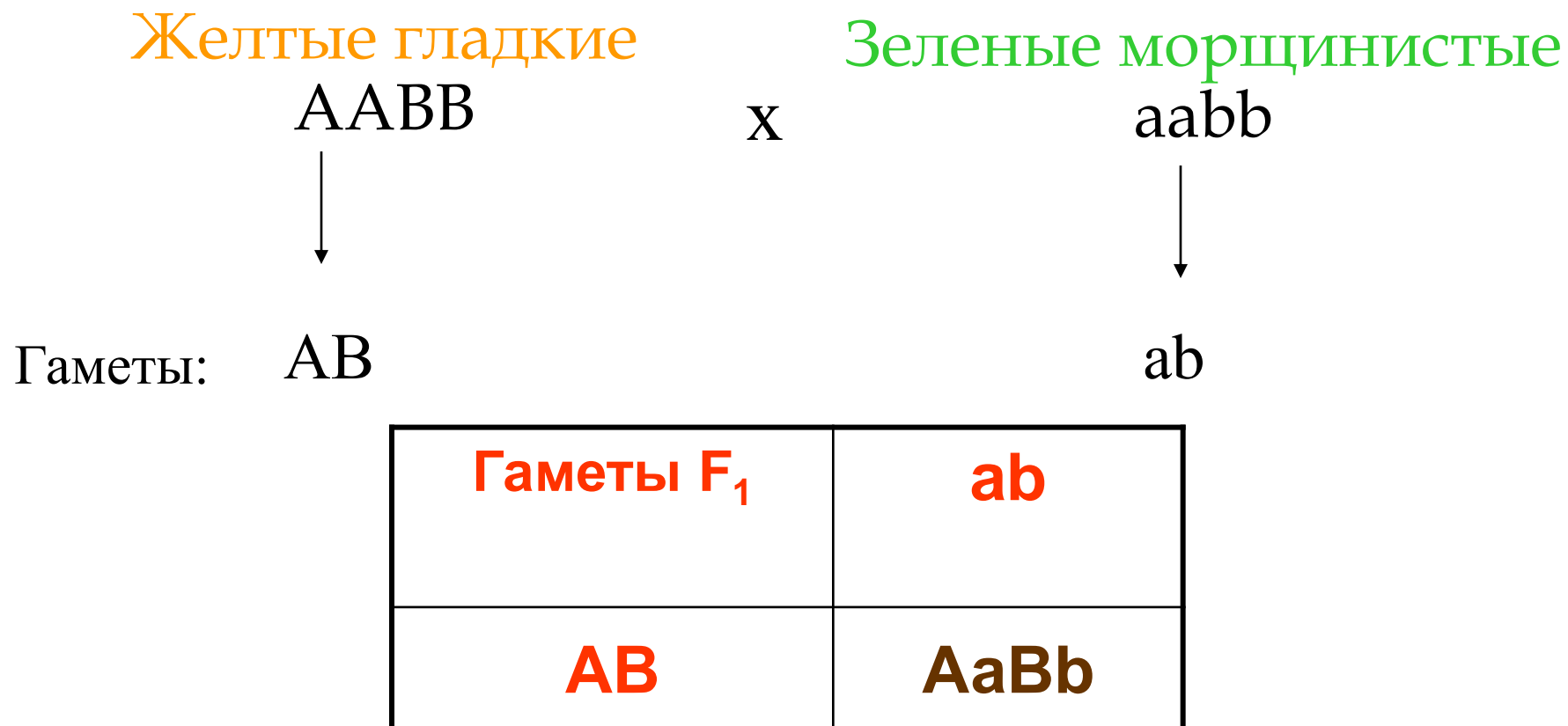
Aa bb

aa BB

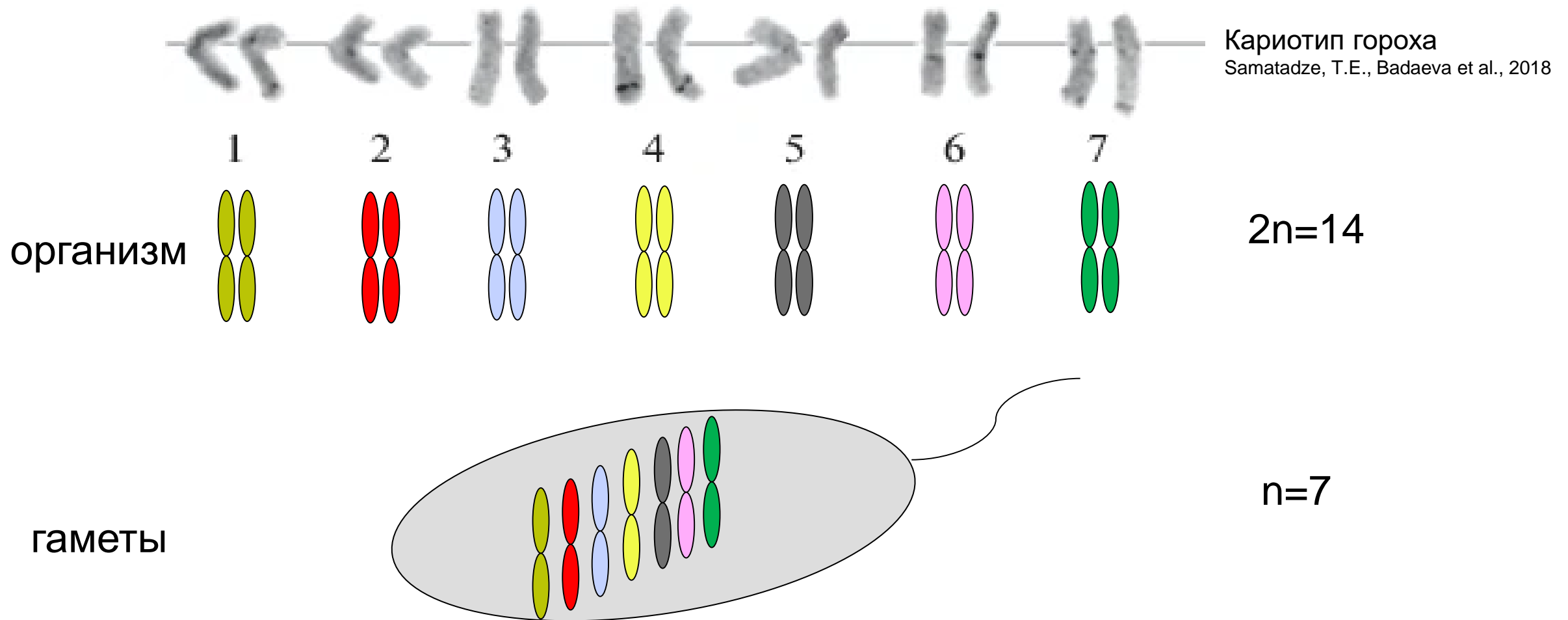
aa bb

## Третий закон Менделя – закон о независимом наследовании аллелей разных генов

Признак «желтый-зеленый» наследуется  
независимо от признака «гладкий-морщинистый»

