

# **ХРОМОСОМНАЯ ТЕОРИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ (сцепленное наследование)**

- 1. Основные положения хромосомной теории наследственности.**
- 2. Сцепление генов. Доказательство сцепления генов.**
- 3. Кроссинговер. Типы кроссинговера.**
- 4. Цитологическое доказательство кроссинговера.**
- 5. Доказательство того, что кроссинговер происходит на стадии 4-х хроматид.**
- 6. Неравный кроссинговер.**
- 7. Митотический кроссинговер.**
- 8. Определение расстояний между генами. Принципы построения генетических карт.**
- 9. Интерференция.**
- 10. Сравнение генетических и цитологических карт хромосом.**
- 11. Факторы, влияющие на частоту кроссинговера.**

# Основные положения хромосомной теории наследственности

*За ее развитие и доказательство великому генетику Томасу Моргану в 1933 г. была присвоена Нобелевская премия*

1. Хромосомы являются носителями наследственной информации.
2. Каждая хромосома содержит множество генов.
3. Гены, расположенные в одной хромосоме, наследуются совместно (сцепленно) и образуют группу сцепления.
4. Число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом данного вида (у гетерогаметного пола больше на одну).
5. Сцепление аллелей, расположенных в одной хромосоме, может нарушаться за счет кроссинговера.
6. Гены расположены в хромосомах в линейной последовательности.
7. Частота кроссинговера (нарушения сцепления) пропорциональна расстоянию между генами.

**Сегодня уже ни у кого не возникает сомнений наличие параллелизма в поведении хромосом и менделеевских факторов (аллелей):**

<i>За каждый признак отвечает пара аллелей (<u>A</u> и <u>a</u>), один из которых (например, <u>A</u>) получен от отца, другой (<u>a</u>) – от матери</i>	<i>В соматических клетках имеются пары гомологичных хромосом, одна из которых получена от отца, другая – от матери</i>
<i>При образовании гамет из пары аллелей данного гена (<u>Aa</u>) в гамету попадает только один (<u>A</u>, либо <u>a</u>)</i>	<i>При образовании гамет из пары гомологичных хромосом в гамету попадает только одна</i>
<i>Аллели, которые находятся в разных парах гомологичных хромосом (<u>A</u> и <u>a</u>), наследуются (расщепляются) независимо</i>	<i>При образовании гамет гомологичные хромосомы разных пар распределяются по ним независимо (случайно в любых сочетаниях)</i>

## Сцепление генов. Доказательство сцепления генов

В 1902-1903 гг. американский цитолог **У. Сэттон** при изучении сперматогенеза у кобылки (саранчовые) и немецкий эмбриолог **Т. Бовери** на основании опытов на морских ежах независимо друг от друга выявили параллелизм в поведении генов и хромосом в ходе формирования гамет и оплодотворения, т.е. заложили основу для признания того, что **менделевские наследственные факторы (гены) расположены в хромосомах.**

Положения, которые вытекали из экспериментов У. Сэттона и Т. Бовери можно сформулировать так:

- гены расположены в хромосомах;**
- в каждой гомологичной хромосоме находится по одному гену из аллельной пары;**
- гомологичные хромосомы и вместе с ними аллельные гены объединяются в зиготе во время оплодотворения.**

**У. Сэттон и Т. Бровери положили начало новому направлению генетики – хромосомной теории наследственности.**

**Согласно этой теории, каждая пара наследственных факторов локализована в паре гомологичных хромосом, причем каждая хромосома несет по одному фактору.**

**В 1909 г. В.Л. Иогансен заменил термин «наследственный фактор», термином ген.**

В 1906 г. У. Бэтсон и Р. Пеннет провели опыт по скрещиванию душистого горошка (*Lathyrus odoratus*).

Они изучали наследование окраски цветка (пурпурная – *P* или красная – *p*) и формы пыльцевых зерен (удлиненная – *L* или круглая – *l*).

**P:**     **PPLL**                     **x**  
(пурпурные цветки,  
удлиненная пыльца)

**ppll**  
(красные цветки,  
круглая пыльца)

**F1:**     **PpLl**

*Для получения F2 производили самоопыление F1*

**F2:** расщепление признаков отличалось от менделевского наследования **9:3:3:1**

Генотипы	Расщепление	
	наблюдаемое	менделевское
<i>P-L-</i>	35	9
<i>P-ll</i>	3	3
<i>ppL-</i>	3	3
<i>ppll</i>	10	1

**Классы с сочетанием родительского типа *P-L-* и *ppll* появлялись в потомстве с большей частотой, чем с перекомбинацией признаков. Т.е. признаки *P* и *L* наследуются не независимо друг от друга и в гаметы с более высокой частотой попадают совместно.**

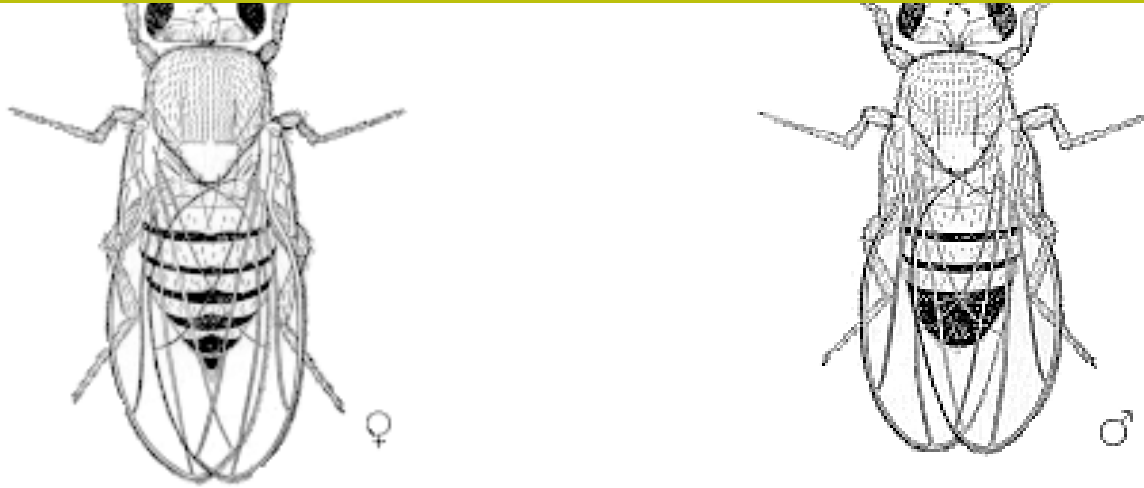
У. Бэтсон и Р. Пеннет предложили гипотезу **«притяжения-отталкивания»** наследственных факторов.

По этой гипотезе факторы, привносимые в зиготу от одной родительской формы, например ( $PL$ ) или ( $pI$ ) **испытывают притяжение**, и в большом числе случаев попадают в одну гамету, а на факторы, внесенные в зиготу от разных родительских форм, т.е. с рекомбинацией признаков ( $PI$  и  $pL$ ), действуют **силы отталкивания**, и поэтому в одну гамету они попадают реже, чем первые.



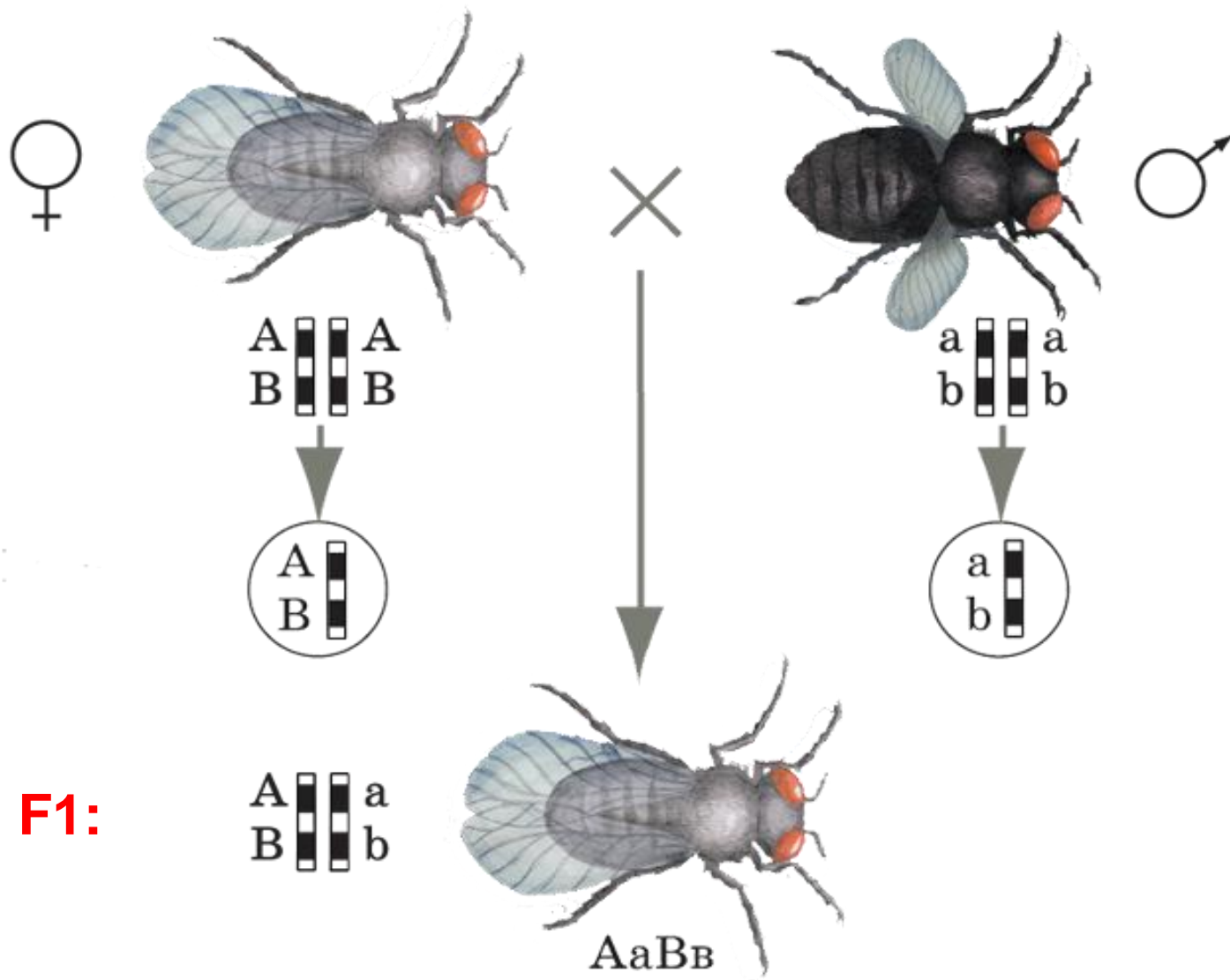
# Работы Т. Моргана по сцепленному наследованию признаков

**(1909-1912 гг.)** За Созданиеее развитие и доказательство работами на дрозофиле великому генетику Томасу Моргану в 1933 г. была присвоена Нобелевская премия.

