

## § 32. Взаимодействие аллельных генов. Анализирующее скрещивание

**Взаимодействие аллельных генов.** Вы знаете, что гены, контролирующие альтернативные формы проявления определенного признака, называются аллельными. Известно несколько типов взаимодействия аллельных генов.

**Полное доминирование** — взаимодействие, при котором доминантный аллель полностью подавляет проявление рецессивного аллеля. Вследствие этого доминантный признак проявляется как у гомозигот  $AA$ , так и у гетерозигот  $Aa$ . Полное доминирование — наиболее распространенный тип взаимодействия аллельных генов. Например, у гороха желтый цвет семян полностью доминирует над зеленым, а гладкая поверхность — над морщинистой. У человека карий цвет глаз полностью доминирует над голубым, резус-положительность — над резус-отрицательностью, праворукость — над леворукостью, шестипалость — над пятипалостью (нормальным количеством пальцев рук) и т. п.

Некоторые аллельные гены взаимодействуют по типу **неполного доминирования**. В этом случае доминантный признак проявляется только при наличии двух доминантных аллелей в генотипе ( $AA$ ). Если же организм гетерозиготен ( $Aa$ ), т. е. имеет лишь один доминантный аллель, в фенотипе проявляется признак, *промежуточный* между доминантным и рецессивным.

Неполное доминирование наблюдается, например, при наследовании окраски плодов<sup>1</sup> земляники. У этого растения гомозиготные особи имеют либо красные ( $AA$ ), либо белые ( $aa$ ) плоды (рис. 73). Если скрестить такие

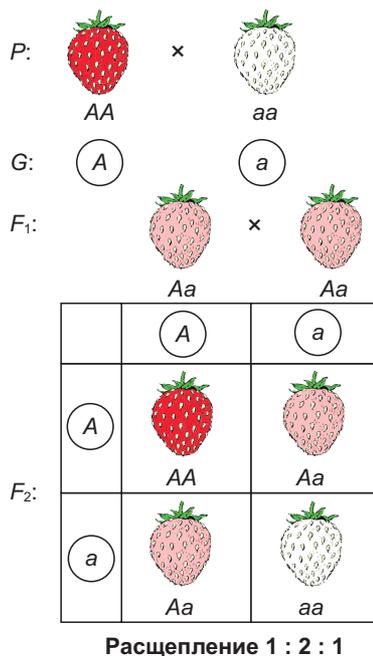


Рис. 73. Неполное доминирование на примере наследования окраски плодов земляники

<sup>1</sup> Из курса биологии 7-го класса вам известно, что мелкие плодики земляники, развившиеся из завязей, находятся на поверхности разросшегося цветоложа. Оно не является настоящим плодом, но здесь для упрощения условимся называть эту структуру плодом.

растения, у всех гибридов первого поколения проявится промежуточный признак — розовая окраска плодов.

При неполном доминировании признак гетерозиготных особей отличается от признаков обеих гомозигот. Из-за этого во втором поколении наблюдается расщепление по фенотипу не 3 : 1, как при полном доминировании, а 1 : 2 : 1. Таким образом, в случае неполного доминирования расщепление по фенотипу совпадает с расщеплением по генотипу. В нашем примере одна часть гибридов второго поколения наследует красный цвет плодов (AA), две части — розовый (Aa) и одна часть — белый (aa).

Следует отметить, что при неполном доминировании понятия «доминантный ген (признак)» и «рецессивный ген (признак)» являются условными. Их можно использовать исключительно ради удобства. Так, для рассмотренного выше примера можно сказать, что у земляники красная окраска плодов не полностью доминирует над белой, либо наоборот — белая не полностью доминирует над красной.

По типу неполного доминирования наследуются и другие признаки живых организмов. Некоторые из них представлены в таблице 15 (не для запоминания).