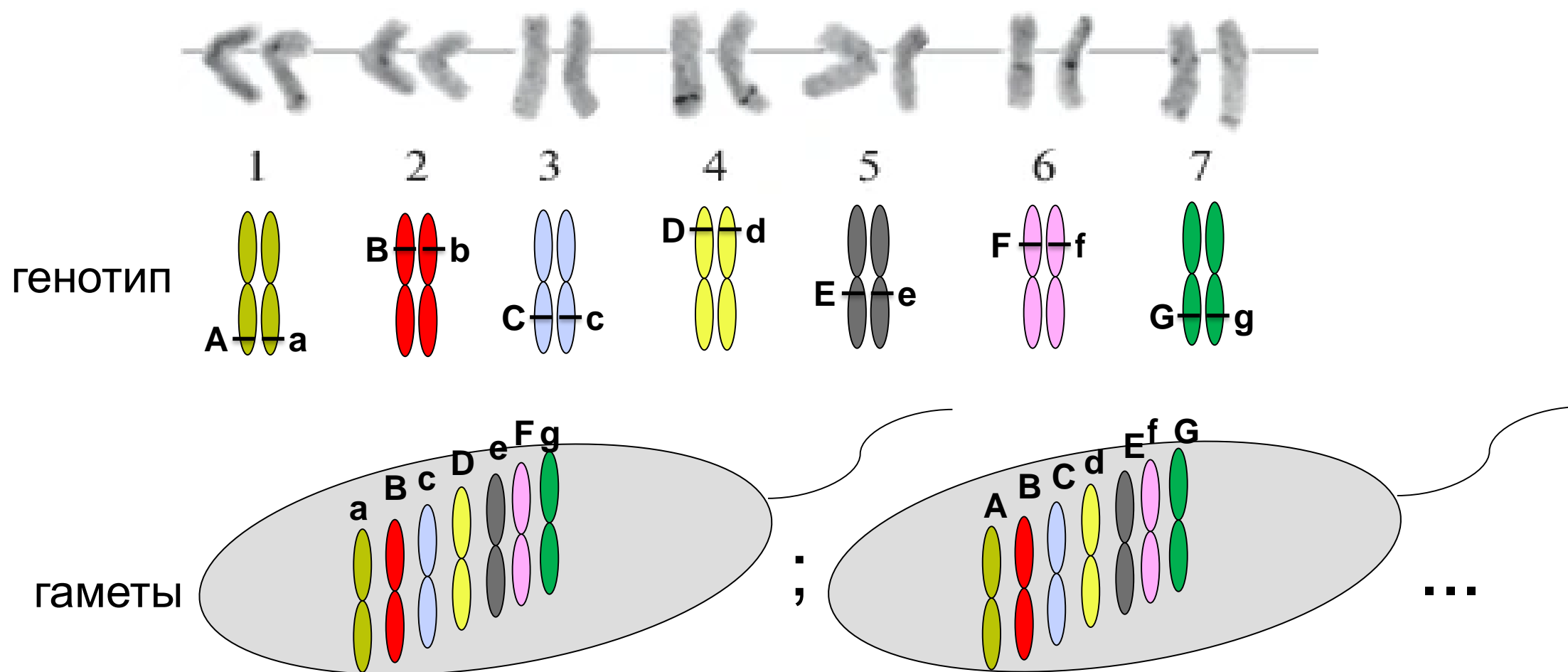


# Кариотип, диплоидный и гаплоидный набор хромосом



# Независимое наследование признаков?

## Гены в разных парах гомологичных хромосом



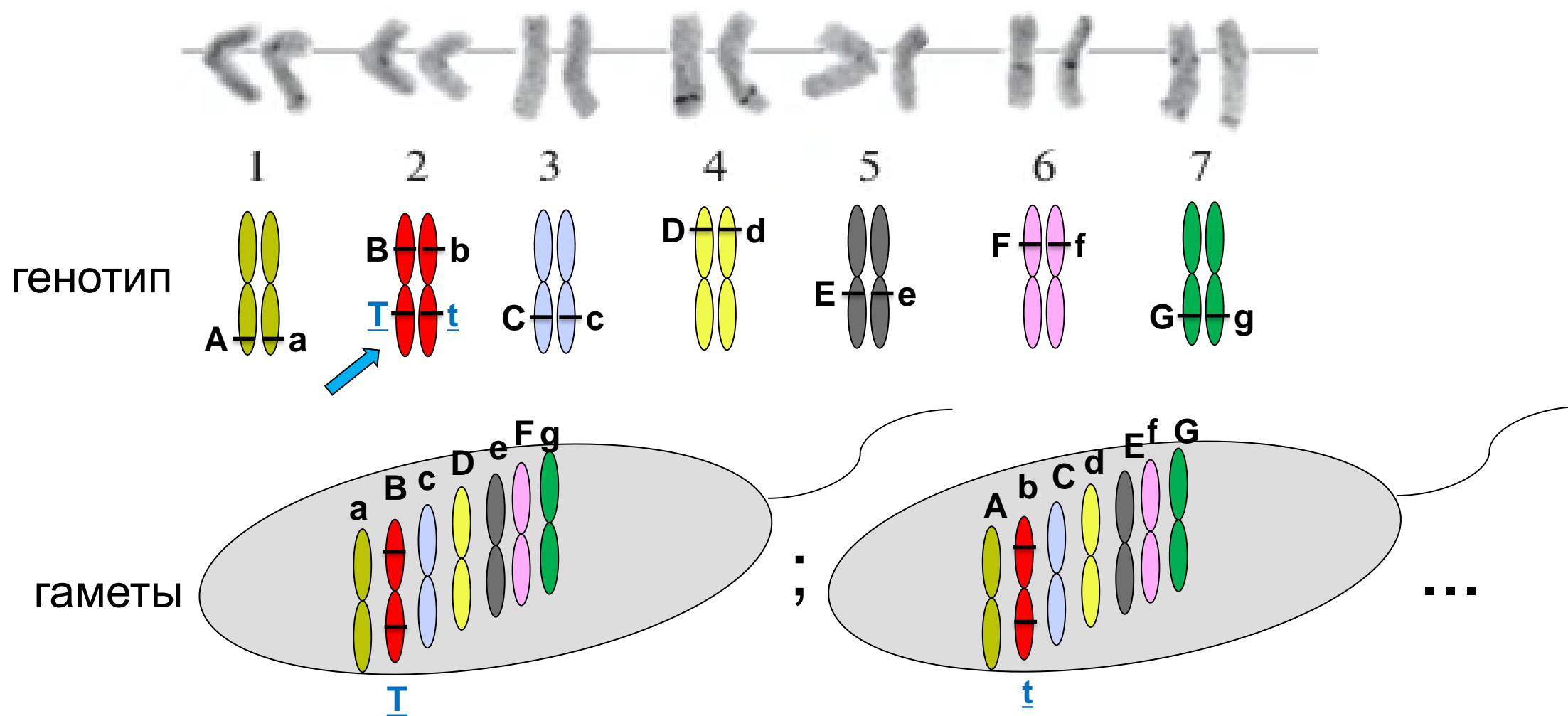
Расщепление в F<sub>2</sub> при независимом наследовании двух генов:

AaBb x AaBb

Гаметы F <sub>2</sub>	AB	Ab	aB	ab
AB	AA BB ЖГ	AA Bb ЖГ	Aa BB ЖГ	Aa Bb ЖГ
Ab	AA Bb ЖГ	AA bb	Aa Bb ЖГ	Aa bb
aB	Aa BB ЖГ	Aa Bb ЖГ	aa BB	aa Bb
ab	Aa Bb ЖГ	Aa bb	aa Bb	aa bb

9 ЖГ : 3 ЗГ : 3 ЖМ : 1 ЗГ

# Сцепленное наследование: Гены на одной хромосоме, наследуются сцепленно





**Задача:** У кукурузы гены *C* и *D* наследуются сцеплено.

*C* - устойчивость к ржавчине,  
*c* – восприимчивость.

*D* – нормальные листья,  
*d* – узкие листья.

От скрещивания гомозиготных родительских линий *CCDD* x *ccdd* получены гибриды F1 - устойчивые к ржавчине и с нормальными листьями (*CcDd*).