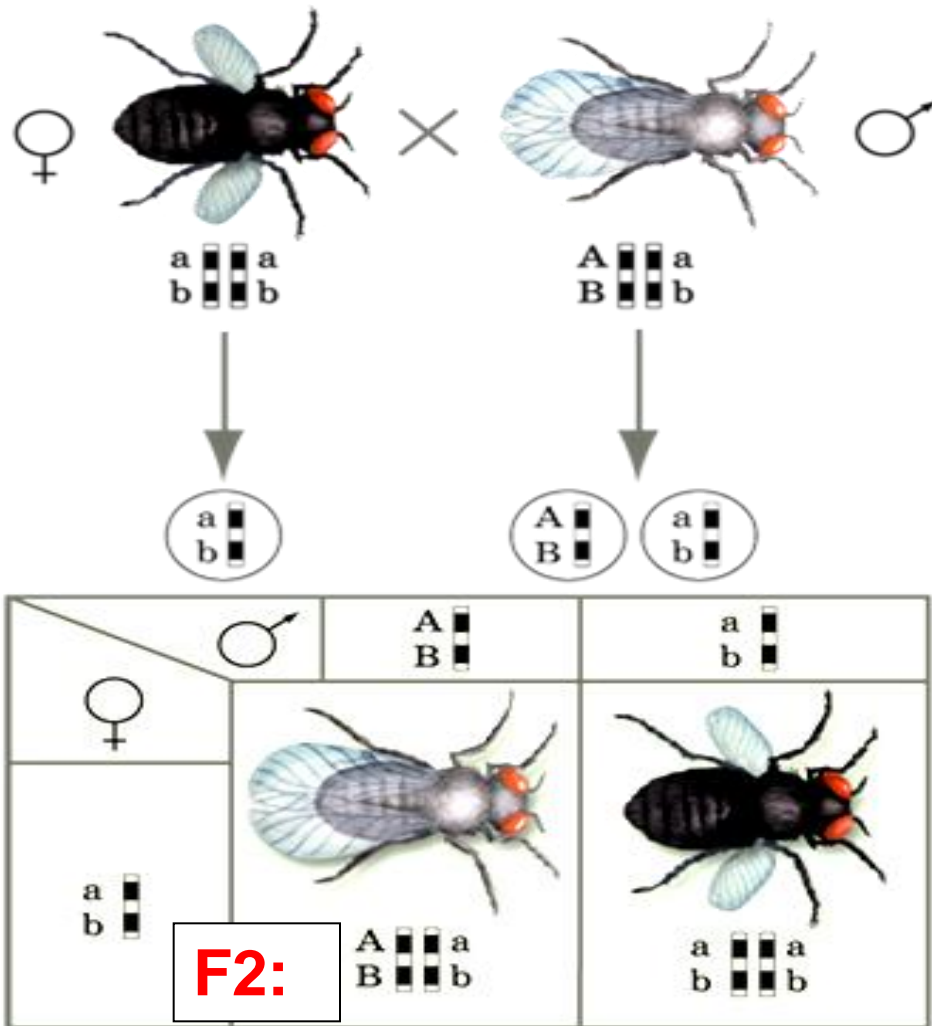


- **четкое разделение по полу;**
- **высокая плодовитость (до 200 потомков от пары);**
- **жизненный цикл 10-12 сут., продолжительность жизни 3-4 недели;**
- **малое число хромосом (гаплоидный набор равен 4 ( $2n=8$ ));**
- **известно большое число хорошо различимых признаков;**
- **простота разведения.**

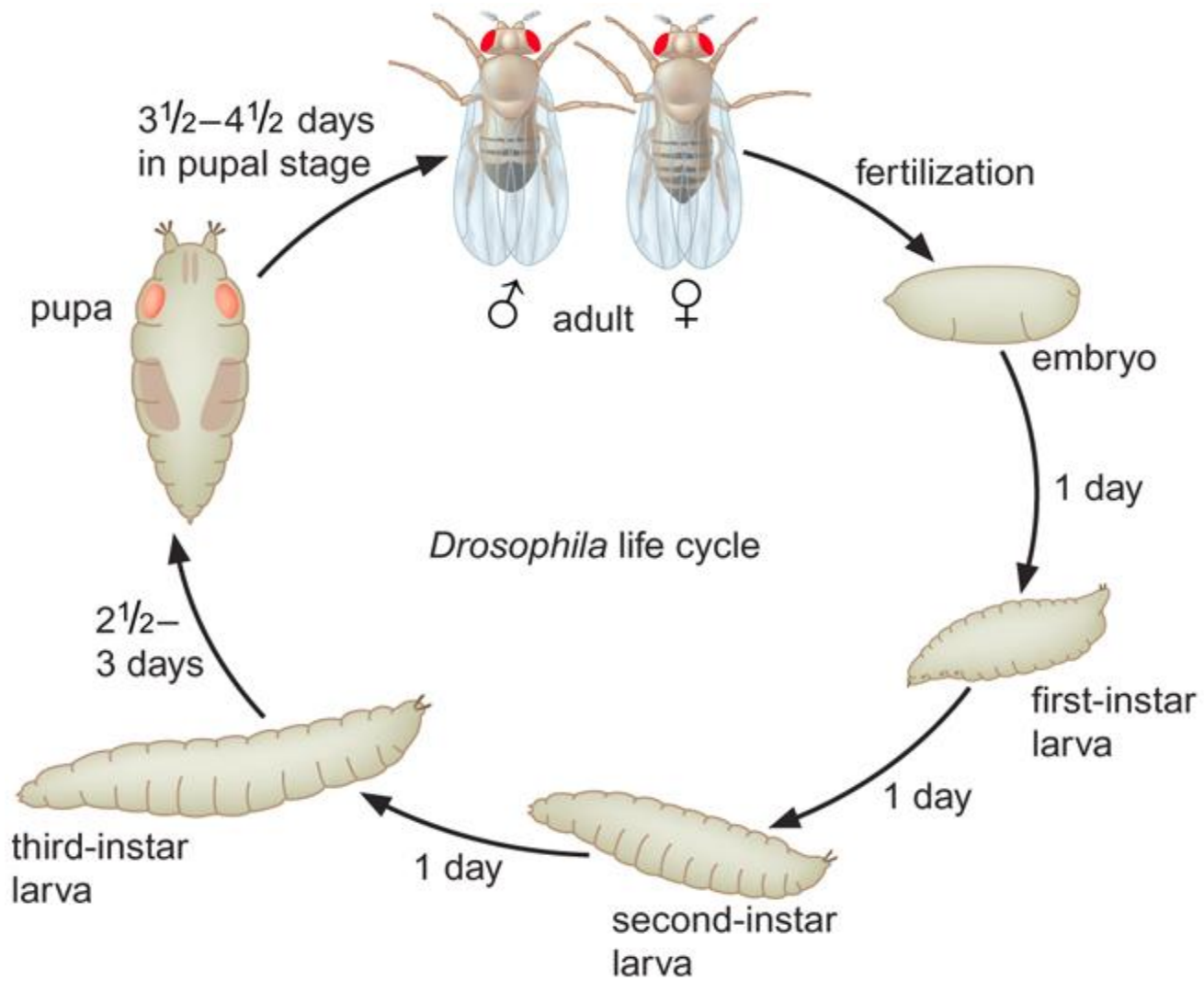
# Эксперимент Т. Моргана



## Схема анализирующего скрещивания гомозиготных самок с гетерозиготными самцами



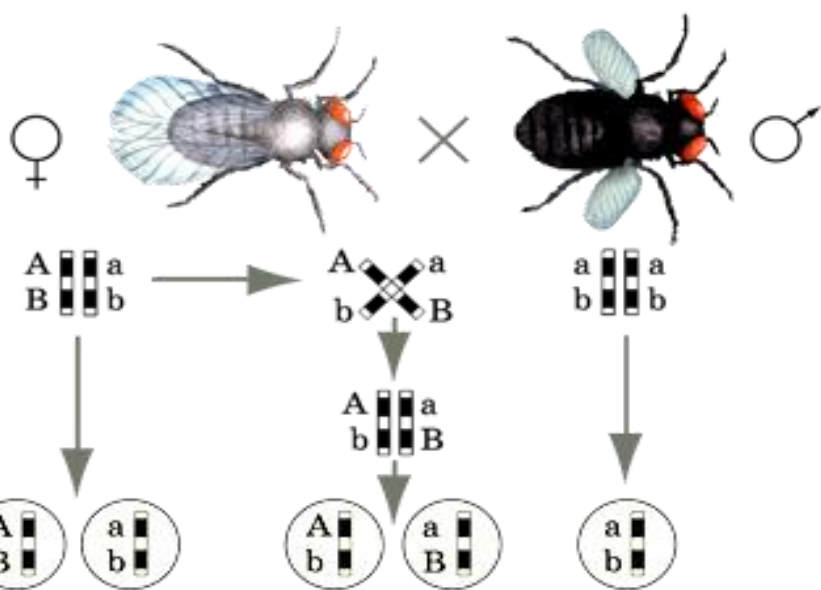
По результатам этого скрещивания Т. Морган сделал вывод, что гены **A** и **B** (и, соответственно, **a** и **b**) ведут себя как **абсолютно сцепленные между собой**. Это значит, **они находятся на одной хромосоме и в ходе мейоза расходятся между разными гаметами в соответствии с расхождением гомологичных хромосом**.



**Явление совместного наследования признаков Т. Морган назвал сцеплением.**

Было доказано, что материальной основой сцепления генов является хромосома.

**Гены, локализованные в одной хромосоме, наследуются совместно и образуют одну группу сцепления.**







**Схема анализирующего скрещивания гетерозиготных самок с гомозиготными самцами**

$\frac{AB}{ab}$  Обр. гаметы  $\textcircled{AB}$   $\textcircled{ab}$

$\frac{AB}{ab} \rightarrow \frac{Ab}{aB}$  Обр. гаметы  $\textcircled{Ab}$   $\textcircled{aB}$

**Кроссинговер между двумя гомологичными хромосомами**

♀ \ ♂	$\frac{a}{b}$	Частота появления потомства
$\frac{A}{B}$	 $\frac{A}{B} \frac{a}{b}$	41,5 %
$\frac{a}{b}$	 $\frac{a}{b} \frac{a}{b}$	41,5 %
$\frac{A}{b}$	 $\frac{A}{b} \frac{a}{b}$	8,5 %
$\frac{a}{B}$	 $\frac{a}{B} \frac{a}{b}$	8,5 %

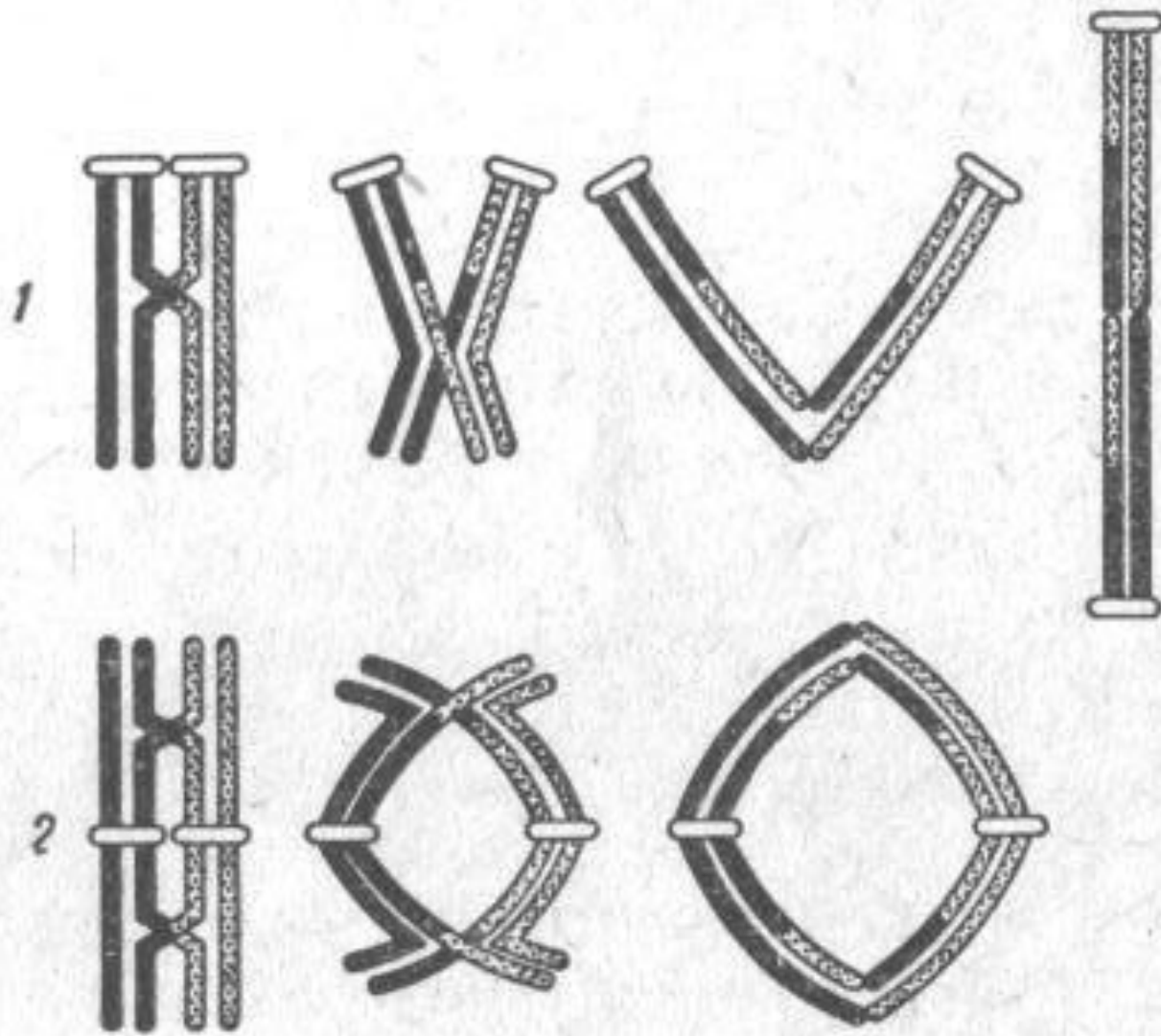
**F2**

## Кроссинговер. Типы кроссинговера

Важнейшей заслугой Т. Моргана явилось то, что он первым связал перекомбинацию генов находящихся на хромосоме генов с физическим обменом участками гомологичных хромосом – кроссинговером.

