

krydsningsskema. Denne gang viser krydsningsskemaet det teoretiske udspaltningsforhold af krydsning mellem to dobbelte heterozygoter i  $F_1$ -generationen, se figur 20.

Det ses at  $9/16$  teoretisk set bliver gule og runde,  $3/16$  bliver gule og rynkede,  $3/16$  bliver grønne og runde,  $1/16$  bliver grønne og rynkede, altså har vi et udspaltningsforhold på  $9 : 3 : 3 : 1$ .

Genotyperne for de fire fænotyper kan skrives mere generelt således: gul/rund G-R-, gul/rynket G-rr-, grøn/rund ggR-, grøn/rynket ggrr. Det giver mindre skrivarbejde når man selv skal opstille krydsningsskemaer.

Hvis man ser på resultaterne i  $F_2$ -generationen på figur 19, så er de ganske tæt på de teoretisk forventede  $9 : 3 : 3 : 1$ , og de bekræfter derfor Mendels supplerende hypotese. Vi kan altså konkludere:

- Gener for forskellige egenskaber fordeles uafhængigt af hinanden i kønscellerne (hvorfor Mendels 1. lov stadig gælder for den enkelte egenskab).

Dette kaldes Mendels 2. lov.

















Man kan ud fra krydsninger der følger Mendels 1. og 2. lov lave en matematisk generalisation:

Hvis man følger  $x$  antal egenskabers nedarvning hvor den ene allel dominerer over den anden, vil man altid få  $2^x$  antal fænotyper. Hvordan ville et krydsningsskema for tre egenskabers nedarvning så se ud?

Siden hen har det vist sig at egenskaber man følger ikke altid nedarves uafhængigt af hinanden. Det betyder at Mendels 2. lov ikke altid er gyldig. Det vil blive uddybet i næste kapitel.

Hvis man selv laver krydsningsforsøg med ærter, bygfrø, mus, kaniner m.m., så kan man undersøge om resultaterne følger

### $F_2$ -generationen

♀ \ ♂	GR	Gr	gR	gr
GR	GRRR 	GGRr 	GgRR 	GgRr 
Gr	GGRr 	GGrr 	GgRr 	Ggrr 
gR	GgRR 	GgRr 	ggRR 	ggRr 
gr	GgRr 	Ggrr 	ggRr 	ggrr 

Figur 20. Genotyper og fænotyper i  $F_2$ -generationen efter  $F_1$ -krydsning mellem dobbelte heterozygoter.

de Mendelske love ved at lave en  $\chi^2$ -test (chi-i-anden test). Denne matematiske test beregner afvigelsen af resultaterne fra de teoretisk forventede, og man vurderer, afhængigt af forsøgsmaterialets størrelse, om afvigelsen er lille nok til at man accepterer de Mendelske love som forklaringsmodel for de opnåede resultater. Testen kan let laves ved hjælp af grafregner, elektronisk regneark eller lignende der har funktionen indlagt.

### Epistasi

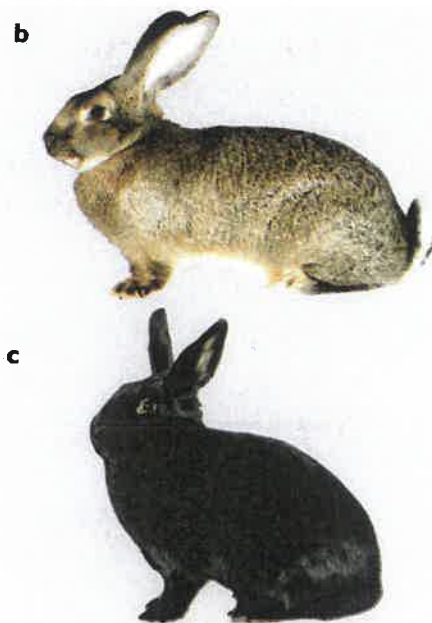
I andre tilfælde end hos ærter har det vist sig at hvis to egenskabers nedarvning følges, så giver udspaltningen i  $F_2$  nogen gange færre end fire fænotyper. Det gælder i tilfælde hvor de to egenskaber har indflydelse på det samme, fx pelsfarven hos dyr. Den normale pelsfarve hos mange pattedyr, vildtypefarven, kaldes agouti. Det er en pelsfarve hvor hvert enkelt hår er sort med et gulligt bånd midt på hvilket får pelsen til at fremstå meleret i en gråbrun nuance. Agouti-pelsfarven nedarves som en dominant allel A, og A står for agouti.

Den modsvarende recessive allel *a* giver sort pels, og *a* står for sort, se figur 21.

Men at der overhovedet udvikles farvet pels, styres af et andet genpar. Her bevirker tilstedeværelse af den dominerende allel *F* at der dannes farve i pelsen, *F* står for farvet pels, mens den recessive allel er et albino-gen, *f* står for albino. Det betyder at dyrets pels med genotypen *ff* bliver farveløs (hvid) også selv om det har to *A/a*-alleler med egenskaber for agouti og/eller sort, se figur 22.



Figur 21.  
a. Agoutihår og sort hår.  
b. Kanin med agoutipels.  
c. Kanin med sort pels.  
Fotos: John Guldholt.



Det fænomen at ét genpars fænotype kan dække over et andet genpars fænotype, kaldes *epistasi*. Epistasi betyder egentlig står ovenpå. I tilfældet her med pelsfarve giver epistasi kun mulighed for tre fænotyper, nemlig agouti, sort eller hvid pelsfarve. Figur 23 viser det ændrede udspaltningforhold. Gælder de Mendelske love stadig?

