



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

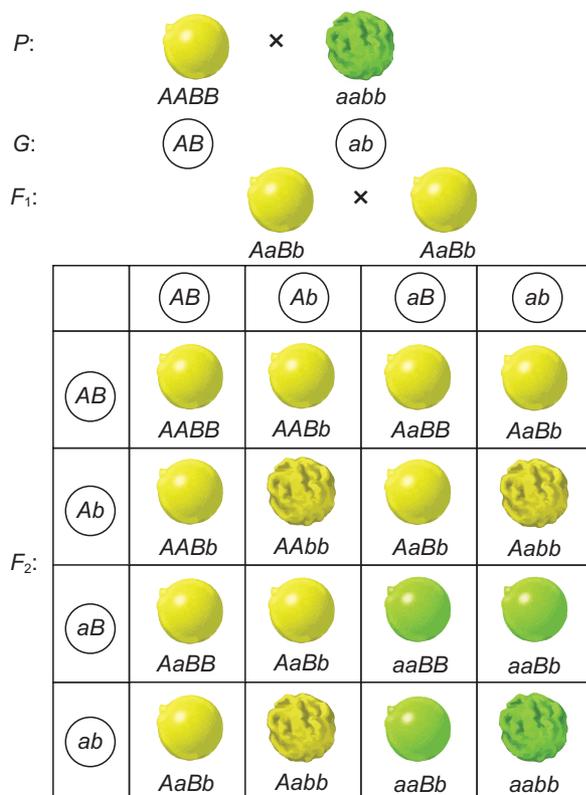


Рис. 76. Дигибридное скрещивание растений гороха, отличающихся цветом и поверхностью семян (А — желтые, а — зеленые, В — гладкие, b — морщинистые)

наблюдались все возможные сочетания признаков семян: желтые гладкие, желтые морщинистые, зеленые гладкие и зеленые морщинистые в соотношении **9 : 3 : 3 : 1**.

Таким образом, было получено потомство четырех фенотипических классов: доминантные по обоим признакам —  $\frac{9}{16}$ ; доминантные по первому признаку и рецессивные по второму —  $\frac{3}{16}$ , рецессивные по первому и доминантные по второму —  $\frac{3}{16}$ , рецессивные по обоим признакам —  $\frac{1}{16}$  часть.

Проанализируем наследование каждой пары альтернативных признаков в отдельности. Желтый цвет имели 12 частей семян, зеленый — 4 части. Следовательно, расщепление по окраске семян составляет 3 : 1, как и при моногибридном скрещивании. Такая же картина наблюдается и при анализе расщепления по форме поверхности семян — 12 гладких

и 4 морщинистых, т. е. 3 : 1. Это говорит о том, что при дигибридном скрещивании расщепление по каждой паре альтернативных признаков происходит *независимо*. Значит, дигибридное скрещивание, по сути, представляет собой два независимых моногибридных.

В последующих опытах Г. Мендель установил, что независимое наследование признаков наблюдается и при полигибридном скрещивании. Данная закономерность была названа **законом независимого наследования признаков** или **третьим законом Менделя**. Этот закон звучит следующим образом: **при скрещивании особей, различающихся по двум и более парам альтернативных признаков, гены и соответствующие им признаки наследуются независимо и комбинируются во всех возможных сочетаниях.**

**Цитологические основы закона независимого наследования признаков.** В рассмотренном эксперименте Г. Мендель изучал наследование двух пар альтернативных признаков. Очевидно, что цвет семян и форма их поверхности определяются двумя разными парами генов. Обозначим аллель желтой окраски  $A$ , зеленой —  $a$ , гладкой формы —  $B$ , морщинистой —  $b$ .

Гены, контролирующие разные пары признаков (т. е. неальтернативные признаки), называются **неаллельными**. Они располагаются **в разных парах хромосом** или **в разных участках (локусах) гомологичных хромосом**. В данном случае гены, определяющие окраску ( $A$  и  $a$ ), неаллельны по отношению к генам, обуславливающим форму поверхности семян ( $B$  и  $b$ ). Предположим, что эти пары аллелей находятся в негомологичных хромосомах, т. е. в разных парах хромосом.

