

Лекція 6

ВЗАЄМОДІЯ НЕАЛЕЛЬНИХ ГЕНІВ

1. Поняття взаємодії генів.
2. Комплементарність як додаткова дія генів.
3. Успадкування ознак при епістазі.
4. Полімерія і її види. Поняття трансгресії.
5. Плейотропія та модифікуюча дія генів.

1. Поняття взаємодії генів

ісля відкриття законів Менделя генетика вступила у фазу бурхливого розвитку. Вважали, що кожен ген визначає розвиток однієї ознаки. Але дедалі частіше виявлялись факти, які свідчили

про те, що зв'язок між генами та ознаками значно складніший. В одних випадках виявлялось, що розвиток ознаки є результатом взаємодії двох, трьох і багатьох різних генів; в інших – що той самий ген визначає розвиток не однієї, а кількох ознак. На сучасному етапі з'ясовано — **генотип функціонує як єдина цілісна система взаємодіючих генів**. Розрізняють взаємодію алельних генів (генів однієї алельної пари) і взаємодію неалельних генів (генів різних алельних пар).

Основними формами взаємодії алельних генів є – повне і неповне домінування, наддомінування і кодомінування, а неалельних – компліментарність, епістаз, полімерія, модифікуюча дія генів.

Домінування – переважання в фенотипі гетерозиготного організму одного алеля (домінантного) над іншим (рецесивним) алелем того самого гена.

У випадку повного домінування гомозигота AA і гетерозигота Aa мають однаковий генотип. *Розщеплення F_2 за генотипом – 1:2:1. за фенотипом – 3:1.*

Неповне домінування – взаємодія алельних генів, при якій у гетерозиготного організму домінантний алель не проявляє повністю своєї домінантності і гетерозигота має проміжний характер успадкування. *Розщеплення F_2 за генотипом – 1:2:1. за фенотипом – 1:2:1.*

Прикладом неповного домінування в рослинництві є успадкування кольору квітки нічної красуні (*Mirabilis jalapa*). Вона буває червоно- і білокрітковою. Якщо схрестити між собою ці форми, то всі нащадки, як від прямих так і від зворотних схрещувань, будуть лише рожевокрітковими, а нащадки другої генерації розщеплюються на три групи у співвідношенні 1 з червоними: 2 з рожевими: 1 з білими квітами. Ознаки, які виникають внаслідок неповного домінування нерідко представляють естетичну і матеріальну цінність для людини. Виникає питання: чи можна вивести шляхом відбору, наприклад, сорт нічної красуні з рожевою квіткою? Мабуть ні, тому що ця ознака розвивається лише у гетерозигот і при схрещуванні їх між собою завжди відбувається розщеплення. За типом неповного домінування успадковуються:

Надомінування – взаємодія алельних генів, при якій домінантний алель у гетерозиготному стані проявляється в фенотипі сильніше, ніж у гомозиготному (**Aa > AA**).

Кодомінування – взаємодія алельних генів, при якій один домінантний ген і другий домінантний ген знаходяться в одному генотипі і утворюють одну нову ознаку. Прикладом кодомінування генів є успадкування груп крові у людини (окремо I^A – 2 група, I^B – 3 група; разом: $I^A I^0$ – 1 група, $I^A I^B$ – 4 група крові).

Неалельні гени – це гени, які розміщені в негомолігічних хромосомах чи різних локусах гомолігічних. В процесі онтогенезу гени вступають в складну взаємодію між собою і визначають ланцюг біохімічних реакцій, кінцевим результатом яких є організм. А тому коли

говорять "спадкова ознака" чи "успадкування ознаки", то роблять це з метою досягнення образності, тобто полегшення розуміння законів спадковості. Насправді ж успадковуються не ознаки, а гени. Ознаки – результат дії генів, а тому вони не успадковуються, а реалізуються, тобто проявляються.

Основними формами взаємодії неалельних генів є – **комплементарність, епістаз і полімерія**. Вони переважно видозмінюють класичну формулу розщеплення за фенотипом, встановлену Г.Менделем для дигібридного схрещування (**9:3:3:1**).