Albinogenet er langt mere udbredt hos mus og kaniner end hos mennesket. Det skyldes især at vi mennesker i avlsarbejdet med de pågældende dyr har selekteret denne egenskab. Dyrets pels beskytter stadig huden mod solens ultraviolette stråler, hvorfor en hvid pelsfarve ikke af den grund giver en dårligere overlevelse i naturen. Til gengæld må man sige at et dyr med hvid pels i de fleste tilfælde er meget dårligt kamufleret i naturen hvilket nok aldrig vil gøre genet voldsomt udbredt i dyrenes naturlige miljø.

Farvegenet *F* og albinogenet *f* er i virkeligheden blot to allele gener i en serie af multiple alleler. Der findes også en allel *f<sup>ch</sup>* der står for chinchilla. Det er en lys grålig farve opkaldt efter den lille sydamerikanske gnaver af samme navn, se figur 24a. Desuden er der en allel *f<sup>h</sup>* der står for himalayan. Himalayan er en albino-pelstype med sorte ekstremiteter som er kendetegnende for kaninracerne 'russer' og 'californian', se figur 24b. *F*-genet dominerer over *f<sup>ch</sup>*, *f<sup>h</sup>* og *f*. *f<sup>ch</sup>* dominerer over *f<sup>h</sup>* og *f*. *f<sup>h</sup>* dominerer over *f*.

Den ovenfor beskrevne epistasi til *A/a*-allelerne viser sig at gælde for alle de *F/f*-genotyper hvor allelen *F* ikke er repræsenteret. Det vil sige genotyper der giver pelsfarven albino (*ff*), himalayan (*f<sup>h</sup>f<sup>h</sup>*, *f<sup>h</sup>f*) eller chinchilla (*f<sup>ch</sup>f<sup>ch</sup>*, *f<sup>ch</sup>f<sup>h</sup>*, *f<sup>ch</sup>f*). Hvis kaminen har en af disse genotyper, har dens *A/a*-alleler slet ingen betydning for pelsens

Figur 22. Albinokanin.  
Foto: John Guldholt.



farve. Sammenhængen mellem genotyper og fænotyper (pelsfarver) er vist i figur 25.

















Den molekylære baggrund for de nævnte pelsfarvegener og epistasifænomenet vil blive gennemgået i kapitlet Genetik på molekylært niveau.

## Andre påvirkninger

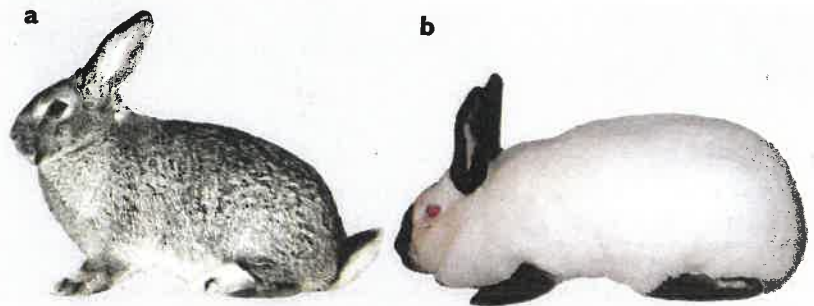
Ikke-allele gener kan også influere på hinanden på anden vis, fx ved at forstærke eller formindske udtrykket af en egenskab. Sådanne gener kaldes ensvirkende gener. Fx skyldes den mørke hudfarve hos negrider samspillet mellem flere ikke-allele gener der hver for sig påvirker hudfarven. Endvidere reguleres aktiviteten af mange gener af ikke-allele gener.

Endelig er det vigtigt at slå fast, at for næsten alle arvelige forhold gælder det at det fænotypiske udtryk altid er under påvirkning af miljøet. Tænk fx på hvordan huden bliver mørkere i sommersonen eller efter besøg i solariet; eller på hvordan håret bleges i solen eller af frisøren.

I dette kapitel har vi beskæftiget os med at forstå arv med de samme forudsætninger som Mendel havde. Det har givet os mulighed for at forstå det overordnede princip i arvelighed, nemlig at det enkelte individ for hver arvelig egenskab har modtaget en allel fra sin far og en allel fra sin mor. Hvilke egenskaber der kommer til udtryk, afhænger af dominansforholdene mellem de allele gener. I hvor høj grad egenskaberne kommer til udtryk afhænger af miljøet samt af om egenskaberne påvirkes af ikke-allele gener. I næste kapitel vil vi bevæge os ned på celleniveau for bl.a. at få en udvidet forståelse af genernes overførsel fra individ til afkom.

♀ \ ♂	FA	Fa	fA	fa
FA	 FFAA	 FFAa	 FfAA	 FfAa
Fa	 FFAa	 FFaa	 FfAa	 Ffaa
fA	 FfAA	 FfAa	 ffAA	 ffAa
fa	 FfAa	 Ffaa	 ffAa	 ffaa

Figur 23. Epistasi hos kaniner. Bemærk det ændrede udspaltningsforhold og kun tre fænotyper.



Figur 24. a. Kanin med chinchillapels. b. Kanin med himalayanpels af racen 'californian'. Fotos: John Guldholt.

Fænotype (pelsfarve)	Genotype
Fuld farve	FF eller Ff <sup>ch</sup> eller Ff <sup>h</sup> eller Ff
Chinchilla	f <sup>ch</sup> f <sup>ch</sup> eller f <sup>ch</sup> f <sup>h</sup> eller f <sup>ch</sup> f
Himalayan	f <sup>h</sup> f <sup>h</sup> eller f <sup>h</sup> f
Albino	ff

Figur 25. Fænotyper og genotyper for kombinationer af de multiple alleler F, f<sup>ch</sup>, f<sup>h</sup> og f. A/a-allelerne har kun betydning hvis F-allelen er til stede. Det skyldes epistasi.