**Кроссинговер (от англ. *crossing-over* – перекрёст) – это обмен гомологичными участками между гомологичными хромосомами (хроматидами) в ходе профазы I мейоза**





*Рис. 89.* Схема терминализации хиазм:

*1* — при одинарном перекресте (телоцентрическая хромосома); *2* — при двойном (метацентрическая хромосома).



Для обозначения частоты кроссинговера была предложена мерная единица – морганида (в честь Т. Моргана), равная 1 % кроссинговера (в современном обозначении – это 1сМ).

Т. Морган предложил расстояние между генами измерять с **помощью частоты кроссинговера, выраженной** в процентах, по формуле:

$$N1/N2 \times 100 \% = \% \text{ кроссинговера (или сМ)},$$

где  $N1$  – суммарное число особей двух реципрокных кроссоверных классов;  $N2$  – общее число особей в анализируемой выборке.

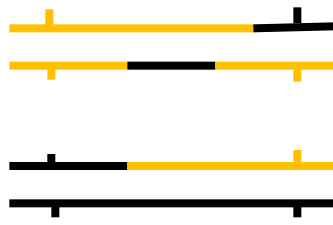
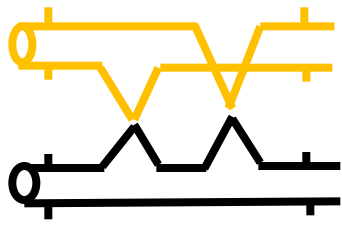
Частота (%) перекреста между двумя генами, расположенными в одной хромосоме, пропорциональна расстоянию между ними. Вероятность прохождения кроссинговера между двумя генами тем реже, чем ближе друг к другу они расположены. По мере увеличения расстояния между генами все более возрастает вероятность того, что кроссинговер «разведет» их по двум разным гомологичным хромосомам.

## **Вывод:**

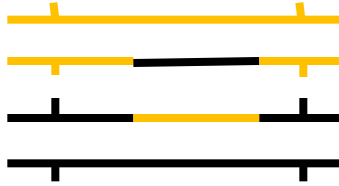
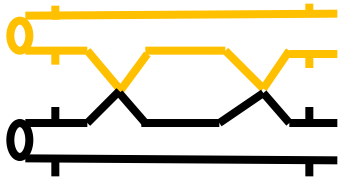
**Частота (%) перекреста между двумя генами, расположенными в одной хромосоме, пропорциональна расстоянию между ними.**

**Вероятность прохождения кроссинговера между двумя генами тем меньше, чем ближе друг к другу они расположены. По мере увеличения расстояния между генами все более возрастает вероятность того, что кроссинговер «разведет» их по двум разным гомологичным хромосомам.**

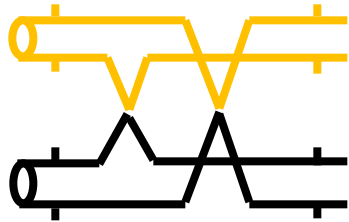
- гены одной хромосомы образуют группу сцепления, благодаря чему происходит сцепленное наследование некоторых признаков. При этом сила сцепления находится в обратной зависимости от расстояния между генами;
- гены расположены в хромосоме в линейной последовательности.



2. Треххроматидный обмен

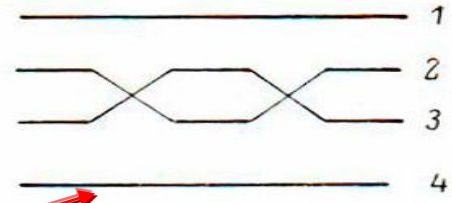
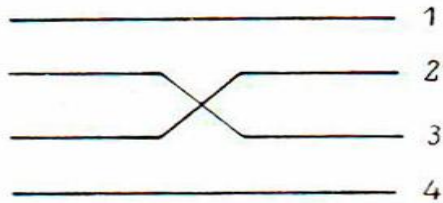


1. Двуххроматидный обмен

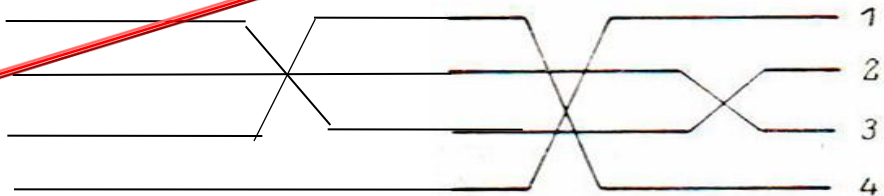
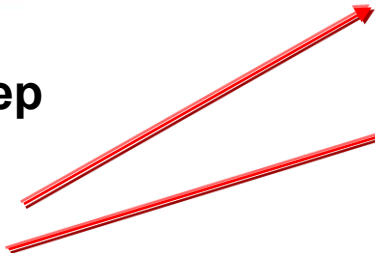


3. Четыреххроматидный обмен

Типы кроссинговера



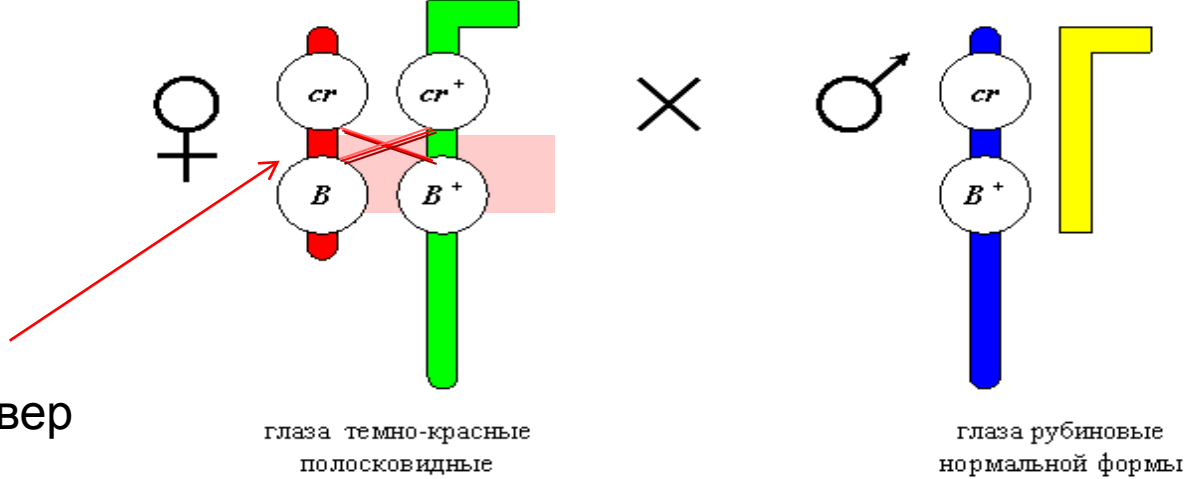
**Кроссинговер  
бывает:  
одиначный,  
двойной  
и множественный**



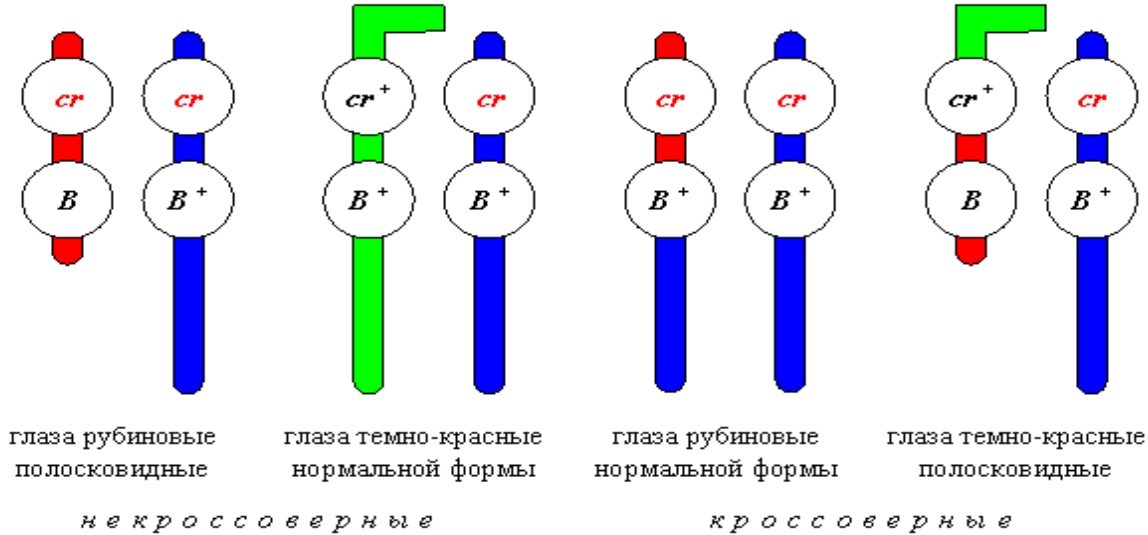
Биологическое значение кроссинговера чрезвычайно велико, поскольку генетическая рекомбинация позволяет создавать новые, ранее не существовавшие комбинации генов и тем самым повышать наследственную изменчивость, которая дает широкие возможности адаптации организма в различных условиях среды.

# **Цитологическое доказательство кроссинговера**

## **1. Опыты К. Штерна (1931) на дрозофиле**



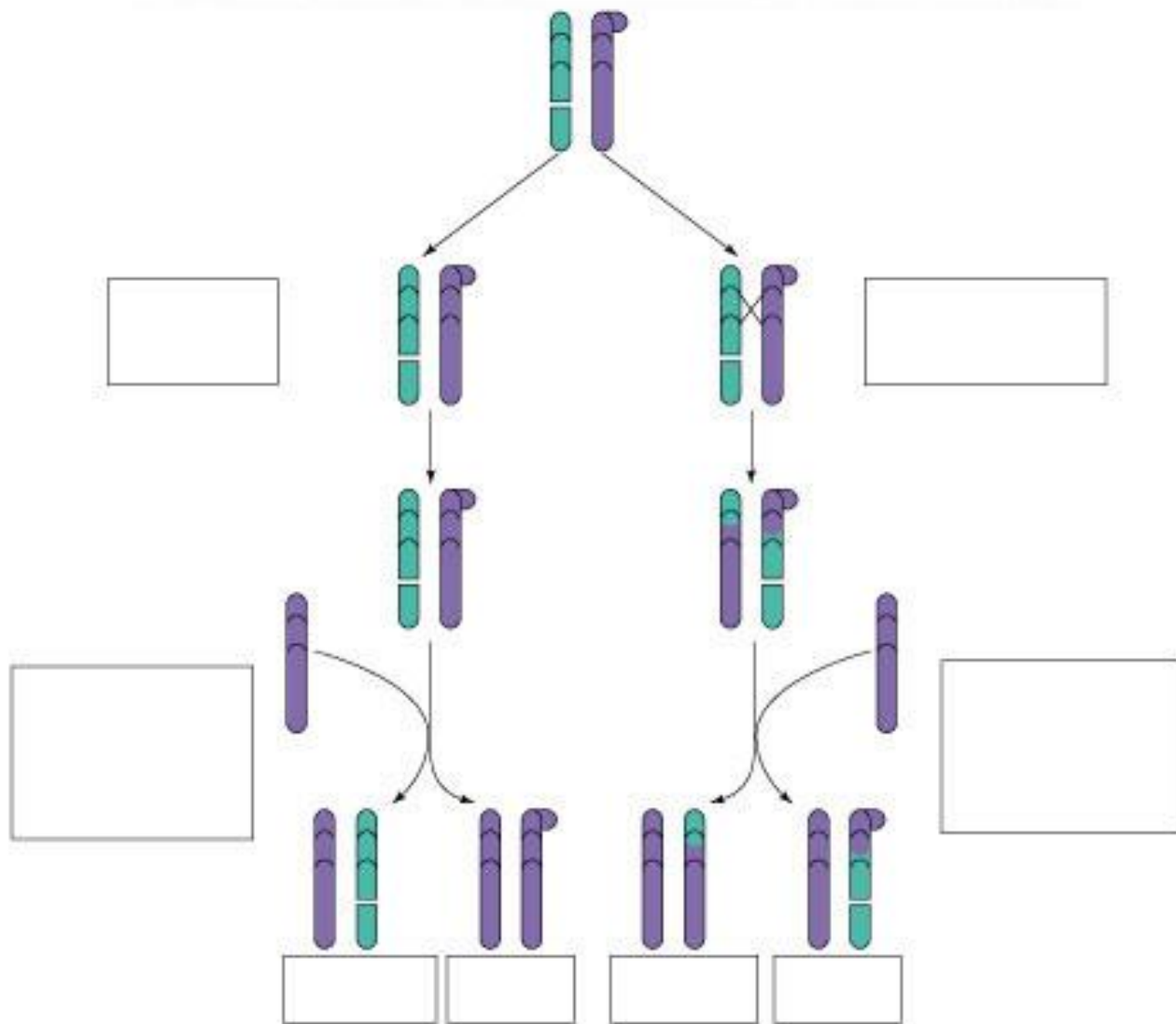
кроссинговер



$cr$  – глаза рубинового цвета – рецессивный признак;  
 $cr^+$  – темно-красные глаза – доминантный признак;  
 $B^+$  – круглые глаза – рецессивный признак;  
 $B$  – полосковидные глаза – доминантный признак.