1. Комплементарність як додаткова дія генів

Складні ознаки визначаються не одним, а багатьма різними генами, які розміщені в різних негомологічних хромосомах. При цьому кожен з них зокрема може визначати самостійно якусь ознаку, їх взаємодія призводить до виникнення нової ознаки чи зміни старої.

Комплементарна взаємодія або новоутворення – це взаємодія неалельних домінантних генів, при якій утворюється новий варіант ознаки. При цьому нащадки першої генерації не успадковують жоден з фенотипів батьків, а набувають іншого, що пов'язано з доповнюючою дією білків-ферментів домінантних генів.

Вперше таку взаємодію було відкрито у духмяного горошку (*Lathyrus odoratus*), у якого дві білоквіткові форми при схрещуванні утворили пурпурно- квіткових нащадків (рис. 1).

$$P \quad \text{♀} \quad AAbb \times \quad aaBB \quad \text{♂}$$

AaBb

$$F_1$$

гамети	<i>AB</i>	<i>Ab</i>	<i>aB</i>	<i>ab</i>
<i>AB</i>	<i>AABB</i>	<i>AABb</i>	<i>AaBB</i>	<i>AaBb</i>
<i>Ab</i>	<i>AABb</i>	<i>AAbb</i>	<i>AaBb</i>	<i>Aabb</i>
<i>aB</i>	<i>AaBB</i>	<i>AaBb</i>	<i>aaBB</i>	<i>aaBb</i>
<i>ab</i>	<i>AaBb</i>	<i>Aabb</i>	<i>aaBb</i>	<i>aabb</i>

F_2

Рис. 1. Результати успадкування кольору квіток у духмяного горошку (*Lathyrus odoratus*) при комплементарній взаємодії двох пар генів

Всі рослини, в генотипі яких будуть домінантні алелі А та В, матимуть пурпурове забарвлення квітки. Розщеплення за фенотипом буде **9:7**.

Ілюстрацією комплементарності є також успадкування форми плодів гарбуза (*Cucurbita pepo*). Так існують гарбузи сферичної форми різних генотипів *AAbb* і *aaBB*. При їх схрещуванні в F_1 утворюється дископодібна форма *AaBb*. В подальшому схрещуванні їх між собою з'являється окрім вказаних форм ще грушоподібна. При цьому утворюється 9 дископодібних гарбузів з генотипом *A-B-*, 6-сферичних *A-bb* чи *aaB-* та один – грушоподібний *aabb*. Генотип батьківських форм в даному випадку був таким: *AAbb* × *aaBB*.

A_bb – сферична форма; $aaB_$ – сферична форма; A_B – дископодібна; $aabb$ – видовжена форма;

$P \quad \text{♀} \quad AAbb \times aaBB \quad \text{♀}$

$F_1 \quad AaBb$

$F_2 \quad 9 A_B : 3 A_bb : 3 aaB_ : 1 aabb$

фенотип 9 диск. : 6 сферична : 1 видовжена

Отже, генотип у них різний, а фенотип однаковий – сферичні гарбузи. Співвідношення фенотипів **9:6:1** є видозміною співвідношення для дигібридного схрещування (9:3:3:1).

Можуть бути і інші варіанти розщеплення за фенотипом. Зокрема, розщеплення **9:3:4** спостерігається у випадку, якщо домінантний ген, що визначає якусь ознаку, проявляє себе по-різному у присутності домінантного та рецесивного алеля комплементарного гена. Так, у жита при схрещуванні гомозиготних білозерних рослин із жовтозерними гібриди F_1 мають зелене забарвлення зернівок, а у F_2 відбувається розщеплення у співвідношенні 9 зелених : 3 жовтих : 4 білих (рис. 2).