Родительские растения имеют генотипы  $AABB$  и  $aabb$ . Организмы, гомозиготные по двум парам генов, называются *дигомозиготами*. В гаметы попадает *по одному гену из каждой пары*. Значит, у дигомозиготных родителей формируется лишь один тип гамет: у одного —  $AB$ , у другого —  $ab$ . В результате оплодотворения развивается первое поколение гибридов. Все они имеют желтые гладкие семена, что обусловлено генотипом  $AaBb$ . Особи, гетерозиготные по двум парам генов, называются *дигетерозиготами*. Сколько типов гамет образуют дигетерозиготные особи?

Вам известно, что в анафазе I мейоза гомологичные хромосомы растягиваются к разным полюсам клетки. При этом расхождение каждой пары хромосом происходит независимо от других пар. Негомологичные хромосомы расходятся к полюсам случайным образом, образуя различные комбинации (рис. 77). Следовательно, ген  $A$  может оказаться в одной половой клетке с геном  $B$  или с геном  $b$ . Точно так же ген  $a$  может попасть в одну гамету с геном  $B$  либо с геном  $b$ . Вследствие этого дигетерозиготные особи образуют четыре типа гамет:  $AB$ ,  $Ab$ ,  $aB$ ,  $ab$  в равном соотношении — по 25 %.

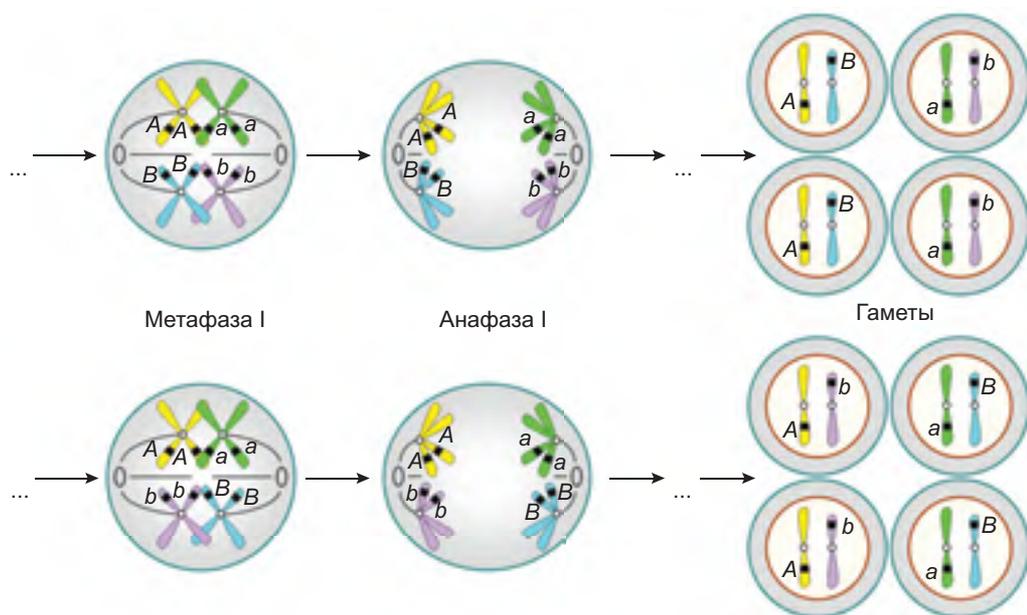


Рис. 77. Схема независимого расхождения гомологичных хромосом и образования гамет у дигетерозиготной особи

Случайное слияние половых клеток при оплодотворении ведет к образованию различных типов зигот, а значит, и потомков. Используя фенотипические радикалы, расщепление по фенотипу во втором гибридном поколении (при условии, что аллели каждой пары взаимодействуют по типу полного доминирования) можно записать в виде:

$$9A-B- : 3A-bb : 3aaB- : 1aabb.$$

Таким образом, в основе независимого наследования лежит:

1) случайное расхождение негомологичных хромосом в анафазе I мейоза, которое приводит к образованию гамет с различными комбинациями генов;

2) случайное слияние гамет при оплодотворении, что обуславливает формирование разных типов зигот.

Доказать, что у дигетерозиготной особи образуются половые клетки четырех типов, причем в равном соотношении, можно с помощью анализирующего скрещивания. Для этого дигетерозиготный горох, имеющий желтые гладкие семена, скрестим с рецессивной дигомозиготой. В потомстве

будет наблюдаться четыре фенотипических (и генотипических) класса в соотношении  $1 : 1 : 1 : 1$ , т. е. по 25 %. Это свидетельствует о равновероятном формировании четырех типов гамет у анализируемого родителя.