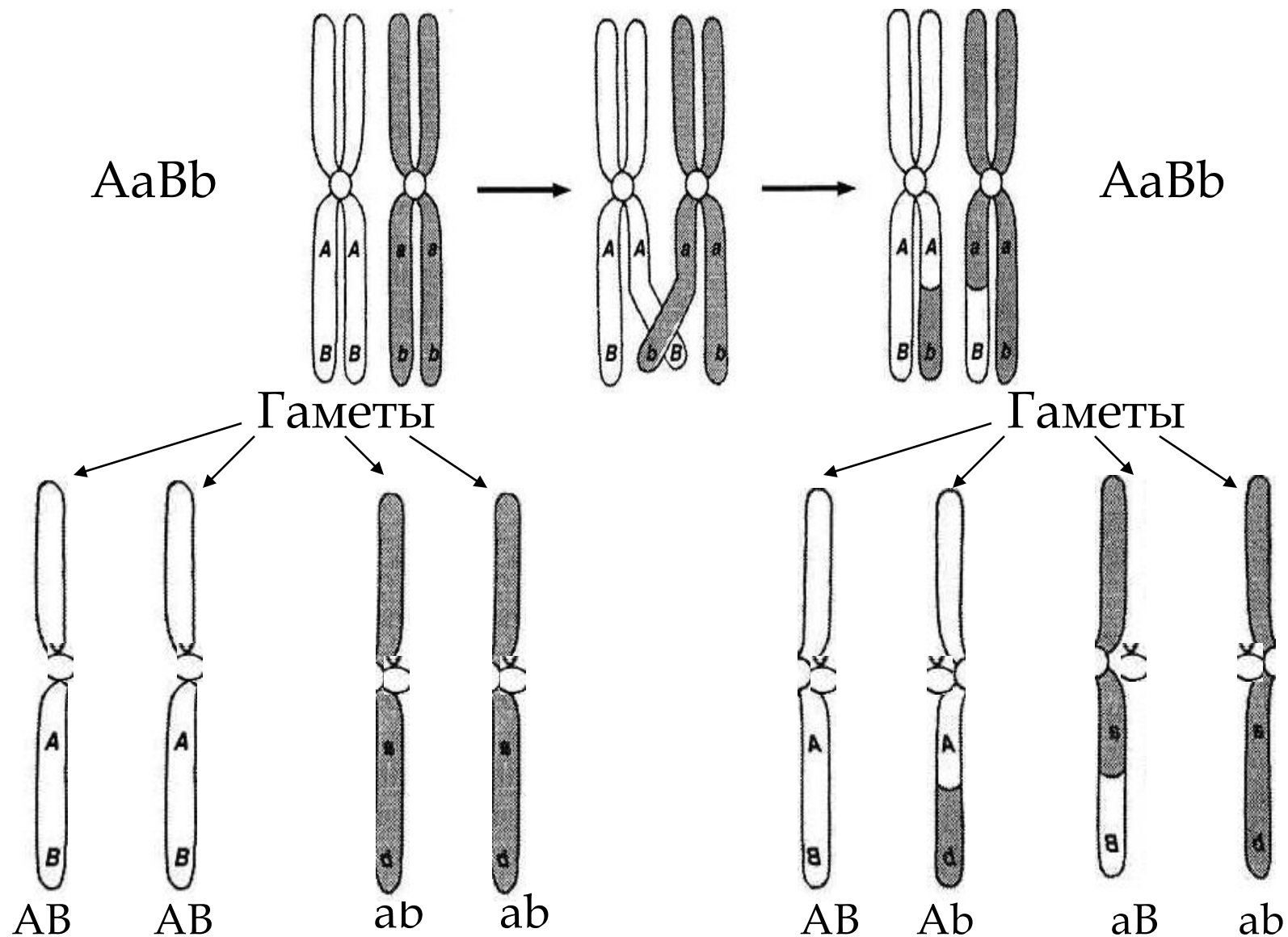
В потомстве анализирующего скрещивания было получено 1000 растений, в том числе:

- 1) устойчивых с нормальными листьями – 485
- 2) восприимчивых с узкими листьями – 475
- 3) устойчивых с узкими листьями – 19
- 4) восприимчивых с нормальными листьями – 21

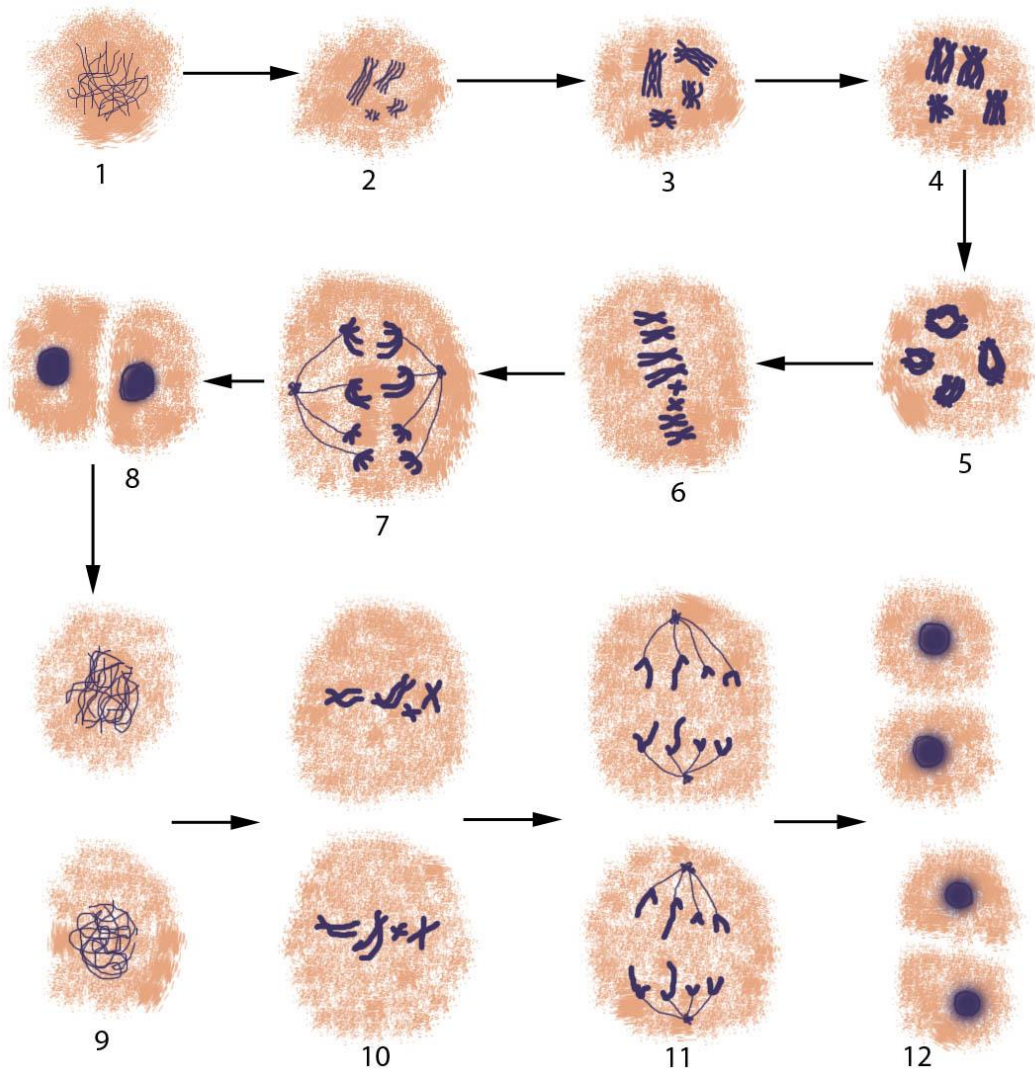
**Определите генетическое расстояние между генами *C* и *D***



# Кроссинговер – причина неполного сцепления



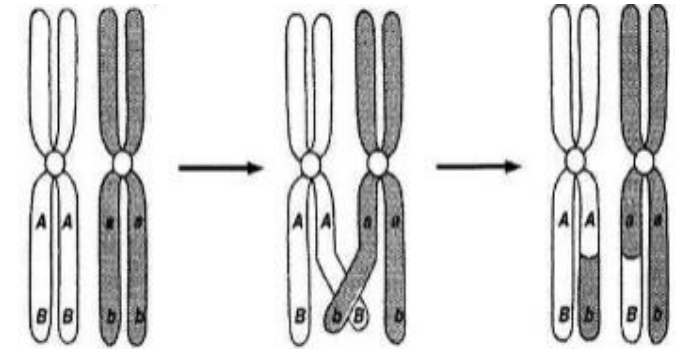
# Причина появления рекомбинантов – кроссинговер в профазе I мейоза