Таблица 15. Некоторые признаки, при наследовании которых наблюдается неполное доминирование

Организм	Признаки гомозигот	Признак гетерозигот (промежуточный)
Человек	Курчавые или прямые волосы	Волнистые волосы
Курица	Черное или белое оперение	Серое оперение
Редис	Длинные или круглые корнеплоды	Овальные корнеплоды
Ночная красавица (растение)	Красные или белые цветки	Розовые цветки

Еще одним типом взаимодействия аллельных генов является **кодоминирование**. В случае кодоминирования у гетерозиготных особей полностью проявляются оба аллельных гена. Классическим примером кодоминирования является взаимодействие генов у человека с кровью четвертой группы (по системе АВО).

Группы крови 0, А, В и АВ определяются геном *I*. Известны три разновидности этого гена:  $I^A$ ,  $I^B$ ,  $I^0$ . Аллельные гены  $I^A$  и  $I^B$  полностью доминируют над  $I^0$ , а между собой взаимодействуют по типу кодоминирования.

Ген  $I^A$  обуславливает наличие на мембранах эритроцитов антигена А, ген  $I^B$  определяет наличие другого антигена — В. Следовательно, у людей с генотипами  $I^A I^A$  и  $I^A I^0$  эритроциты несут только антиген А — это кровь *второй* (А) группы. У людей с генотипами  $I^B I^B$  и  $I^B I^0$  красные кровяные клетки содержат только антиген В — это кровь *третьей* (В) группы. Человек с генотипом  $I^0 I^0$  имеет кровь *первой* (0) группы — на поверхности его эритроцитов отсутствуют антигены А и В.

У гетерозигот с генотипом  $I^A I^B$  гены  $I^A$  и  $I^B$  не подавляют проявление друг друга, а кодоминируют. Каждый из них в полной мере выполняет свою функцию, поэтому эритроциты содержат оба антигена (А и В). В результате этого возникает качественно новый признак — кровь *четвертой* группы.

**Множественный аллелизм.** Окраска семян гороха, наследование которой изучал Г. Мендель, определяется двумя аллелями — доминантным и рецессивным. Однако многие гены представлены не двумя, а большим числом аллелей. Например, ген, определяющий у человека группы крови (по системе АВ0), как уже отмечалось, существует в трех формах —  $I^A$ ,  $I^B$ ,  $I^0$ .

Явление существования гена более чем в двух аллельных формах называется **множественным аллелизмом**. При этом у любого организма, соматические клетки которого содержат диплоидный набор хромосом, имеется не более двух аллелей каждого гена.

Множественные аллели нередко образуют серии, в которой каждый предыдущий аллель доминантен по отношению к последующим. Так, ген, определяющий цвет шерсти кролика, представлен несколькими аллельными формами (рис. 74). При этом аллель  $C$ , обуславливающий черную окраску, доминирует над аллелями шиншилловой ( $c^{ch}$ ), гималайской ( $c^h$ ) и белой ( $c^a$ ) окраски. Ген, контролирующий шиншилловую окраску, доминирует над генами, определяющими гималайскую и белую. И наконец,

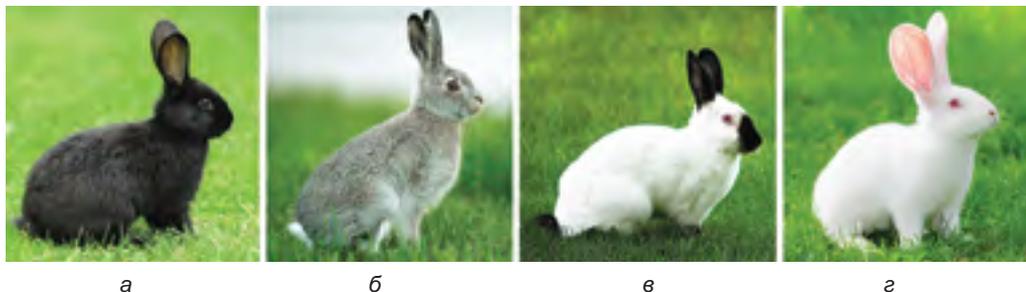


Рис. 74. Окраска шерсти кроликов:  
а — черная; б — шиншилловая; в — гималайская; г — белая



аллель  $c^h$  доминантен по отношению к аллелю  $c^a$ . Это можно выразить в виде:  $C > c^{ch} > c^h > c^a$ . Подобным образом взаимодействуют гены, контролирующие окраску глаз у плодовой мушки дрозофилы (красная > коралловая > вишневая > абрикосовая и т. д. до белой), форму белых пятен на листьях клевера ползучего и др.