$P \quad \text{♀} \quad AAbb$
жовті
 $\times \quad aaBB \quad \text{♂}$
білі
 $F_1 \quad AaBb$
зелені

гамети	AB	Ab	aB	ab
AB	$AABB$ зелені	$AABb$ зелені	$AaBB$ зелені	$AaBb$ зелені
Ab	$AABb$ зелені	$AAbb$ жовті	$AaBb$ зелені	$Aabb$ жовті
aB	$AaBB$ зелені	$AaBb$ зелені	$aaBB$ білі	$aaBb$ білі
ab	$AaBb$ зелені	$Aabb$ жовті	$aaBb$ білі	$aabb$ білі

F_2

Рис. 2. Результати успадкування забарвлення зернівок у жита

У даному випадку зелене забарвлення зернівок детермінується поєднанням домінантних алелів A і B ; жовте – лише A , а білозерні рослини мають генотипи $aaB_$ та $aabb$, що свідчить про те, що алель B не має власного прояву у фенотипі.

Комплементарно успадковуються й інші господарсько-цінні ознаки рослин. Зокрема, червоне забарвлення зерен у деяких сортів кукурудзи, забарвлення плодів у перцю, томатів (9:3:3:1), вміст ціаніду у листках конюшини (9:7) та ряд інших.

2. Успадкування ознак при епістазі

Епістатична – це така взаємодія, коли алелі одного гена пригнічують дію пари алелів другого гена. Часто зустрічається при успадкуванні кольору. Пригнічуючі гени можуть бути як домінантними, так і рецесивними і носять назву *епістатичних*. Як правило вони позначаються буквами **I** (*ingibition* - затримую, зупиняю) або **S** (*suppression* - подавлювач, зупинка дії) при домінантному стані генів або **i** та **s** при рецесивному. Останні носять назву

гіпостатичних.

Під домінантним епістазом розуміють пригнічування домінантними алелями одного гена алельної пари другого гена. У цьому випадку інгібітор домінантний і в F_2 спостерігається два види розщеплення за фенотипом – 12:3:1 та 13 : 3.

При схрещуванні цибулі (*Allium cepa* L.) з червоними й білими цибулинами в F_1 всі рослини тільки з білими плодами, а в F_2 спостерігається розщеплення: 12/16 – з білими, 3/16 – з червоними, 1/16 – з жовтими цибулинами (рис. 12).

Якщо позначити ген, що визначає червоний колір цибулин, через A , жовтий колір – a , ген-інгібітор – I , його рецесивний алель, який не пригнічує проявлення ознаки – i , то формула розщеплення має такий вигляд:

Р ♀ $AAii$
червоне
× $aaII$ ♂
біле
1F $AaIi$
біле

гамети	AI	Ai	aI	ai
AI	$AAII$ біле	$AAIi$ біле	$AaII$ біле	$AaIi$ біле
Ai	$AAIi$ біле	$AAii$ червоне	$AaIi$ біле	$Aaii$ червоне
aI	$AaII$ біле	$AaIi$ біле	$aaII$ біле	$aaIi$ біле
ai	$AaIi$ біле	$Aaii$ червоне	$aaIi$ біле	$aa ii$ жовте

F_2

12/16 – з білими, 3/16 – з червоними, 1/16 – з жовтими цибулинами Рис. 12. Результати успадкування забарвлення цибулин у цибулі

Співвідношення за фенотипом **12:3:1** зумовлене епістатичною дією гена I на обидва алелі гена A ($I > A$).

При домінантному епістазі розщеплення **13:3** спостерігається, якщо рецесивний алель, який пригнічується, має той самий фенотиповий ефект, що й домінантний інгібітор ($I = a$). Наприклад, у кукурудзи (*Zea mays*) забарвлення зерна може бути пурпурним (A) і білим (a), причому синтез пігменту може пригнічуватися домінантним інгібітором I (рис.3).