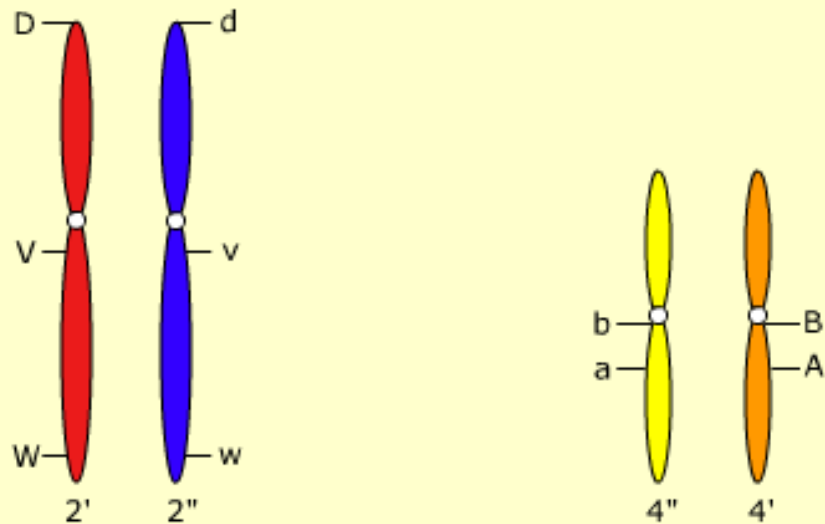
Редукционное  
деление

Мейоз

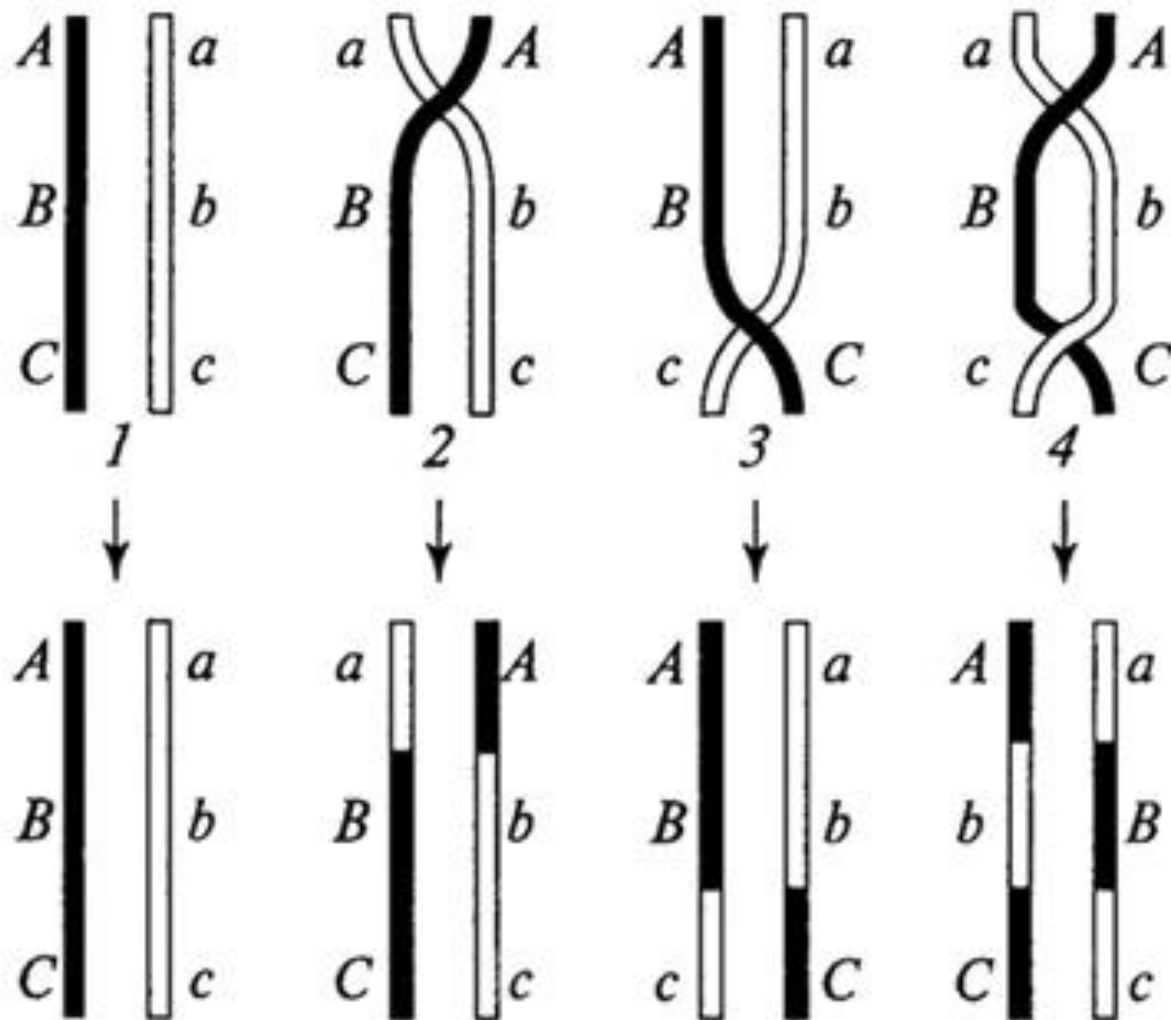
Эквационное  
деление



# Принцип конструирования генетических карт: кроссинговер в мейозе



# Построение генетических карт (генетическое картирование)



Построить генетическую карту - означает расположить локусы в линейном порядке друг за другом – так, как они реально расположены на хромосоме

Принцип построения генетических карт:

Чем дальше локусы друг от друга, тем чаще между ними кроссинговер, тем больше процент рекомбинантов, тем больше расстояние между ними в сМ



# Примеры сцепленного наследования и расчета генетических расстояний у кукурузы:



Окраска зерен:

А - окрашенные;  
а - неокрашенные



Поверхность зерен:

В - гладкие;  
b - морщинистые



Эндосперм зерен:

D - крахмалистые;  
d - восковидные

# Определите расстояние между 3-мя генами, контролирующими признаки зерновки у кукурузы

Признаки:

A - окрашенные; a - неокрашенные

B - гладкие; b - морщинистые

D - крахмалистые; d - восковидные



Анализирующее скрещивание:

$$\frac{A B D}{a b d} \times \frac{a b d}{a b d}$$





# Расчет генетического расстояния между генами по результатам анализирующего скрещивания: окраска зерна (А) и поверхность зерна (В)



Окраска зерен:  
А - окрашенные;  
а - неокрашенные



Поверхность зерен:  
В - гладкие;  
b - морщинистые



Эндосперм зерен:  
D - крахмалистые;  
d - восковидные

$F_1$ 

окрашенный  
гладкий

x

$\frac{a\ b}{a\ b}$ 

неокрашенный  
морщинистый

$F_{ан}$	окрашенный гладкий	неокрашенный морщинистый	окрашенный морщинистый	неокрашенный гладкий
Количество растений	240	230	6 278	6 668

4%

Каков генотип у тестируемого гибрида? Генетическое расстояние между генами «А» и «В» ?



# Расчет генетического расстояния между генами по результатам анализирующего скрещивания: окраска зерна (A) и эндосперм (D)



Окраска зерен:  
A - окрашенные;  
a - неокрашенные



Поверхность зерен:  
B - гладкие;  
b - морщинистые



Эндосперм зерен:  
D - крахмалистые;  
d - восковидные

$$F_1 \quad \times \quad \frac{a \, d}{a \, d}$$

окрашенный крахмалистый

неокрашенный восковидный

$F_a$	окрашенный крахмалистый	неокрашенный восковидный	окрашенный восковидный	неокрашенный крахмалистый
Количество растений	2 538	2 708	717	737

22%

Каков генотип у тестируемого гибрида?  
Генетическое расстояние между генами «A» и «D» ?

# Расчет генетического расстояния между генами по результатам анализирующего скрещивания: поверхность зерна (В) и эндосперм (D)



Окраска зерен:  
А - окрашенные;  
а - неокрашенные



Поверхность зерен:  
В - гладкие;  
в - морщинистые



Эндосперм зерен:  
D - крахмалистые;  
d - восковидные

$F_1$   
гладкий  
крахмалистый

$\times$

$\frac{b\ d}{b\ d}$   
морщинистый  
восковидный

$F_{ан}$	гладкий крахмалистый	морщинистый восковидный	гладкий восковидный	морщинистый крахмалистый
Количество растений	630	603	2 824	2 651

18%

Каков генотип у тестируемого гибрида? Генетическое расстояние между генами «В» и «D» ?