**Анализирующее скрещивание.** При полном доминировании одного аллеля над другим организмы, имеющие доминантный фенотип, могут иметь разные генотипы —  $AA$  или  $Aa$ . Как определить генотип особи, обладающей доминантным признаком? Это можно сделать по результатам скрещивания исследуемой особи с рецессивной гомозиготой ( $aa$ ). Такое скрещивание называется **анализирующим**.

Например, у томатов ген, который определяет появление круглых плодов, полностью доминирует над геном, обуславливающим грушевидную форму. Допустим, что нужно установить генотип растения с круглыми плодами. Введем обозначения соответствующих генов:  $A$  — круглые плоды,  $a$  — грушевидные. Исследуемое растение может иметь генотип  $AA$  либо  $Aa$ . В этом случае записывают *фенотипический радикал* — ту часть генотипа, которая определяет фенотип организма. В нашем случае фенотипический радикал следует записать в виде  $A-$ .

Скрестим исследуемую особь с рецессивной гомозиготой, т. е. с растением, имеющим грушевидные плоды:

$$P: \underset{\text{круглые}}{A-} \times \underset{\text{грушевидные}}{aa}$$

Рассмотрим два варианта анализирующего скрещивания (рис. 75), используя два возможных генотипа исследуемого растения ( $AA$  и  $Aa$ ). Потомство, полученное при анализирующем скрещивании, принято обозначать как  $F_a$ . Обратите внимание, что в первом случае в потомстве наблюдается единообразие гибридов, а во втором — расщепление  $1 : 1$ .

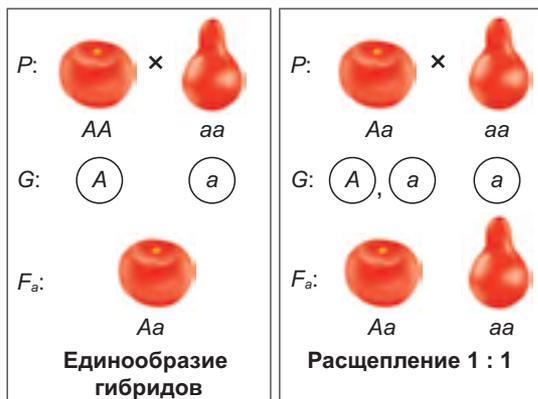


Рис. 75. Анализирующее скрещивание

что в первом случае в потомстве наблюдается единообразие гибридов, а во втором — расщепление  $1 : 1$ .

Итак, если потомство, полученное при анализирующем скрещивании, *единообразно* по доминантному признаку, то анализируемая особь является гомозиготной ( $AA$ ). Если же в потомстве наблюдается *расщепление*, исследуемый организм является гетерозиготным ( $Aa$ ).

Следовательно, **анализирующее скрещивание** — это скрещивание особи, имеющей доминантный фенотип, с гомозиготной рецессивной особью для выявления генотипа анализируемой особи.

На примере анализирующего скрещивания вы убедились, что на основании признаков полученного потомства можно устанавливать генотипы родительских форм. В ряде случаев результаты проведенных скрещиваний позволяют также определить тип взаимодействия генов, особенности их фенотипического проявления и т. д. (табл. 16).