Р ♀ $AAii$
червоне
× $aaII$ ♂
біле
1F $AaIi$
біле

13/16 – з білим, 3/16 – з пурпуровим зерном

гамети	<i>AI</i>	<i>Ai</i>	<i>aI</i>	<i>ai</i>
<i>AI</i>	<i>AAII</i> біле	<i>AAIi</i> біле	<i>AaII</i> біле	<i>AaIi</i> біле
<i>Ai</i>	<i>AAIi</i> біле	<i>AAii</i> червоне	<i>AaIi</i> біле	<i>Aaii</i> червоне
<i>aI</i>	<i>AaII</i> біле	<i>AaIi</i> біле	<i>aaII</i> біле	<i>aaIi</i> біле
<i>ai</i>	<i>AaIi</i> біле	<i>Aaii</i> червоне	<i>aaIi</i> біле	<i>aa ii</i> біле

F₂

Рис. 3. Результати успадкування забарвлення зернівок у кукурудзи

При *рецесивному епістазі* інгібітор рецесивний. Як і в одному з випадків комплементарної взаємодії генів, відношення фенотипів в *F*₂ при рецесивному епістазі виражається формулою **9 : 3 : 4** (*aa* > *B* – або *bb*).

У льону (*Linum usitatissimum*) алель *A* визначає забарвлений віночок, *a* – незабарвлений віночок (білий), *B* – блакитний колір квітки, *b* – рожевий. За схрещування рослин льону з рожевими й білими квітками гібридне потомство має квітки блакитного кольору, а в *F*₂ спостерігається розщеплення в співвідношенні: 9/16 блакитних; 4/16 рожевих; 3/16 білих квіток (рис. 4).

P ♀ *AAbb*
рожеве
× *aaBB* ♂
біле
F₁ *AaBb*
блакитне

гамети	<i>AB</i>	<i>Ab</i>	<i>aB</i>	<i>ab</i>
<i>AB</i>	<i>AABB</i> блакитне	<i>AABb</i> блакитне	<i>AaBB</i> блакитне	<i>AaBb</i> блакитне
<i>Ab</i>	<i>AABb</i> блакитне	<i>Aabb</i> рожеве	<i>AaBb</i> блакитне	<i>Aabb</i> рожеве
<i>aB</i>	<i>AaBB</i> блакитне	<i>AaBb</i> блакитне	<i>aaBB</i> біле	<i>aaBb</i> біле
<i>ab</i>	<i>AaBb</i> блакитне	<i>Aabb</i> рожеве	<i>aaBb</i> біле	<i>aabb</i> біле

F₂

Рис. 4. Результати успадкування забарвлення віночка у льону

У даному прикладі у льону рецесивний алель (*a*) не дозволяє проявитися ані блакитному, ані рожевому забарвленню (*a* > *B* та *a* > *b*), пригнічуючи їх.

Крім описаних випадків рецесивного епістазу, існують і такі, коли рецесивний алель кожного з генів в гомозиготному стані одночасно реципрочно пригнічує дію іншої пари генів, тобто *aa* > *BB*, а *bb* > *AA*. Така взаємодія двох рецесивних генів називають подвійним

рецесивним епістазом (*криптомерією*). При цьому в дигібридному схрещуванні розщеплення за фенотипом буде відповідати 9 : 7, як і у випадку комплементарної взаємодії генів.

Сам по собі генетичний аналіз успадкування при взаємодії генів без урахування біохімії і фізіології розвитку ознаки в онтогенезі не може розкрити природи цієї взаємодії. Але без генетичного аналізу не можна зрозуміти спадкової детермінації розвитку цих ознак.

3. Полімерія і її види. Поняття трансгресії

Полімерія – це взаємодія багатокопійних генів, результатом яких є накопичення генопродукту. Алелі можуть мати багато своїх копій. Однакові алелі в різній чисельності можуть бути розміщені в різних негомологічних хромосомах і своєю взаємодією визначати кількість генопродукту, який вони виробляють. Ефект такої взаємодії носить назву кумуляції, тобто накопичення. Така взаємодія може визначати як якісні, так і кількісні ознаки.