Расположим гены A, B, D, в линейном порядке, как они расположены на хромосоме:



Окраска зерен:  
A - окрашенные;  
a - неокрашенные

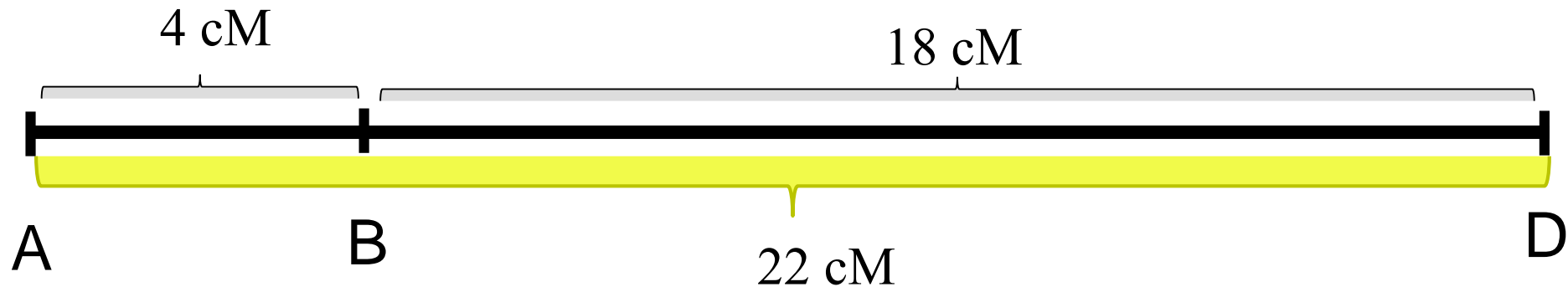


Поверхность зерен:  
B - гладкие;  
b - морщинистые



Эндосперм зерен:  
D - крахмалистые;  
d - восковидные

Гены	Генетическое расстояние
A – B	4 cM
A – D	22 cM
B – D	18 cM



Для построения генетических карт не обязательно анализировать длину крыльев, цвет глаз, окраску туловища и т.д.

**Десятки тысяч нуклеотидных замен в ДНК не проявляются в фенотипе**

Site1	Site2	Site3	Site4
ATCTTGATT <b>G</b>	TAGTCG <b>T</b> AATCCG	... CTGATGTCTG <b>G</b>	ATTGCTT <b>CAA</b>
ATCTTGATT <b>G</b>	TAGTCG <b>T</b> AATCCG	... CTGATGTCTG <b>G</b>	ATTGCTT <b>GAA</b>
ATCTTGATT <b>G</b>	TAGTCG <b>T</b> AATCCG	... CTGATGTCTG <b>A</b>	ATTGCTT <b>GAA</b>
ATCTTGATT <b>G</b>	TAGTCG <b>T</b> AATCCG	... CTGATGTCTG <b>A</b>	ATTGCTT <b>GAA</b>
ATCTTGATT <b>G</b>	TAGTCG <b>T</b> AATCCG	... CTGATGTCTG <b>A</b>	ATTGCTT <b>GAA</b>
ATCTTGATT <b>G</b>	TAGTCG <b>T</b> AATCCG	... CTGATGTCTG <b>A</b>	ATTGCTT <b>GAA</b>
ATCTTGATT <b>A</b>	TAGTCG <b>C</b> AATCCG	... CTGATGTCTG <b>G</b>	ATTGCTT <b>CAA</b>
ATCTTGATT <b>A</b>	TAGTCG <b>C</b> AATCCG	... CTGATGTCTG <b>A</b>	ATTGCTT <b>GAA</b>
ATCTTGATT <b>A</b>	TAGTCG <b>C</b> AATCCG	... CTGATGTCTG <b>A</b>	ATTGCTT <b>GAA</b>

# Источник генетического разнообразия растений: полиморфизм нуклеотидной последовательности ДНК

Сравнение последовательностей ДНК у двух экотипов *Arabidopsis* (Landsberg и Columbia): 56000 нуклеотидных замен (<http://www.arabidopsis.org/cereon/>)

Анализ элитного генофонда кукурузы в США выявил примерно одну нуклеотидную замену на 48 нуклеотидных пар в некодирующих участках генома, и на 131 пару в кодирующих локусах (Rafalski, 2002).

Morex	501	TGGTTCATTAGTATTATTTT	AGGCAGAGGGGAAGCCAGTTTGATGCCAAAATTATTTCATGGATTATTCGC
Steptoe	501	TGGTTCATTAGTATTATTTT	AGGCAGAGGGGAAGCCAGTTTGATGCCAAAATTATTTCATGGATTATTCGC

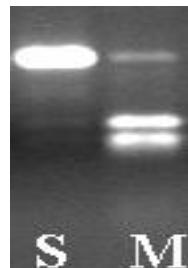
При сравнении последовательностей ДНК у двух генотипов ячменя:  
1 нуклеотидная замена встречается через каждые 100-200 п.н.  
(Kota et al., 2001)



# Полиморфизм ДНК можно выявить в лабораторных условиях

steptoe	101	TCTCAGGATCTGCGGAGCGA
morex	101	TCTCAGGATCTGAGGAGCGA

Молекулярный  
маркер →



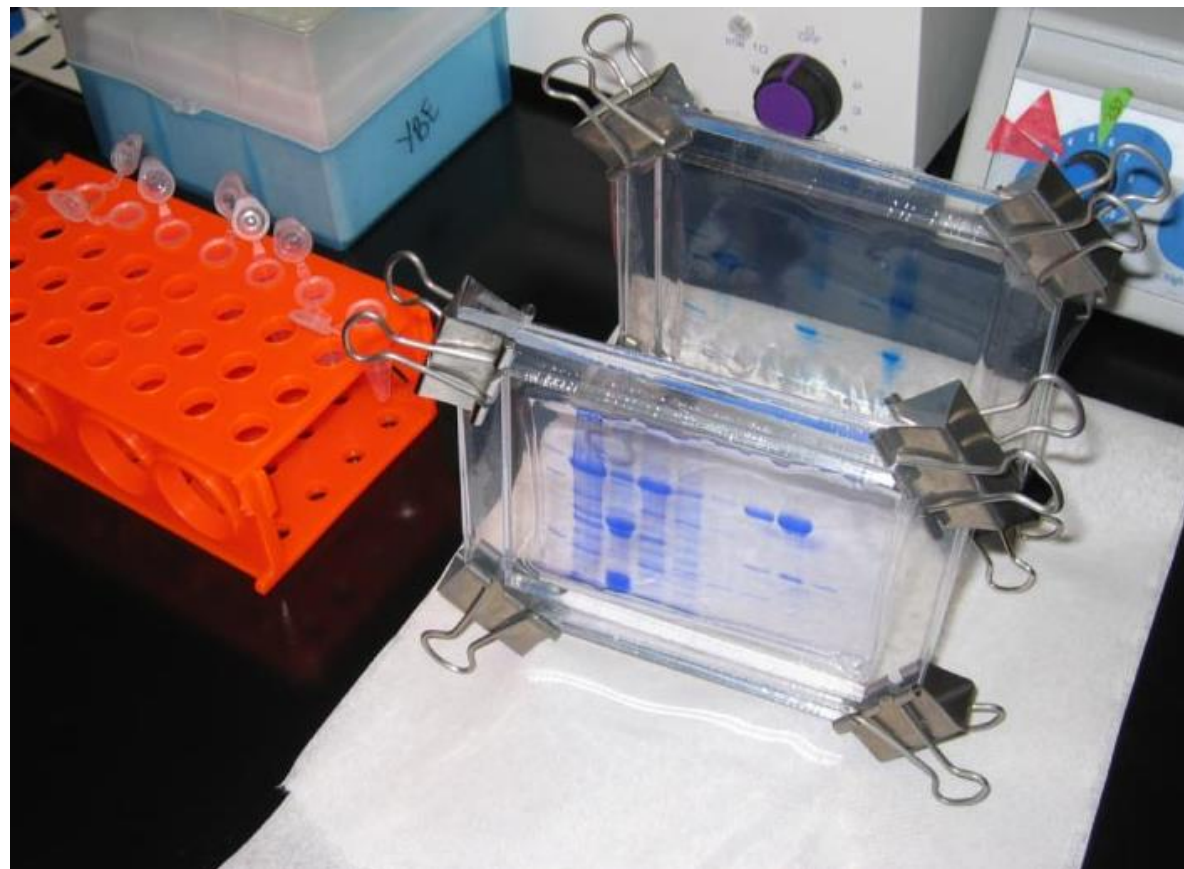
*Молекулярные маркеры:*

Анонимные:

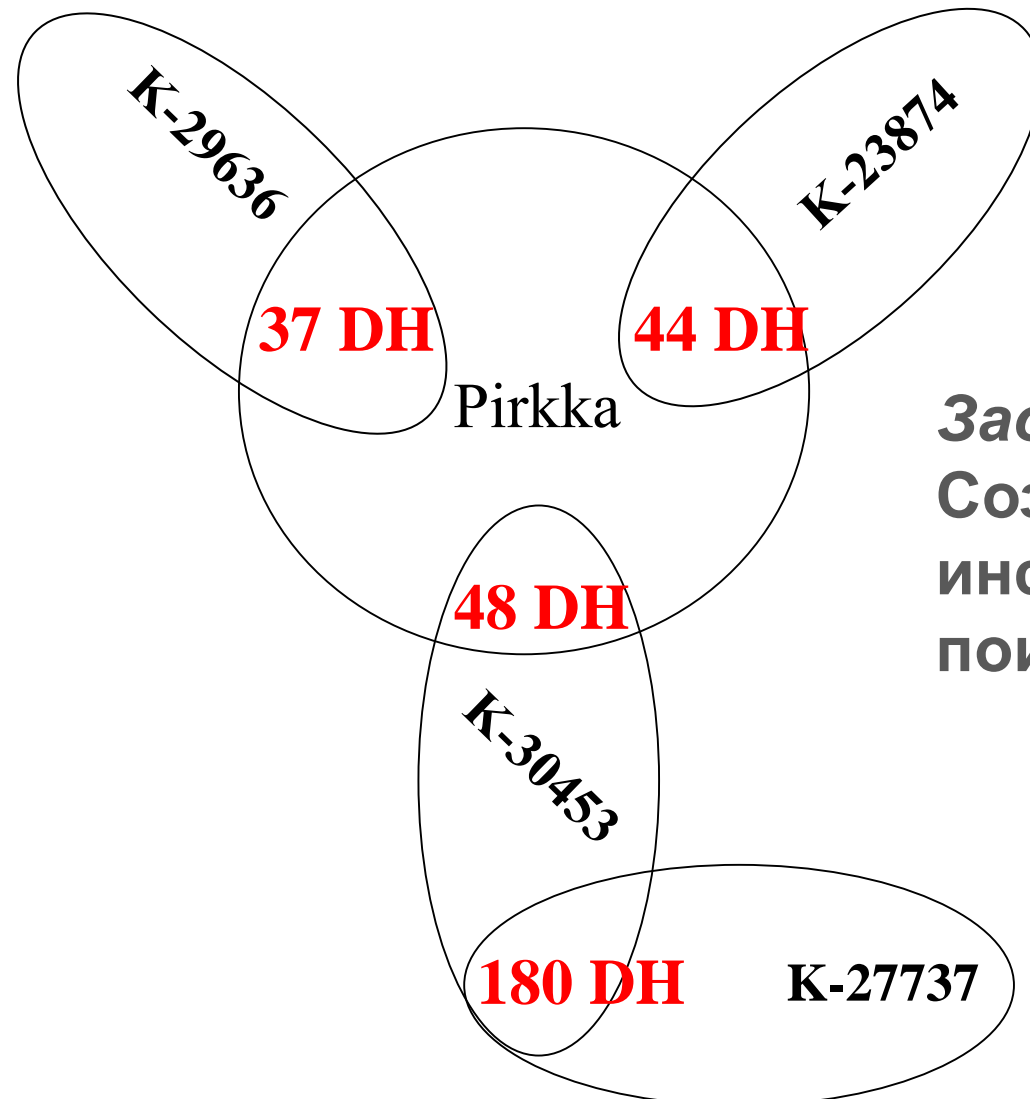
Выявляют полиморфизм участков генома,  
выбранных случайным образом (RFLP, AFLP,  
RAPD, SSR...)

Функциональные

Выявляют полиморфизм в транскрибируемых  
последовательностях ДНК – генах (EST-SSR, SNP,  
CAPS...)