**Схема опыта К. Штерна (1931) на дрозофиле**

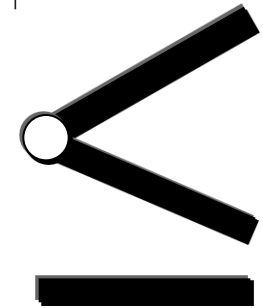




# Доказательство того, что кроссинговер происходит на стадии 4-х хроматид

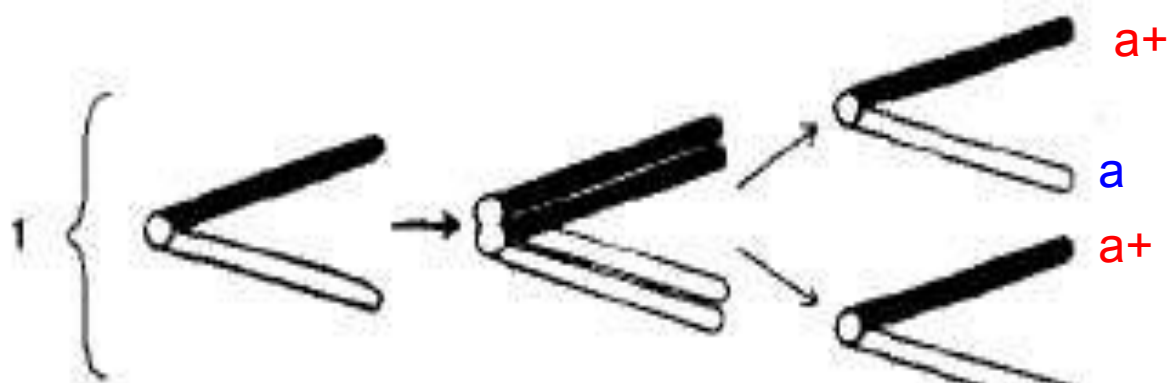
Гаметы /	X	Y
<b>XX</b>	♀ <b>XXX</b>	♀ <b>XXY</b>
Y	♂ XY	YY – нежизнеспособные

♀ самка



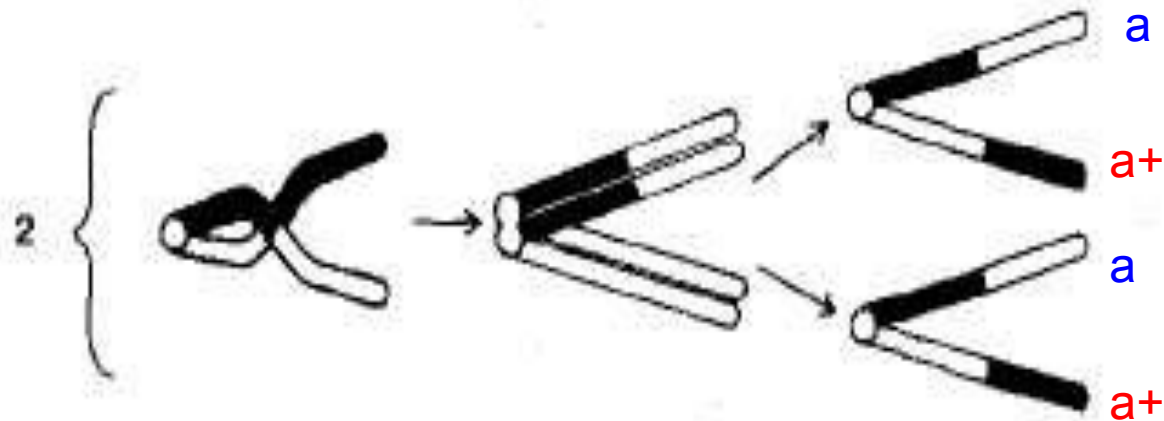
Деление X-хромосомы

Типы потомства, образуемого при скрещивании ХХУ-самок с нормальными ХУ-самцами в опытах К. Бриджес и И. Андерсона (1925)

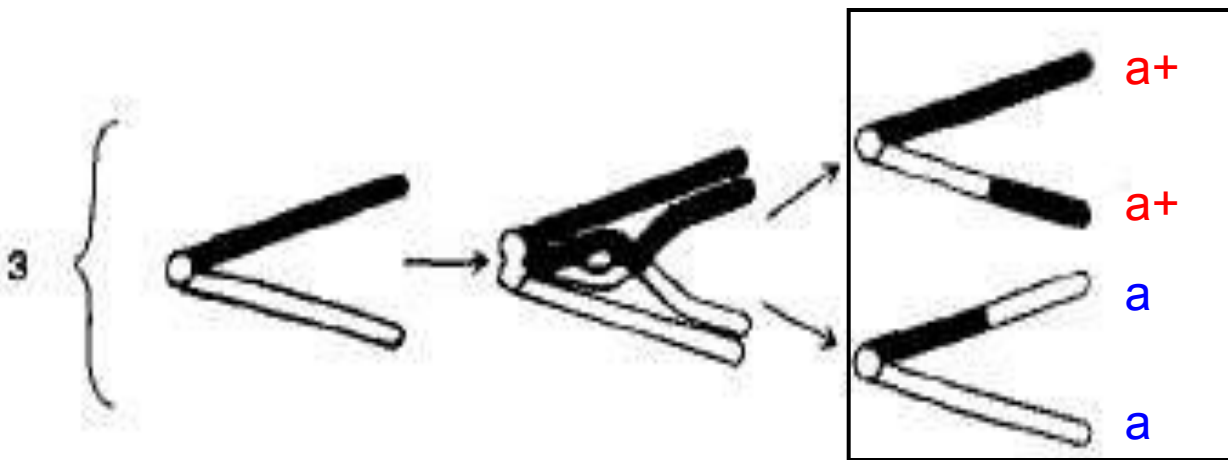


Распределение сцепленных Х-хромосом между делящимися клетками:

1 – в отсутствие кроссинговера;  
 2 – кроссинговер на стадии 2-х хроматид (хромосом):  
 появляется исключительно гетерозиготное потомство;



3 – кроссинговер на стадии 4-х хроматид: появляется потомство рецессивного типа. Рамкой выделены рекомбинантные хромосомы



В эксперименте получались самки двух типов: с **доминантным признаком** и с **рецессивным признаком**.

А

Б

# Неравный кроссинговер

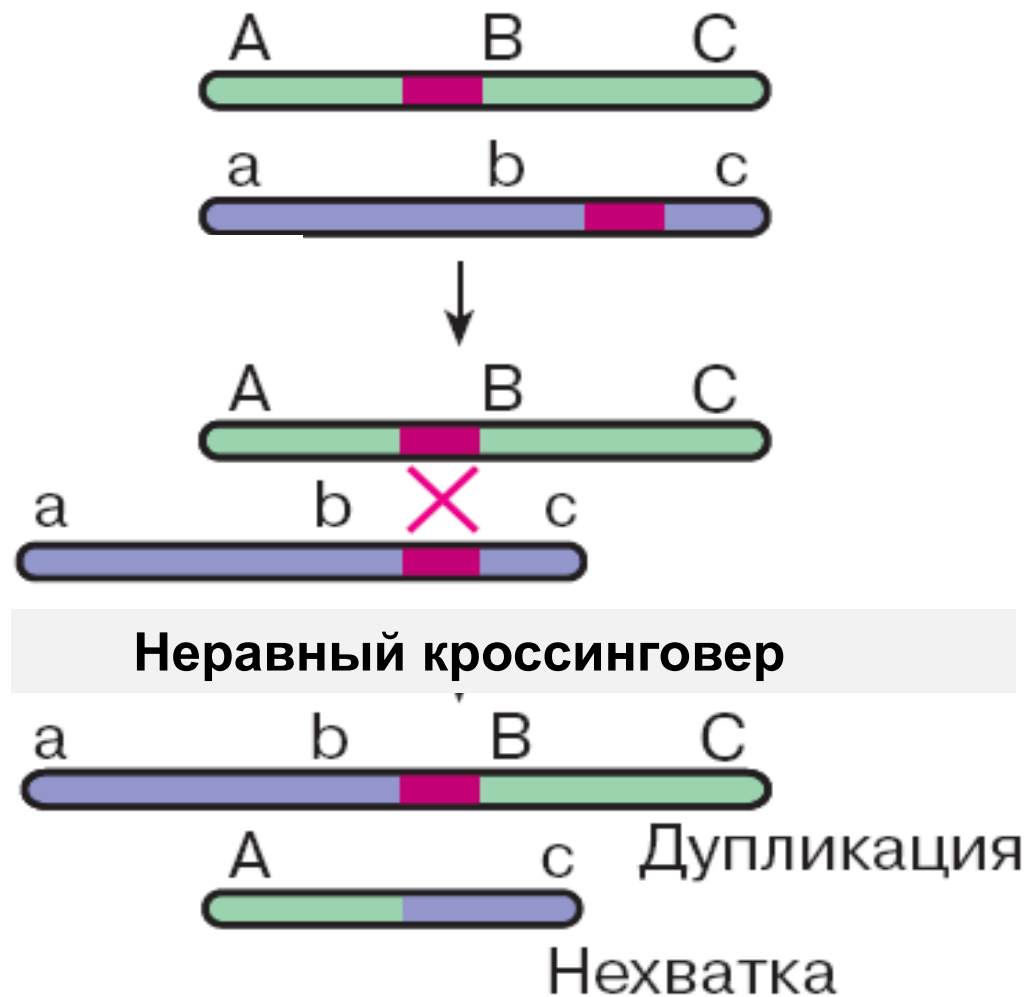
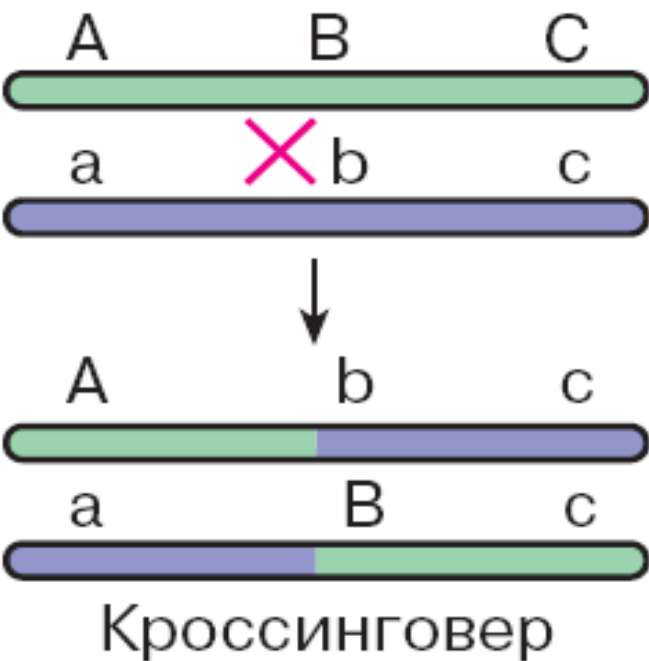
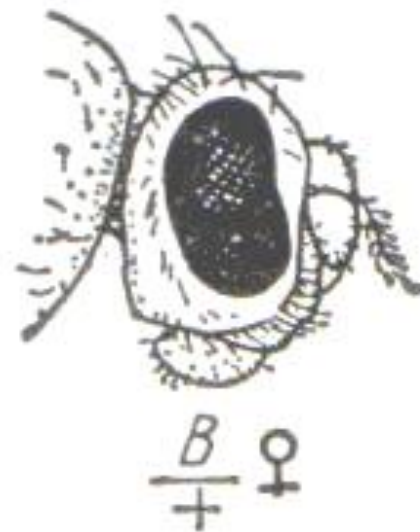
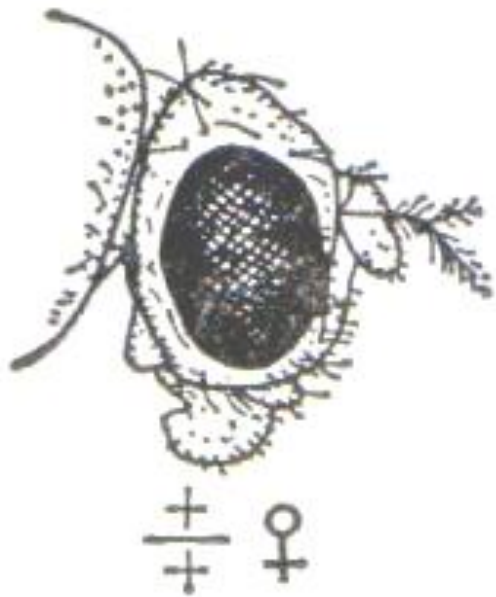
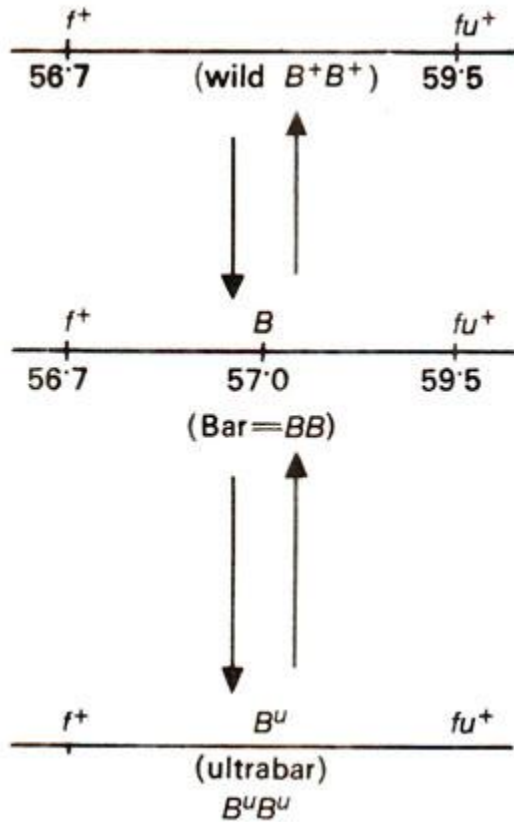