При вивченні успадкування забарвлення ендосперму зерна у пшениці (лат. *Triticum*) встановлено, що ця ознака залежить від двох або трьох пар неалельних генів. Так, при схрещуванні деяких червонозерних ліній пшениці з білозерними в F₂ спостерігається розщеплення за фенотипом 1:4:6:4:1, тобто 1/16 рослин буде мати зерна з безбарвним ендоспермом (*a₁a₁a₂a₂*), у решти 15/16 буде різна інтенсивність пігментації в залежності від кількості домінантних алелей в генотипі (від одного до чотирьох) – від темно-червоних до блідо-червоних (рис. 5)

P ♀ *A₁A₁A₂A₂*
 темно-червоне
 × *a₁a₁a₂a₂* ♂
 Біле
 1F *A₁a₁A₂a₂*
 Червоне

гамети	<i>A₁A₂</i>	<i>A₁a₂</i>	<i>A₂a₁</i>	<i>a₁a₂</i>
<i>A₁A₂</i>	<i>A₁A₁A₂A₂</i> темно-червоне	<i>A₁A₁A₂a₂</i> темно-червоне	<i>A₁a₁A₂A₂</i> темно-червоне	<i>A₁a₁A₂a₂</i> червоне
<i>A₁a₂</i>	<i>A₁A₁A₂a₂</i> темно-червоне	<i>A₁A₁a₂a₂</i> червоне	<i>A₁a₁A₂a₂</i> червоне	<i>A₁a₁a₂a₂</i> світло-червоне
<i>A₂a₁</i>	<i>A₁a₁A₂A₂</i> темно-червоне	<i>A₁a₁A₂a₂</i> червоне	<i>a₁a₁A₂A₂</i> червоне	<i>a₁a₁A₂a₂</i> світло-червоне
<i>a₁a₂</i>	<i>A₁a₁A₂a₂</i> червоне	<i>A₁a₁a₂a₂</i> світло-червоне	<i>a₁a₁A₂a₂</i> світло-червоне	<i>a₁a₁a₂a₂</i> біле

F₂

Рис. 5. Результати схрещування між червонозерною та білозерною пшеницею

Якщо розщеплення в другій генерації відповідатиме, наприклад, таким частотам як 1:6:15:20:15:6:1, то це означатиме, що на прояв однієї ознаки впливає три пари генів (рис. 6).

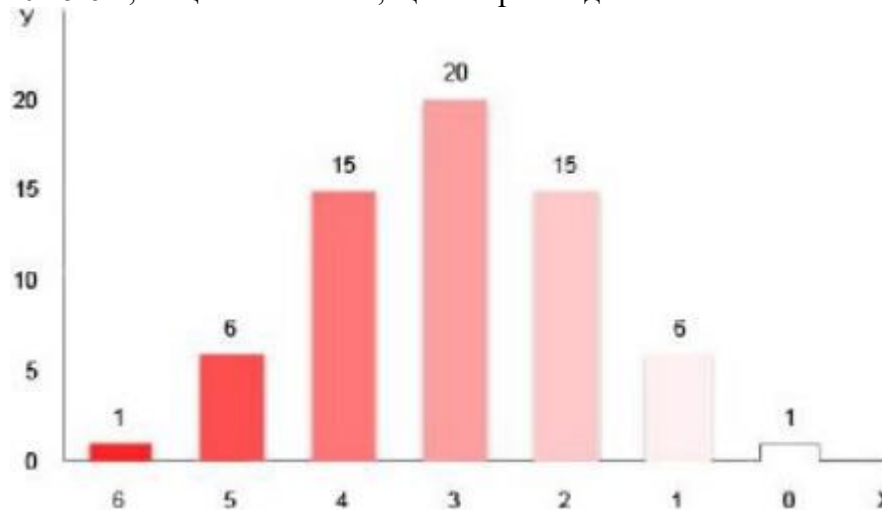


Рис. 6. Кількісний розподіл особин в F_2 в триалельній системі при кумулятивній полімерії (вісь X – кількість домінуючих алелів в генотипі; вісь Y – число особин в класі)

Інтенсивність забарвлення зернин залежить від числа домінуючих (полімерних) генів, що є в генотипі (*кумулятивна полімерія*). Так успадковується велика кількість цінних господарських ознак у рослин і тварин: довжина колоса, качана кукурудзи, вміст цукру у коренеплодах буряка та ін.