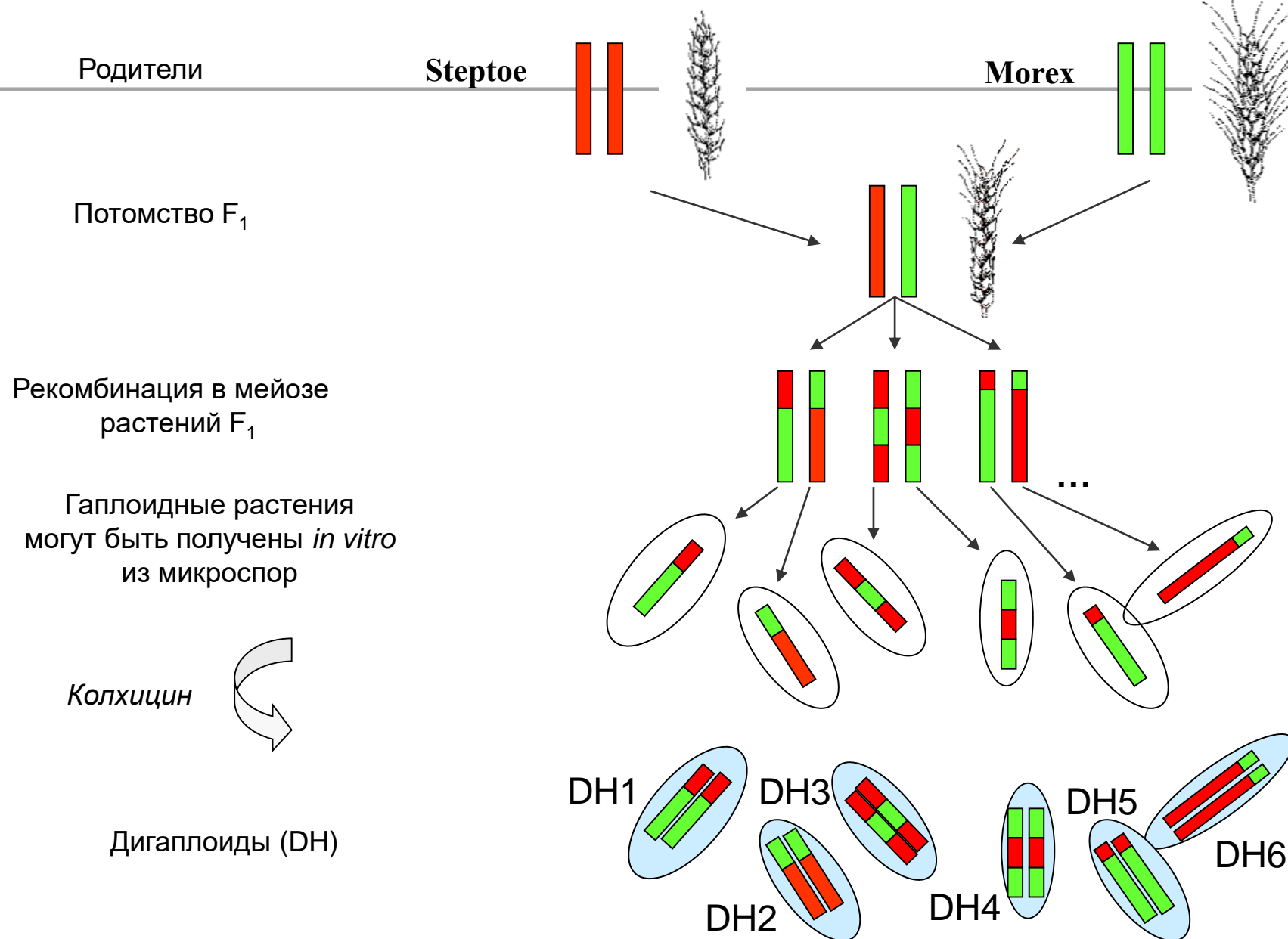


# Пример: поиск генов устойчивости к сетчатой и темно-бурой пятнистости ячменя в популяциях дигаплоидных линий ВИЗР



**Задача №1:**  
Создать  
инструмент для  
поиска генов

# Картирующая популяция – коллекция рекомбинантов двух родительских генотипов







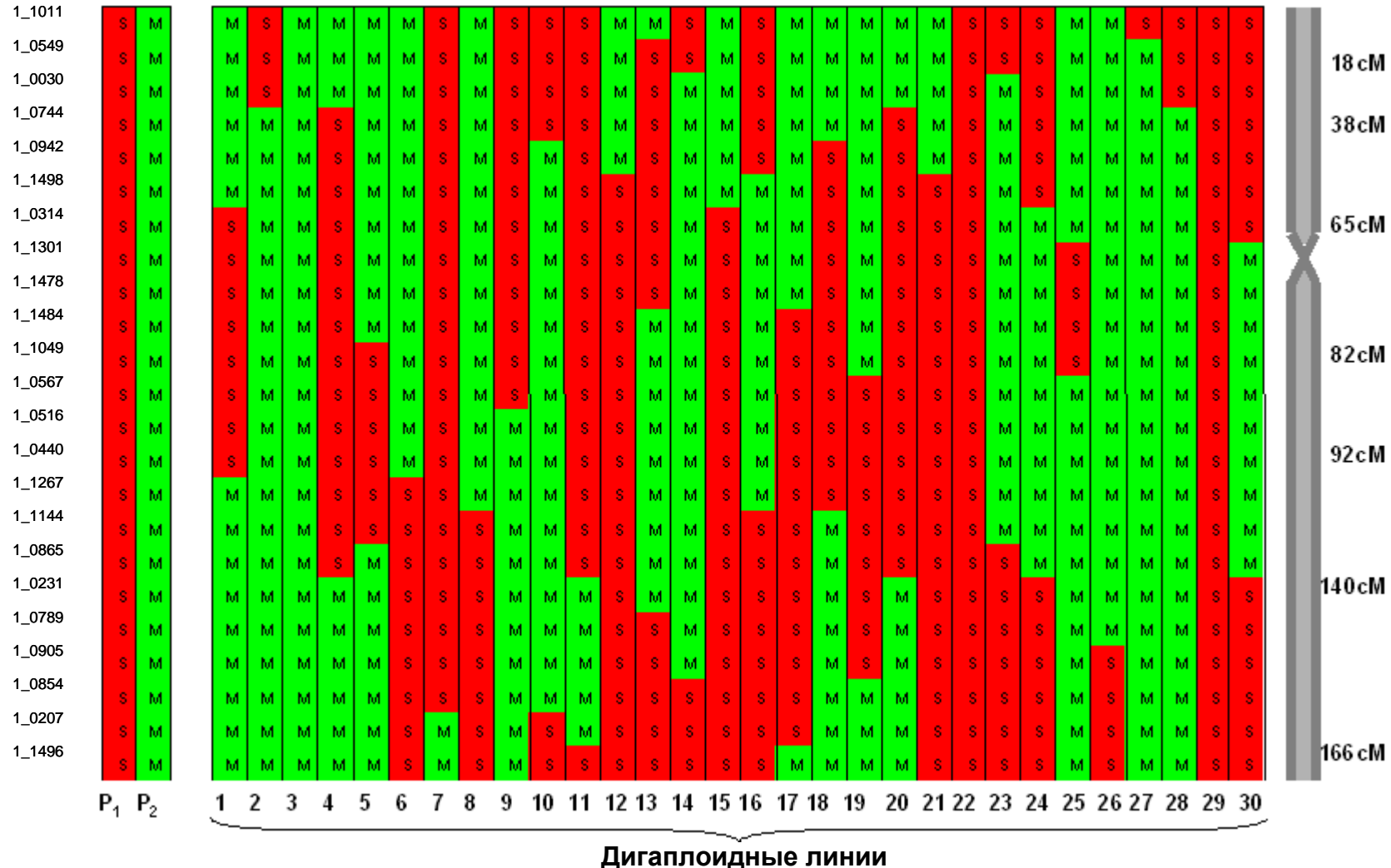
Построить генетическую карту - означает расположить локусы (маркеры) в линейном порядке друг за другом – так, как они реально расположены на хромосоме.

no	Parents		Marker	DH 1	DH 2	DH 3	DH 4	DH 5	DH 6	DH 7	DH 8	DH 9	DH 10
			; linkage group 1H(5)					:					
1	a	b	*ABC160	b	a	a	a	a	a	b	a	a	b
2	a	b	*ABC164	b	a	a	a	a	a	b	a	b	b
3	a	b	*ABC257	b	a	b	b	b	b	b	a	a	b
4	a	b	*ABC261	a	a	b	b	b	b	a	a	a	a
5	a	b	*ABC307A	b	a	a	a	a	b	b	a	a	b
6	a	b	*ABC322B	a	a	b	b	b	b	a	a	a	a
7	a	b	*ABG464	b	a	a	a	a	b	b	a	a	b
8	a	b	*ABG500A	b	a	a	a	a	a	b	a	b	b
9	a	b	*ABG702	a	a	b	b	b	b	a	a	a	a
10	a	b	*AtpbA	a	a	b	b	b	b	a	a	a	a
11	a	b	*cMWG733	b	a	b	b	b	b	b	a	a	b
12	a	b	*Glb1	b	a	a	a	a	a	b	a	a	b
13	a	b	*MWG036A	a	b	a	b	b	a	b	a	b	b
14	a	b	*MWG835A	a	b	a	b	b	a	b	a	b	b
15	a	b	*MWG837	a	b	a	b	b	a	b	a	b	b
16	a	b	*MWG938	a	b	a	b	b	a	b	a	b	b
17	a	b	*WG789B	b	a	a	a	a	a	b	a	b	b
18	a	b	*MWG912	a	a	b	b	b	b	a	a	b	a

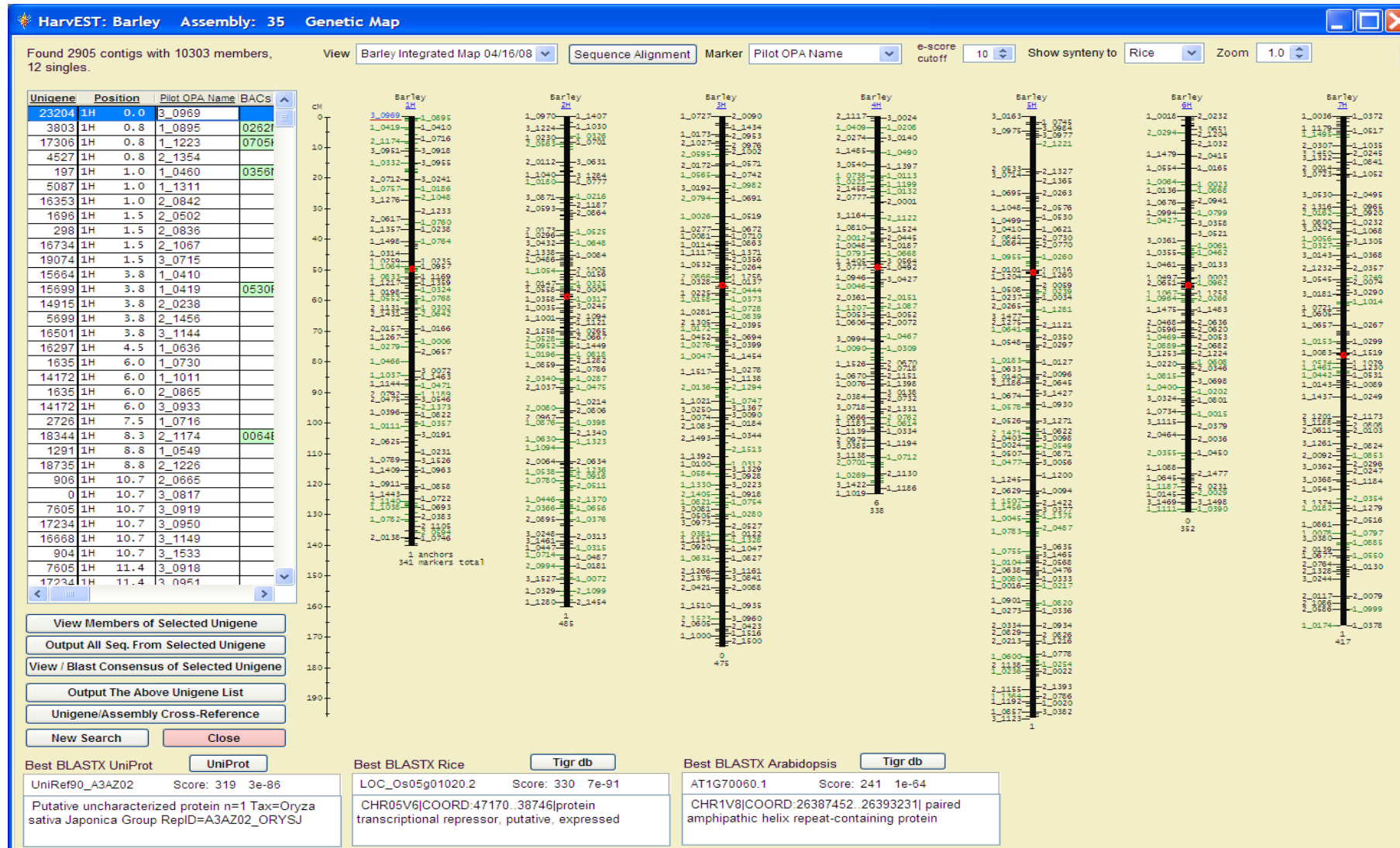
# Построить генетическую карту - означает восстановить расположение локусов в линейном порядке на хромосоме