Схема кроссинговера. А – норма, Б – неравный кроссинговер с образованием хромосом с дупликацией и делецией, соответственно

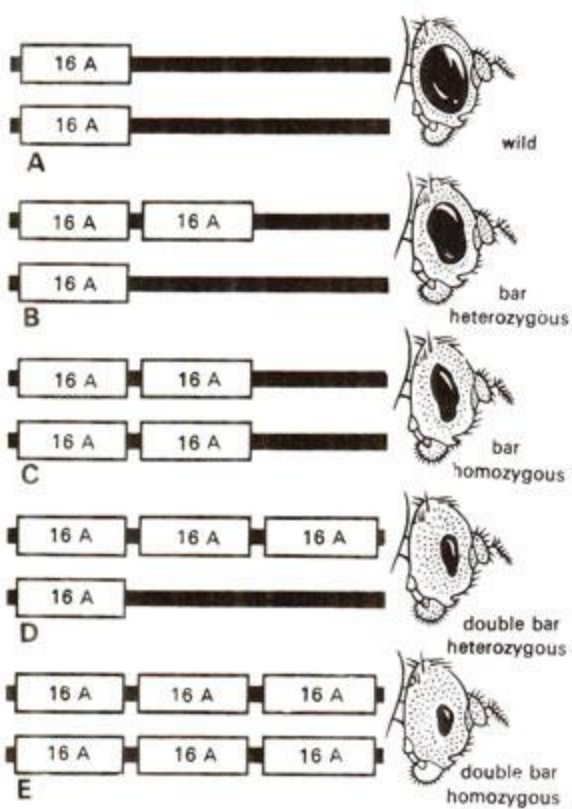


Мухи линии Bar

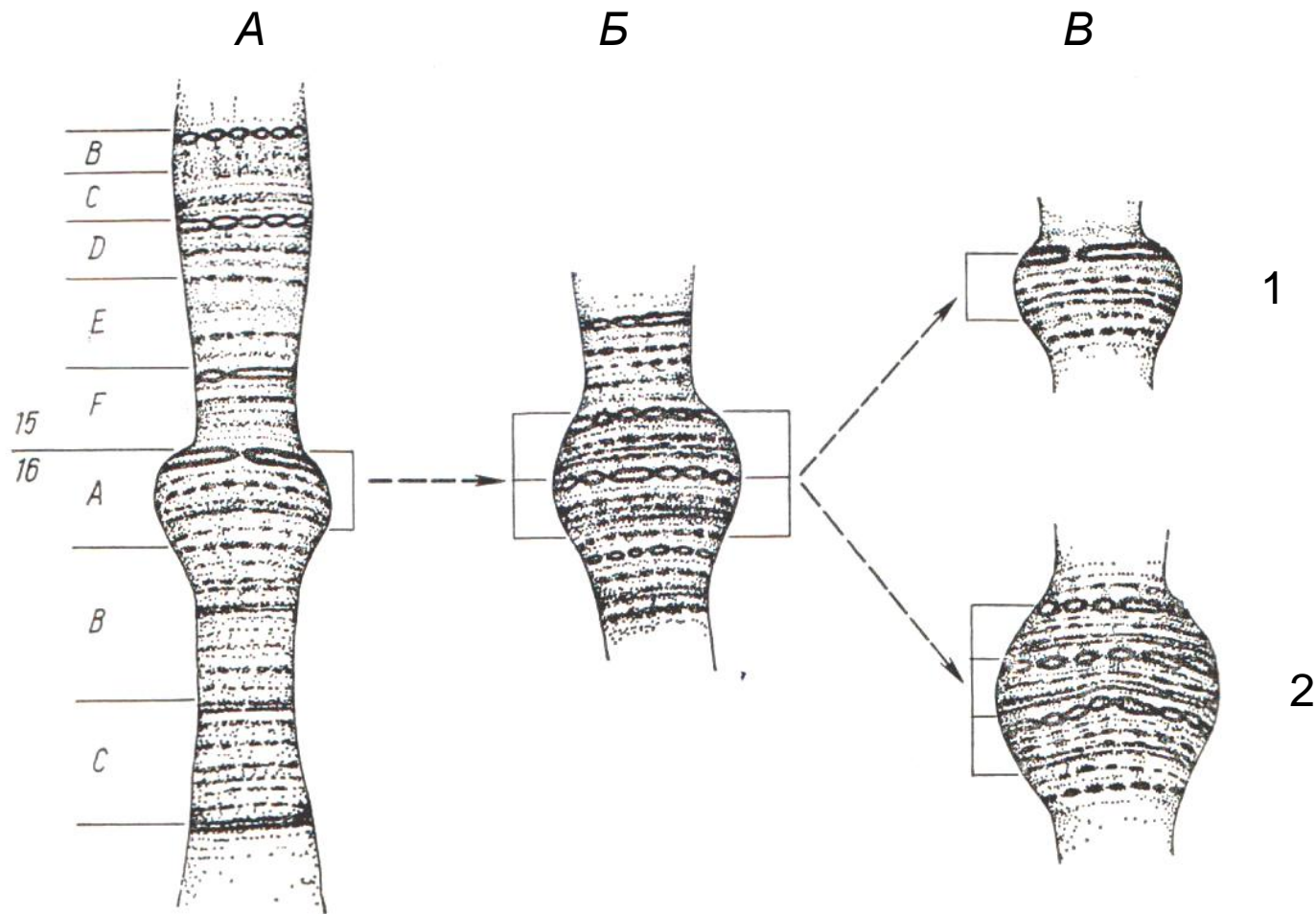
Мухи линии ультра-Bar



ion effect, due to duplication at bar locus, on the high genes  $f^+$  (wild allele for forked bristles) and  $fu^+$  fused veins) are shown.

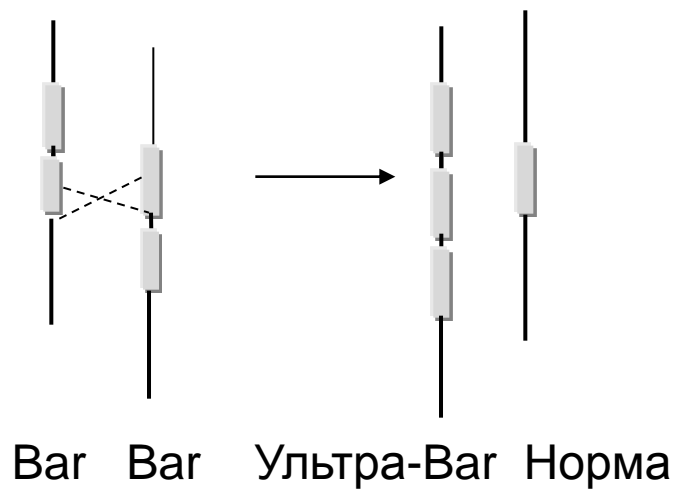


Different arrangements of segment 16A on X-chromosomes in female *Drosophila* and resulting phenotypes, showing position effect.



**Строение политенных хромосом *D. melanogaster*: A – у мух дикого типа ( $B^+$ ), B – линии *Bar*, V – у мух, получаемых в результате скрещивания *Bar* × *Bar* образуется потомство дикого типа  $B^+$  (1) и ультра-*Bar* (2)**





**Схема кроссинговера, который может привести к возникновению мух ультра-*Вар* в ходе неравного кроссинговера при скрещивании мух *Вар*-типа**

# Соматический кроссинговер

Митотический кроссинговер был открыт К. Штерном в 1936 г. при исследовании самок дрозофил, гетерозиготных по рецессивным мутациям двух локусов X-хромосомы – *yellow* (**y**) (желтое тело) и *singed* (**sn**) (опаленные щетинки).

$Yy sn^+sn$

Одна X-хромосома несла в двух локусах аллели **y sn<sup>+</sup>**, а другая – **y<sup>+</sup> sn**. Такие гетерозиготные мухи должны быть серого цвета и иметь нормальные щетинки. Однако, К. Штерн обнаружил на теле дрозофил одновременно по два рядом расположенных участка, один из которых имел желтую окраску (**y**) и нормальные щетинки (**sn<sup>+</sup>**), а другой – серую окраску (**y<sup>+</sup>**) и опаленные щетинки (**sn**).