Розрізняють також *некумулятивну полімерію*, коли для повної вираженості ознаки достатньо домінуючого алеля одного із полімерних генів.

Так, наприклад, генотипи A_1A_2 , $A_1a_2a_2$ і $a_1a_1A_2$ будуть мати однакову фенотипічну характеристику.

Вивчення полімерії має велике значення не лише теоретичне, але і практичне. Господарські ознаки у тварин і рослин, такі як жирномолочність корів, яйценосність курей, довжина колосу пшениці, вміст цукру у коренеплоді буряка тощо. Треба пам'ятати, що прояв полімерних ознак у великій мірі залежить і від умов розвитку організму (для тварин – від умов годівлі і утримання, для рослин – підживлення, опадів).

Трансгресія – виникнення при розщепленні гібридів таких генотипів, які перевищують спектр мінливості батьківських форм за однією чи декількома ознаками. Це явище можна спостерігати при полімерній взаємодії генів ($AaBb$ – батьківські форми; $AABB$ – позитивна трансгресія; $aabb$ – негативна трансгресія).

4. Плейотропія та модифікуюча дія генів

Плейотропія (від грец. *pleio* – багато і *trepein* – вплив) – властивість одного і того ж гену впливати на різні ознаки організму. Вперше термін застосував Плате в 1910 р. Це множинна дія гена, тобто вплив генопродукту одного гена на роботу багатьох інших генів, що викликає фенотипову мінливість. Плейотропна дія генів має біохімічну природу: один білок-фермент, що утворюється під контролем одного гена, визначає не тільки розвиток даної ознаки, але й впливає на вторинні реакції біосинтезу різних інших ознак і властивостей, викликаючи їх зміну.

Плейотропна дія гена виявляється шляхом вивчення фенотипових змін, які викликаються його мутацією. Плейотропія базується на включенні в роботу чи виключенні з неї багатьох різних генів генопродуктом одного гена. Перший приклад такої множинної, або плейотропної, дії гену міститься в роботі Менделя, а саме: забарвлення квітів і насіннєвої шкірки залежали в досліді від одного спадкового фактора: гени, які обумовлюють червоний колір квітів, одночасно контролюють червоний колір прилистків та буре забарвлення насіннєвої шкірки.

У людини рецесивний ген, що викликає хворобу фенілкетонурію (накопичення у крові фенілаланіну), одночасно детермінує порушення розумового розвитку.

Модифікуюча дія генів. В 1919 році Келвін Бріджес (1889-1938) вперше використав поняття *ген-модифікатор*, розуміючи під цим спадковий фактор, що змінює дію інших генів. Участь різних генів у детермінації певних ознак неоднакова. У зв'язку з цим розрізняють гени "основної дії", які визначають конкретну реакцію або розвиток ознаки, та гени, вплив яких на розвиток ознак не завжди вдається встановити (*гени-стимулятори та гени-інгібітори, супресори*). Такі гени модифікують прояв "основних генів". Таким чином, будь-яка спадкова ознака визначається багатьма генами, точніше всім генотипом, і що кожний ген може впливати на розвиток багатьох ознак, або точніше – на всю систему організму, що розвивається.

Гени-модифікатори контролюють смак, колір і аромат плодів, тому їх рекомендується накопичувати для поліпшення ознак сортів плодових культур.

Отже, відхилення від класичного типу розщеплення у співвідношенні 3:1 ні в якому разі не можуть спростувати закономірностей встановлених Г. Менделем. Ці відхилення стосуються лише фенотипу нащадків. Розщеплення за генотипом в усіх випадках відповідає законам Менделя, які встановлені раніше на різних видах організмів і носять універсальний характер.

Вони лише вказують на втручання додаткових факторів і підкреслюють важливість генетичного аналізу для вивчення успадкування ознак.