Молекулярные маркеры: SNP

SNPs



# Пример: 2943 SNP в кодирующих последовательностях ДНК локализованы на генетической карте ячменя (2008)



По результатам генотипирования для каждого потомка от скрещивания становится известно, аллель какого родителя был унаследован в каждом локусе

	Родительские генотипы										Дигаплоидные линии																						
SNP	K-23874 - "R"	Pirkka - "S"	A01	A02	A03	A04	A07	A08	A10	A12	A16	A17	A19	A21	A22	A23	A25	A26	A27	A28	A29	A30	A31	A34	A36	A39	A40						
11_21354	G	C	S	S	S	R	S	S	S	R	R	S	R	S	R	R	S	R	R	S	R	R	S	R	R	S	R						
11_10419	A	G	S	S	S	R	S	S	S	R	R	S	R	R	S	R	S	R	R	S	S	R	S	S	R	S	S						
11_10332	A	G	S	S	S	R	S	S	S	R	R	S	R	R	S	R	S	R	R	S	S	R	R	S	R	S	S						
11_10030	A	G	S	S	S	R	S	S	S	R	R	S	R	R	S	R	S	R	R	S	S	S	R	S	R	S	S						
11_10186	A	G	S	S	S	R	S	R	S	R	R	S	R	R	S	R	S	S	R	S	S	S	R	S	R	S	S						
11_10744	G	C	S	S	S	R	S	R	S	R	R	S	R	R	S	R	S	S	R	S	S	S	R	S	R	R	S						
11_10814	C	G	S	S	S	R	S	R	S	R	R	S	R	R	S	R	S	S	R	S	S	S	R	S	R	R	S						
11_10764	A	G	S	S	S	R	S	R	S	R	R	S	R	R	S	S	S	S	R	S	S	S	R	S	R	R	S						
11_10597	G	A	S	S	S	R	S	R	S	R	R	S	R	R	S	S	S	S	R	S	S	S	R	S	R	R	S						
11_20997	C	G	S	S	S	R	S	R	S	R	R	S	R	R	S	S	S	S	R	R	S	S	R	S	R	R	S						
11_21431	T	A	S	S	S	R	S	R	S	R	R	S	R	R	S	S	S	S	R	R	S	S	R	S	R	R	S						
11_10516	G	A	S	S	S	R	S	R	S	R	R	S	R	R	S	S	S	S	R	R	S	S	R	S	R	R	S						
11_10396	G	C	S	S	R	R	S	R	S	S	R	R	R	R	R	S	S	S	S	R	S	R	R	S	R	R	S						
11_20169	C	G	S	S	R	R	S	R	S	S	R	R	R	R	R	S	S	S	S	R	R	R	R	S	R	R	S						
11_20921	A	G	S	S	R	S	S	R	R	S	S	R	R	R	R	R	S	S	S	R	R	R	R	S	R	R	S						
11_20625	A	G	S	S	R	S	S	R	R	S	S	R	R	R	R	R	S	S	S	R	R	R	R	S	R	R	S						
11_21392	A	G	S	S	R	S	S	R	R	S	S	R	R	R	R	R	S	S	S	R	R	R	R	S	R	R	S						
11_10854	A	C	R	R	R	S	S	R	R	S	S	R	R	R	R	R	S	S	S	R	R	R	R	S	S	R	S						
11_20908	G	G	R	R	R	S	S	R	R	S	S	R	R	R	R	R	S	S	S	R	R	R	R	S	S	S	R						
11_10586	A	G	R	R	R	S	S	R	R	S	S	R	R	R	R	R	S	S	S	R	R	R	R	S	S	S	R						
11_21140	A	G	R	R	R	S	S	R	R	S	S	R	R	R	R	R	S	S	S	R	-	R	R	S	S	S	R						
11_10644	G	A	R	R	R	S	S	R	R	S	S	R	R	R	R	R	S	S	S	R	R	R	R	S	S	S	R						

Родитель1 – поражаемый возбудителем болезни сорт ячменя. Аллели всех генов этого родительского организма обозначены как S (susceptible). Родитель2 - устойчивый к возбудителю сорт, аллели всех его генов обозначены как R (resistant). Каждый из потомков (A01-A36) в каждом гене может унаследовать либо аллель R, либо аллель S. Поражаемые болезнью потомки обозначены серым цветом.

Вопрос: какой из 22 маркеров вероятнее всего сцеплен с геном, контролирующим устойчивость к болезни?

	Родительские генотипы											Дигаплоидные линии потомства														
SNP	Родитель1	Родитель2	A01	A02	A03	A04	A07	A08	A10	A12	A16	A17	A19	A21	A22	A23	A25	A26	A27	A28	A29	A30	A31	A34	A36	A39
11_21354	S	R	S	S	S	R	S	S	S	R	R	S	R	S	R	R	S	R	R	S	R	R	S	R	R	S
11_10419	S	R	S	S	S	R	S	S	S	R	R	S	R	R	S	R	S	R	R	S	S	R	S	S	R	S
11_10332	S	R	S	S	S	R	S	S	S	R	R	S	R	R	S	R	S	R	R	S	S	R	R	S	R	S
11_10030	S	R	S	S	S	R	S	S	S	R	R	S	R	R	S	R	S	R	R	S	S	S	R	S	R	S
11_10186	S	R	S	S	S	R	S	R	S	R	R	S	R	R	S	R	S	S	R	S	S	S	R	S	R	S
11_10744	S	R	S	S	S	R	S	R	S	R	R	S	R	R	S	R	S	S	R	S	S	S	R	S	R	R
11_10814	S	R	S	S	S	R	S	R	S	R	R	S	R	R	S	R	S	S	R	S	S	S	R	S	R	R
11_10764	S	R	S	S	S	R	S	R	S	R	R	S	R	R	S	S	S	S	R	S	S	S	R	S	R	R
11_10597	S	R	S	S	S	R	S	R	S	R	R	S	R	R	S	S	S	S	R	S	S	S	R	S	R	R
11_20997	S	R	S	S	S	R	S	R	S	R	R	S	R	R	S	S	S	S	R	R	S	S	R	S	R	R
11_21431	S	R	S	S	S	R	S	R	S	R	R	S	R	R	S	S	S	S	R	R	S	S	R	S	R	R
11_10516	S	R	S	S	S	R	S	R	S	R	R	S	R	R	S	S	S	S	R	R	S	S	R	S	R	R
11_10396	S	R	S	S	R	R	S	R	S	S	R	R	R	R	R	S	S	S	S	R	S	R	R	S	R	R
11_20169	S	R	S	S	R	R	S	R	S	S	R	R	R	R	R	S	S	S	S	R	R	R	R	S	R	R
11_20921	S	R	S	S	R	S	S	R	R	S	S	R	R	R	R	R	S	S	S	R	R	R	R	S	R	R
11_20625	S	R	S	S	R	S	S	R	R	S	S	R	R	R	R	R	S	S	S	R	R	R	R	S	R	R
11_21392	S	R	S	S	R	S	S	R	R	S	S	R	R	R	R	R	S	S	S	R	R	R	R	S	R	R
11_10854	S	R	R	R	R	S	S	R	R	S	S	R	R	R	R	R	S	S	S	R	R	R	R	S	S	R
11_20908	S	R	R	R	R	S	S	R	R	S	S	R	R	R	R	R	S	S	S	R	R	R	R	S	S	S
11_10586	S	R	R	R	R	S	S	R	R	S	S	R	R	R	R	R	S	S	S	R	R	R	R	S	S	S
11_21140	S	R	R	R	R	S	S	R	R	S	S	R	R	R	R	R	S	S	S	R	-	R	R	S	S	S
11_10644	S	R	R	R	R	S	S	R	R	S	S	R	R	R	R	R	S	S	S	R	R	R	R	S	S	S