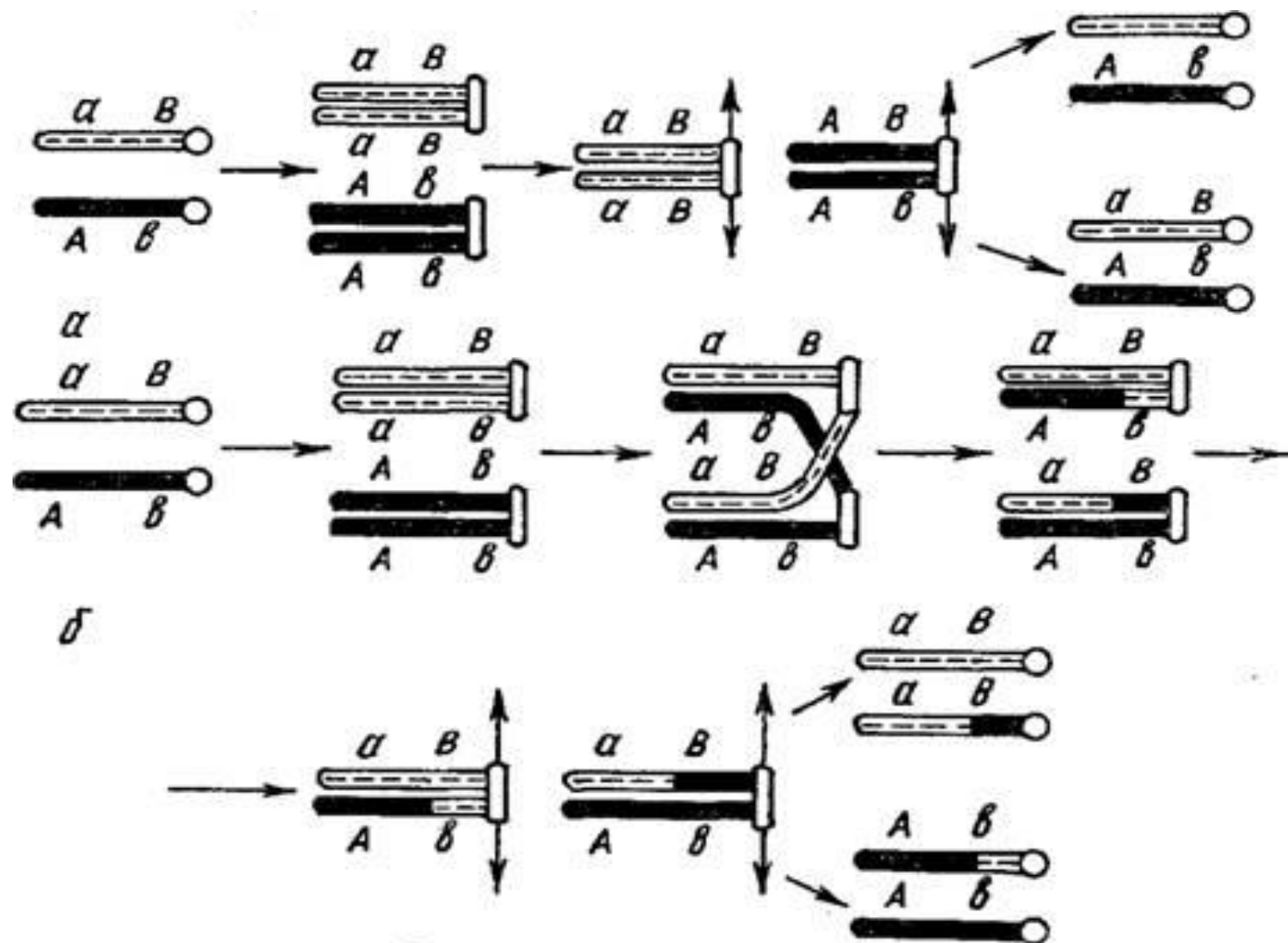
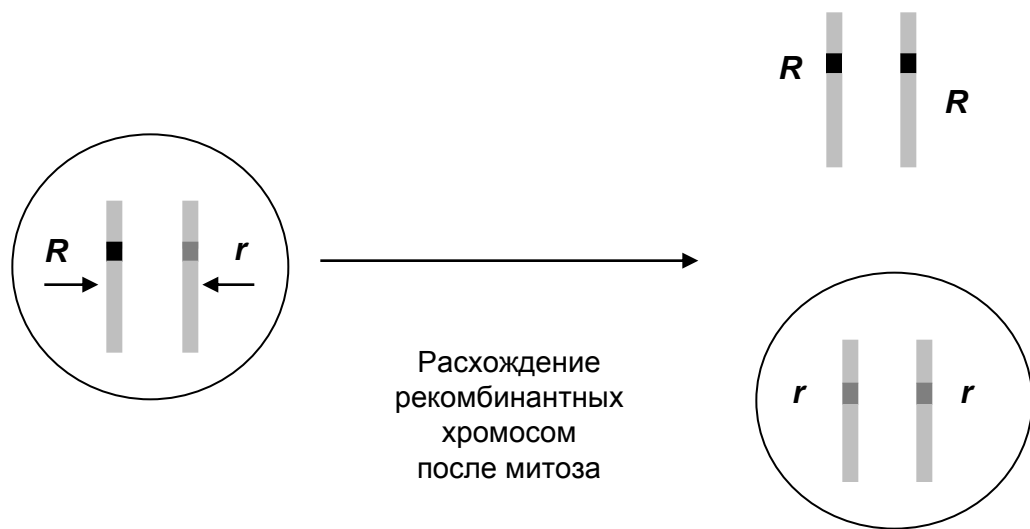


Схема митотического кроссинговера:  
 $\alpha$  — без кроссинговера;  $\beta$  — с кроссинговером



# Принципы построения генетических карт

## Опыты А. Стертеванта

А. Стёртевант предложил стрить генетические карты путем нанесения на прямую линию точек, соответствующих конкретным генам (например, А,И,С и т.д.) в соответствии частотой кроссинговера между ними. Он построил первые *рекомбинационную генетическую карту*.



Используя этот принцип, он построил первую генетическую карту, на которую было нанесено 5 генов:



Объект: *Drosophila mltanogaster*:

*Y* – (yellow) – желтое тело;

*W* – (white) – белые глаза;

*V* – (vermilion) – киноварный цвет глаз;

*M* – (miniature) – миниатюрные глаза;

*R* – (rudimentary) – рудиментарные крылья.

*Y* → *W*      *YyWw* x *yyww*

*Y* → *V*      *YyVv* x *yyvv*

*Y* → *M*      *YyMm* x *yymm*

*Y* → *R*      *YyRr* x *yyrr*

# Принципы построения генетических карт (Т. Морган)

скрещивание  $YyWw \times yyww$

$YyWw$	296	
$yyWw$	3	} Кроссоверные классы
$Yyww$	3	
$yyww$	296	
<hr/>		
Сумма	598	

Например, в скрещивании  $YyWw \times yyww$  было получено 4 класса потомства (2 кроссоверных и 2 некроссоверных) в следующем количественном соотношении:

Затем была:

**определена частота появления кроссоверного  
потомства:**

$$3 + 3 = 6$$

**рассчитана частота кроссинговера между генами у и w:**

$$6 : 598 = 0,01 \text{ (1 \% или 1 см)}$$



**Подобные эксперименты были произведены  
А. Стертевантом для подсчета частот  
кроссинговера между другими парами генов**

<b>Гены</b>	<b>Частота кроссинговера</b>
<b><i>y – w</i></b>	0,010
<b><i>y – v</i></b>	0,322
<b><i>w – v</i></b>	0,297
<b><i>v – m</i></b>	0,030
<b><i>w – m</i></b>	0,337
<b><i>w – r</i></b>	0,452
<b><i>v – r</i></b>	0,269

<i>y w</i>	<i>y m</i>	<i>r</i> центромера
		○
1) 0 1	31 34	58
2) 0 1,5	33,0 36,1	54,5 67,7

## Генетическая карта X-хромосомы *D. melanogaster*

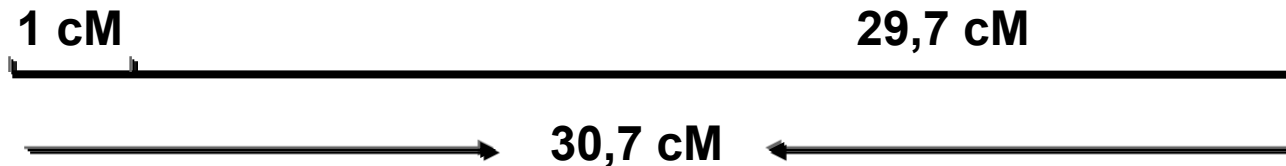
- 1) карта, построенная А. Стертевантом
- 2) современная карта этого участка после уточнения.

Расстояния между генами указаны в сантиморганидах (сМ)

**Гены на хромосоме  
располагаются в линейной  
последовательности**

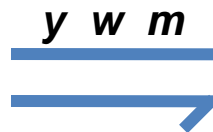
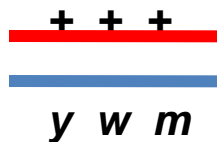
**Генетическая карта** – это  
схематическое изображение  
местоположения генов, принадлежащих  
одной хромосоме, расположенных в  
соответствии с частотами кроссинговера  
между ними

Для построения генетических карт пользуются правилом – «отрезок произвольной длины может быть представлен в виде суммы отрезков, его составляющих». Например::



Применительно к генетической карте это правило получило название **«правила аддитивности генетических расстояний между генами»**.

# **Трехфакторное скрещивание**



x

самка, гетерозиготная  
по трем генам  
X-хромосомы

гомозиготный  
самец

Участки  
1 2

Классы  
потомства

	<u>Гаметы</u>	<u>Число</u>	<u>Частота</u>	
Родительский тип	1. + + +	3501	0,664	
	2. y w m	3471		
Кроссинговер между генами y и m	3. + + m	1754	0,329	
	4. y w +	1700		
Кроссинговер между генами y и w	5. y + +	28	0,0057	
	6. + w m	32		
Двойной кроссинговер между генами y - w и w - m	7. + w +	6	0,00086	
	8. y + m	3		
		10 495	1,0	

Для подсчета частоты кроссинговера на участке 1 ( $y - w$ ) суммируют частоту появления потомства в классах 5-6 и 7-8:

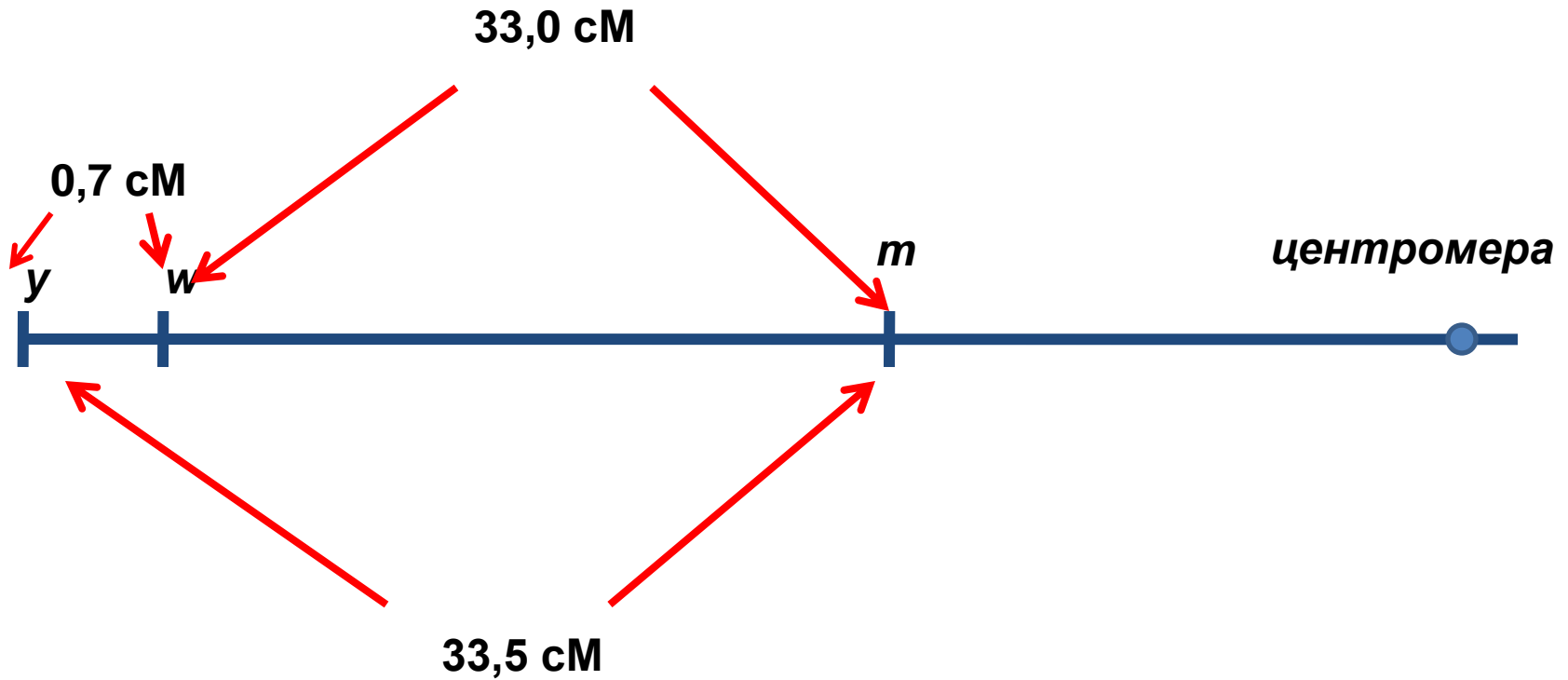
$$0,0057 + 0,00086 = 0,0066$$

Для подсчета частоты кроссинговера на участке 2 ( $w - m$ ) суммируют частоту появления потомства в классах 3-4 и 7-8:

$$0,329 + 0,00086 = 0,330$$

Для подсчета частоты кроссинговера на участке  $y - m$  суммируют частоту появления потомства в классах 3,4 и 5, 6:

$$0,0057 + 0,329 = 0,335$$



Если сложить расстояния между  $y - w$  и  $w - m$  ( $0,7 \text{ cM} + 33 \text{ cM}$ ), то величина отрезка  $y - m$  будет равна  $33,7 \text{ cM}$ , тогда как наблюдаемая частота кроссинговера между  $y - m$  меньше –  $33,5 \text{ cM}$ .