$F_1$ :	♀ $AaBb$ желтые гладкие	×	♂ $aabb$ зеленые морщинистые
$G$ :	$AB$ , $Ab$ , $aB$ , $ab$		$ab$
$F_2$ :	$AaBb$ желтые гладкие	$Aabb$ желтые морщинистые	$aaBb$ зеленые гладкие
			$aabb$ зеленые морщинистые



Гены, контролирующие развитие различных (неальтернативных) признаков, называются неаллельными. Они могут располагаться в разных парах хромосом (в негомологичных хромосомах) либо в разных локусах гомологичных хромосом. Если неаллельные гены находятся в негомологичных хромосомах, то в ходе мейоза гены каждой пары случайным образом, независимо от других пар, распределяются между гаметами. Это ведет к формированию половых клеток с разными сочетаниями генов. Случайное слияние гамет при оплодотворении приводит к образованию разных типов зигот. Эти явления лежат в основе независимого наследования признаков, которое наблюдал Г. Мендель в опытах по дигибридному и полигибридному скрещиванию. Он установил, что при скрещивании особей, различающихся по двум и более парам альтернативных признаков, гены и соответствующие им признаки наследуются независимо и комбинируются во всех возможных сочетаниях. Эта закономерность названа законом независимого наследования признаков или третьим законом Менделя.



1. Что представляет собой дигибридное скрещивание? Полигибридное?
2. В чем заключается суть закона независимого наследования? Какие цитологические основы обуславливают независимое наследование генов и соответствующих им признаков?
3. Какое расщепление по генотипу и по фенотипу будет наблюдаться в потомстве, если дигетерозиготную особь подвергнуть анализирующему скрещиванию? Какое расщепление по фенотипу наблюдается в результате скрещивания дигетерозигот между собой?
4. Выпишите все типы гамет, которые образуют особи с генотипами:  $AAbb$ ,  $AaBb$ ,  $aaBb$ ,  $AaBbDd$ .

5\*. Окраска цветков ночной красавицы наследуется по типу неполного доминирования (красные цветки доминируют над белыми, у гетерозигот цветки розовые), а высокий стебель полностью доминирует над карликовым. Скрещивают два дигетерозиготных растения. Сколько процентов растений первого поколения унаследуют: а) карликовый стебель и розовые цветки; б) высокий стебель и красные цветки; в) карликовый стебель и белые цветки; г) высокий стебель и розовые цветки?

6\*. У человека темный цвет волос полностью доминирует над светлым, а нормальный слух — над врожденной глухотой. У светловолосого мужчины, глухого с рождения, есть темноволосый сын с нормальным слухом и дочь со светлыми волосами, у которой проявилась наследственная глухота. Установите генотип матери этих детей. Какова вероятность рождения в этой семье ребенка с фенотипом матери?



§ 33-1

## § 34. Хромосомная теория наследственности

Как уже отмечалось, Г. Мендель, установивший важнейшие закономерности наследования, выдвинул предположение о существовании особых наследственных факторов, контролирующих признаки живых организмов. Однако материальная природа этих факторов, впоследствии названных генами, долгое время оставалась невыясненной. Лишь в начале XX в., после переоткрытия законов Г. Менделя, цитологи обратили внимание на связь гипотетических наследственных факторов с поведением хромосом при мейозе и оплодотворении. В 1902—1903 гг. немецкий эмбриолог Т. Бовери и американский цитолог У. Саттон (фамилии приведены не для запоминания) независимо друг от друга пришли к выводу, что именно хромосомы и являются носителями менделевских факторов. Однако ученые не смогли предоставить четких доказательств своей правоты, поэтому их предположение в течение нескольких лет так и оставалось «хромосомной гипотезой».

*Хромосомная теория наследственности. Сцепленное наследование.* Убедительные доказательства того, что гены располагаются в хромосомах, были получены в 1910 г. американским генетиком, будущим лауреатом Нобелевской премии (1933 г.) Т. Морганом. Многочисленные эксперименты Моргана и его сотрудников привели к ряду важнейших открытий, которые легли в основу **хромосомной теории наследственности**. Одно из положений этой теории можно сформулировать следующим образом: **гены расположены в хромосомах в линейном порядке и занимают определенные участки — локусы, причем аллельные гены находятся в одинаковых локусах гомологичных хромосом.**

Закон независимого наследования (третий закон Менделя) справедлив только в том случае, если неаллельные гены находятся в разных парах хромосом. Однако количество генов у живых организмов значительно