Таблица 16. Выводы, которые можно сделать на основании результатов моногибридного скрещивания

Явление, наблюдаемое в потомстве	Информация о родительских особях и особенностях взаимодействия генов
Единообразие гибридов по доминантному признаку	Родители — гомозиготы, например $AA \times aa$ , полное доминирование
Единообразие гибридов по промежуточному признаку	Родители — гомозиготы, например $AA \times aa$ , неполное доминирование
Расщепление 3 : 1	Родители — гетерозиготы, например $Aa \times Aa$ , полное доминирование
Расщепление 1 : 2 : 1 (50 % потомков с промежуточным признаком)	Родители — гетерозиготы, например $Aa \times Aa$ , неполное доминирование
Расщепление 1 : 1	Один из родителей гетерозиготен, другой гомозиготен, например $Aa \times aa$ (при неполном доминировании также $Aa \times AA$ )



Основными типами взаимодействия аллельных генов являются полное доминирование, неполное доминирование и кодоминирование. При полном доминировании доминантный аллель полностью подавляет проявление рецессивного, из-за чего гетерозиготы обладают доминантным признаком. В случае неполного доминирования у гетерозигот проявляется признак, промежуточный между доминантным и рецессивным. При кодоминировании аллельные гены равноценно участвуют в формировании качественно нового признака у гетерозиготной особи. Существование гена более чем в двух аллельных формах называют множественным аллелизмом. Анализирующее скрещивание — это скрещивание особи, имеющей доминантный фенотип, с гомозиготной рецессивной особью. По результатам анализирующего скрещивания можно установить генотип анализируемой особи.



1. Какие типы взаимодействия аллельных генов вам известны?
2. Чем полное доминирование отличается от неполного? Приведите примеры.
3. Допустим, что у определенного вида растений широкие листья доминируют над узкими. Скрестили два гетерозиготных растения. Потомство с какими фенотипами и в каком соотношении следует ожидать, если гены, контролирующие ширину листьев, взаимодействуют по типу полного доминирования? По типу неполного доминирования?
4. Что такое кодоминирование? Какой тип взаимодействия наблюдается между генами  $I^B$  и  $I^O$ , определяющими группу крови человека? Между генами  $I^A$  и  $I^B$ ?
5. Какое явление называют множественным аллелизмом? Может ли у конкретного человека быть три разных аллеля, определяющих группу крови (по системе ABO)? Почему?
6. Что представляет собой анализирующее скрещивание? Как по результатам анализирующего скрещивания можно установить генотип особи, обладающей доминантным фенотипом?
- 7\*. У Ивана и Марии четверо детей. Все они имеют разные группы крови: I, II, III и IV. Определите группы крови и генотипы Ивана и Марии.
- 8\*. Окраска оперения у кур наследуется по типу неполного доминирования (черное оперение доминирует над белым, промежуточный признак — серое оперение). Серых кур скрестили с серыми петухами. Известно, что еще до оплодотворения погибает 70 % гамет, несущих рецессивный аллель, и 30 % гамет, несущих доминантный аллель. Определите процентное соотношение потомков со всеми возможными фенотипами.

## § 33. Дигибридное скрещивание. Третий закон Менделя

**Дигибридное скрещивание. Закон независимого наследования признаков.** Скрещивание, при котором родительские особи различаются по двум парам альтернативных признаков, называют **дигибридным**. Если родители отличаются по многим парам альтернативных признаков, скрещивание называется **полигибридным**.

Установив закономерности наследования отдельных пар альтернативных признаков с помощью моногибридного скрещивания, Г. Мендель приступил к опытам по дигибриднему скрещиванию. Он провел серию экспериментов, в которых подвергал гибридизации чистые линии гороха, отличающиеся по двум парам признаков. Так, в одном из опытов родительские особи различались по окраске семян и форме их поверхности (рис. 76). Одни растения имели желтые гладкие семена, другие — зеленые морщинистые. В первом поколении наблюдалось единообразие гибридов — все они имели желтые гладкие семена. Значит, у гороха желтая окраска полностью доминирует над зеленой, а гладкая поверхность — над морщинистой.

Путем самоопыления гибридов первого поколения Г. Мендель получил второе поколение. В соответствии с законом расщепления у гибридов  $F_2$  проявились не только доминантные, но и рецессивные признаки. При этом