**В результате  
двойного  
перекреста гены  
A – B оказываются  
снова вместе на  
одной хромосоме и  
находятся в  
кроссоверных  
гаметах в той же  
комбинации, в  
какой они были у  
родительских  
форм.**

**Двойной кроссинговер  
снижает проявление  
каждого из одиночных  
кроссинговеров.  
Детектируются только  
нечетные перекресты  
**между парой маркеров,  
четные не  
детектируются.****

Мы видим, что двойные обмены сокращают регистрируемые расстояния между генами. Поэтому процент кроссинговера между двумя достаточно удаленными друг от друга генами всегда меньше действительного (при подсчете частоты кроссинговера между  $y - m$  мы не учитываем классы 7 и 8).

Для трех сцепленных локусов, расположенных в порядке  $y - w - m$ , наблюдаемая частота появления кроссоверных классов ( $rf$ ) будут равна:

$$rf_{ym} = rf_{yw} + rf_{wm} - 2rf_{дк}$$

где  $rf_{дк}$  – частота двойных кроссинговеров между локусами (частота появления классов 7 и 8). Она у нас равна 0,004 или 0,4 сМ.

При определении двойных кроссинговеров оказывается, что число наблюдаемых двойных кроссинговеров (у нас это **0,004**) больше, чем теоретически ожидается. Под теоретически ожидаемой частотой кроссинговера между генами (например, между  $u - m$ ) понимают произведение частот одиночных кроссинговеров (между  $u - w$  и  $w - m$ ). Эта величина у нас равна:

$$0,326 \times 0,015 = \mathbf{0,0043.}$$

Подавление кроссинговера на участках, непосредственно прилегающих к точке произошедшего обмена, называют интерференцией. Интерференция была открыта в 1916 г. Г. Мёллером.

## Интерференция

$$I = 1 - C, \text{ где}$$

$C$  – коэффициентом коинциденции, т.е. совпадения.

$$C = \frac{\text{Наблюдаемая частота двойного кроссинговера}}{\text{Теоретически рассчитанная частота двойного кроссинговера}}$$

Если частота кроссинговера между генами  $Y$  и  $W$  – 0,015, между  $W$  и  $M$  – 32,5 %; а частота двойных кроссинговеров равна 0,004 %, то коэффициент коинциденции составляет:

$$C = \frac{0,00086}{(0,330 \times 0,0066 = 0,00218)} = 0,395$$

Если коэффициент коинциденции меньше единицы ( $C < 1$ ), то интерференция положительная, т.е. один обмен препятствует обмену на соседнем участке хромосомы. Если  $C > 1$ , то интерференция отрицательная, т.е. один обмен как бы стимулирует дополнительные обмены на соседних участках.

**Генетическая карта** – схема относительного расположения сцепленных между собой генов.  
Генетическая карта отображает реально существующий линейный порядок размещения генов в хромосомах.

**Одна группа сцепления у дрозофилы может составлять:**  
для X-хромосомы - 72 сМ,  
для хромосомы 2 - 2108 сМ,  
для хромосомы 3 - 106 сМ и  
и для хромосомы 4 - 3 сМ.  
Общая длина хромосом гаплоидного набора у дрозофилы будет составлять 289 сМ.

**Для человека:**

**Длина генетической карты: около 3000 %**

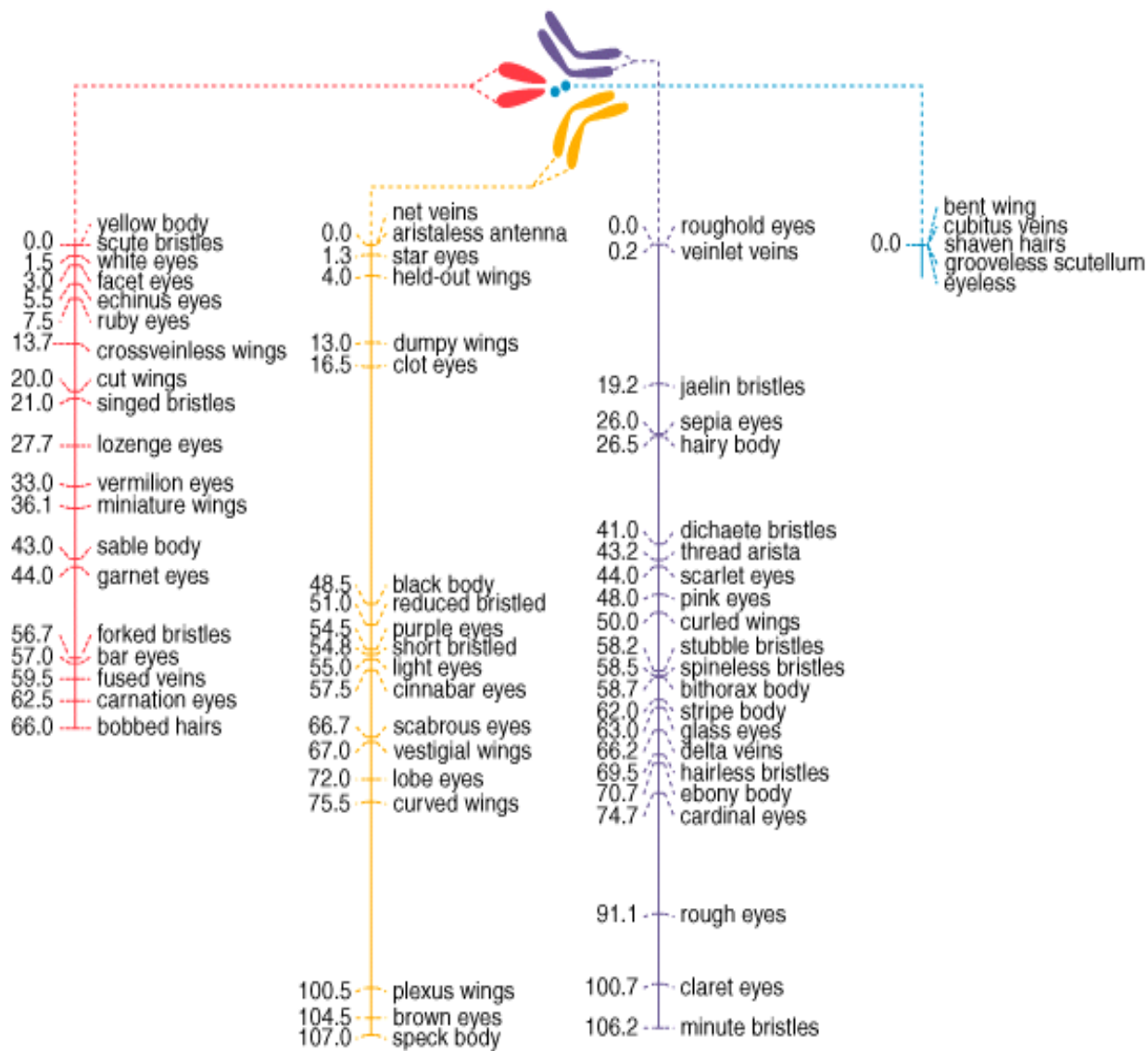
**Общая протяженность гаплоидного  
набора молекул ДНК:**

**около 3 миллиардов пар нуклеотидов;**

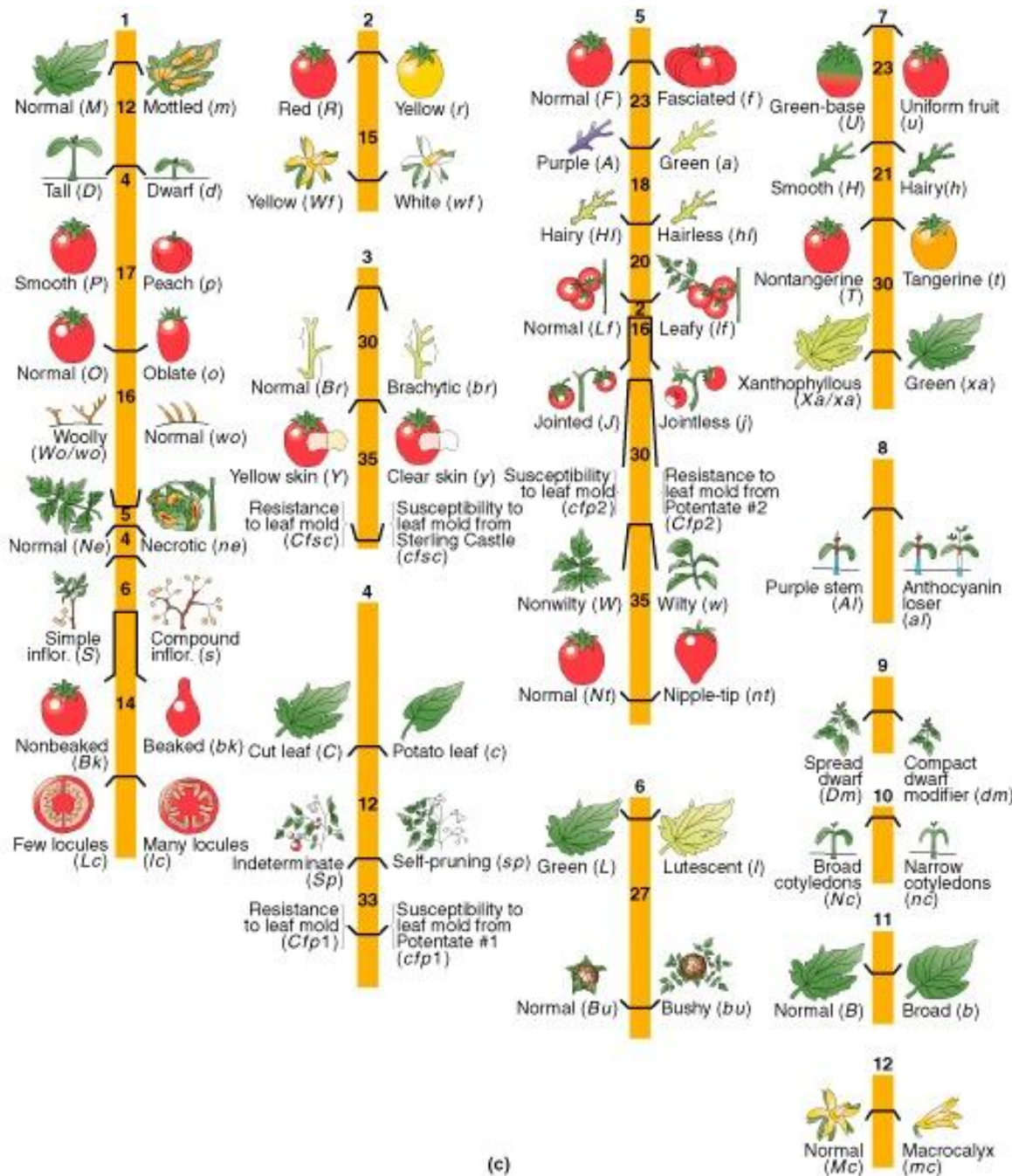
**1% рекомбинации это около 1 млн нуклеотидов**

**(для других видов частота рекомбинации на единицу  
физической длины ДНК может быть выше)**

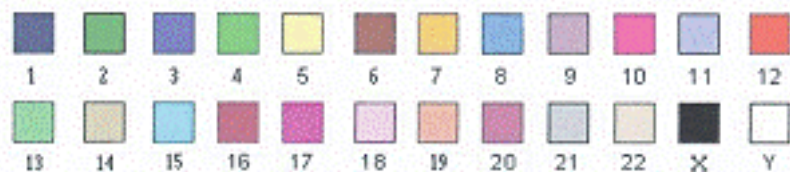
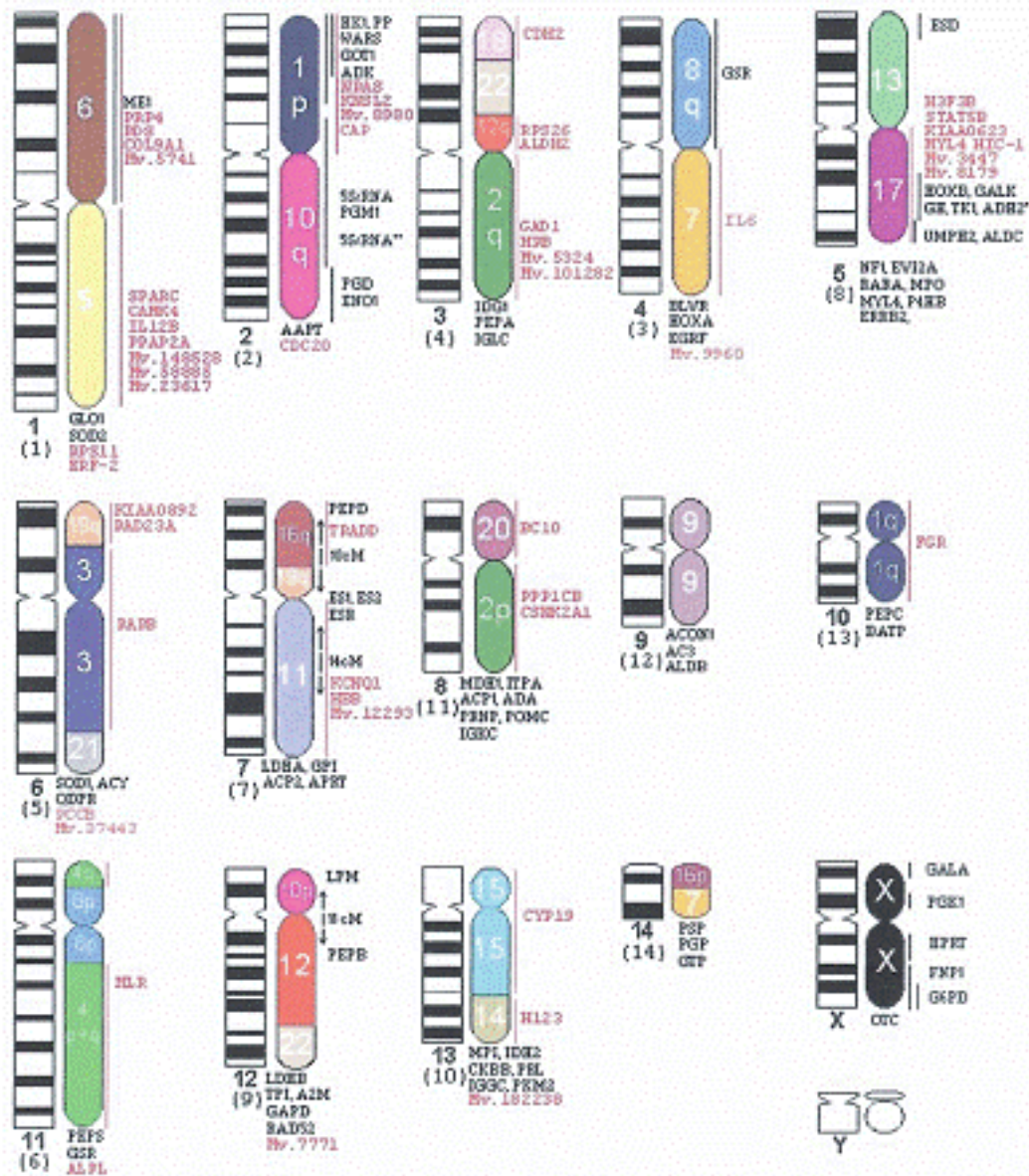
У гетерогаметного мужского пола человека кроссинговер не исключен, но его интенсивность по всему геному снижена примерно вдвое по сравнению с женским полом. Из этого в частности следует, что общая длина рекомбинационной генетической карты у мужчины (2809 сМ – в среднем 56 хиазм) оказывается вдвое меньше, 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.







**Цитологическая карта** – схема взаимного расположения участков хромосом, соответствующих определенным генам. Цитологический метод позволяет определить, правильно ли установлены последовательности генов на хромосоме. Построение цитологических карт осуществляют несколькими способами:



## **Факторы, влияющие на частоту кроссинговера**

- 1. Структурная организация хромосом.**
- 2. Частота кроссинговера может быть различной у гетерогаметного пола. Это отмечено для мышей и кур. У мышей частота кроссинговера снижена у самцов, а у кур – у самок.**

**У дрозофилы и тутового шелкопряда, наоборот, кроссинговер имеет место только у гомогаметного пола, а у гетерогаметного (самцов дрозофилы и самок тутового шелкопряда) мейотический кроссинговер отсутствует как в половых хромосомах, так и в аутосомах.**

**3. На частоту кроссинговера влияет также структура хромосом.**

**4. На частоту кроссинговера влияет также функциональное состояние организма, например, возраст самки – у молодых особей она выше, у старых – ниже.**

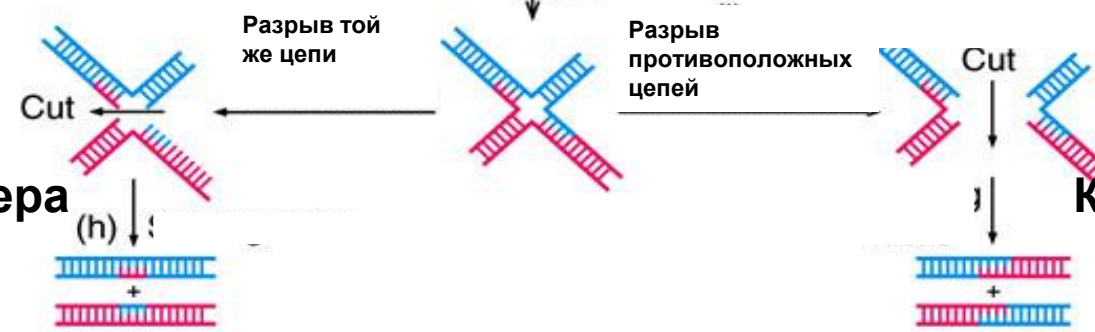
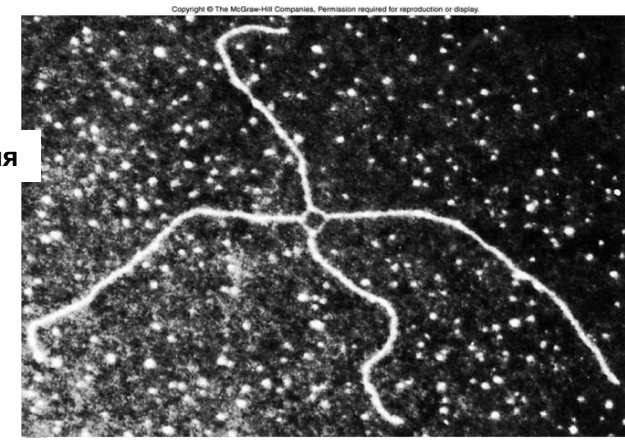
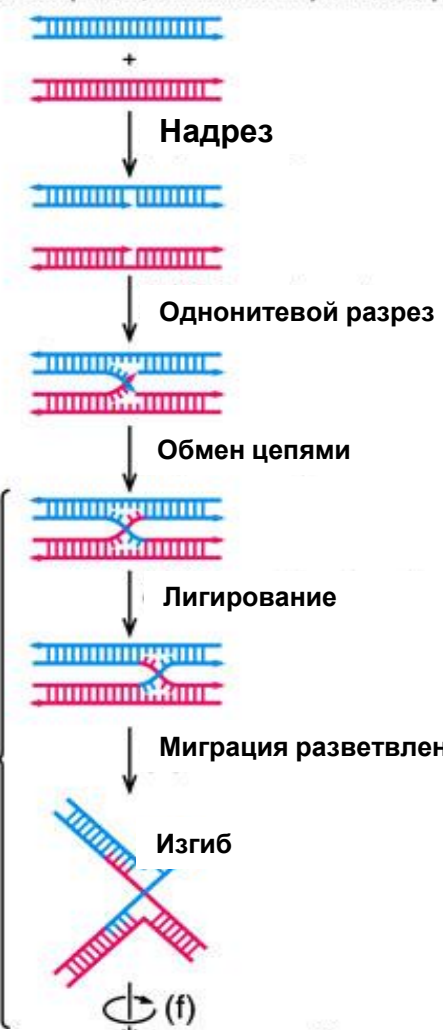
**5. Значительно влияние факторов внешней среды:  $\gamma$  – излучение, УФ–свет, рентгеновские лучи повышают частоту кроссинговера, вызывая разрывы ДНК. Химические соединения (являющиеся мутагенами) также повышают частоту кроссинговера.**

# **Молекулярные механизмы кроссинговера**



# Модель Холлидея (1964)

Hill Companies, Permission required for reproduction or display.



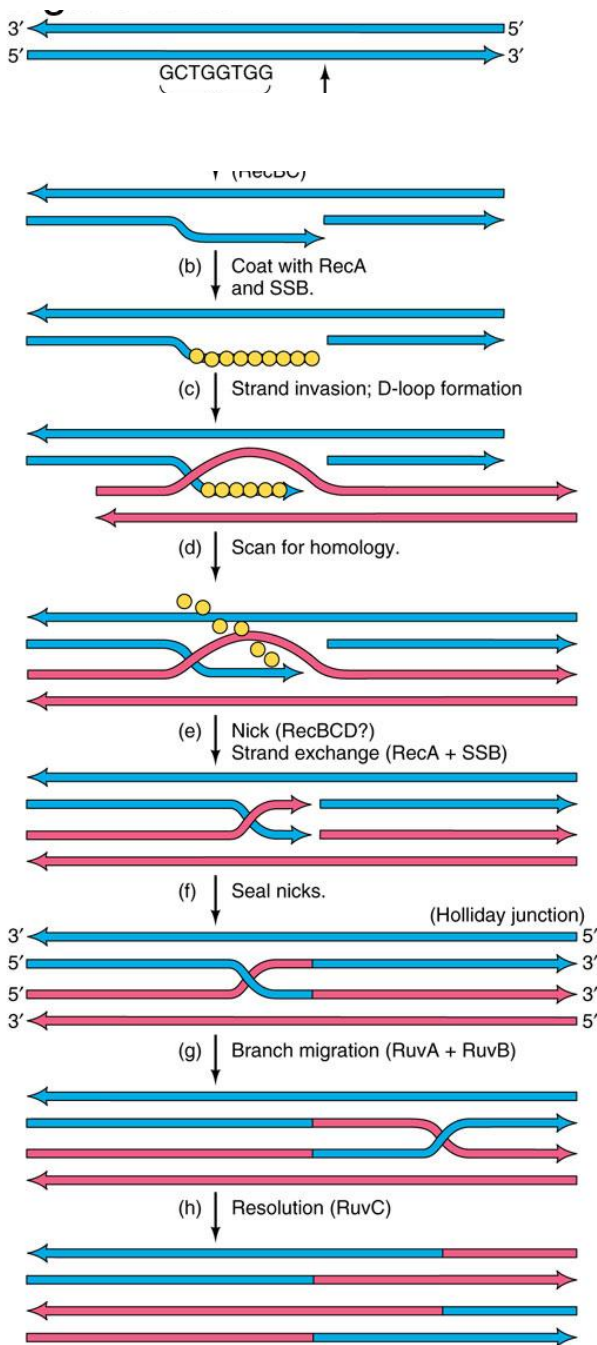
Без кроссинговера

Кроссинговер

Copyright © The McGraw-Hill Companies, Permission required for reproduction or display.

# Рекомбинация в клетках *E. coli*

## RecBCD путь



RecBCD комплекс расплетает ДНК и вносит однонитевой разрыв рядом с 3' концом  $\chi$  сайта (5'-GCTGGTGG-3'). Такие сайты встречаются в среднем 1 раз на 5000 пн.

Фрагмент однонитевой ДНК покрывается RecA белком, что обеспечивает его внедрение в гомологичный дуплекс.

В D петлю вносится разрыв (предположительно комплексом RecBCD).

В результате происходит реципрокный обмен комплементарными цепями. После лигирования концов возникает типичная структура Холлидэя.

Белки RuvA и RuvB (оба обладающие хеликазной и АТФазной активностями) обеспечивают миграцию ветвей.

Ruv C вносит разрывы в структуру Холлидэя, приводя к высвобождению двух молекул двунитевой ДНК.