**Тема 5. *Взаємодія неалельних генів (комплементарність, епістаз).***

* Неалельні гени – гени, що розміщені у різних локусах однієї хромосоми або у негомологічних хромосомах. Розрізняють такі види взаємодії неалельних генів: комплементарність, епістаз, полімерія.

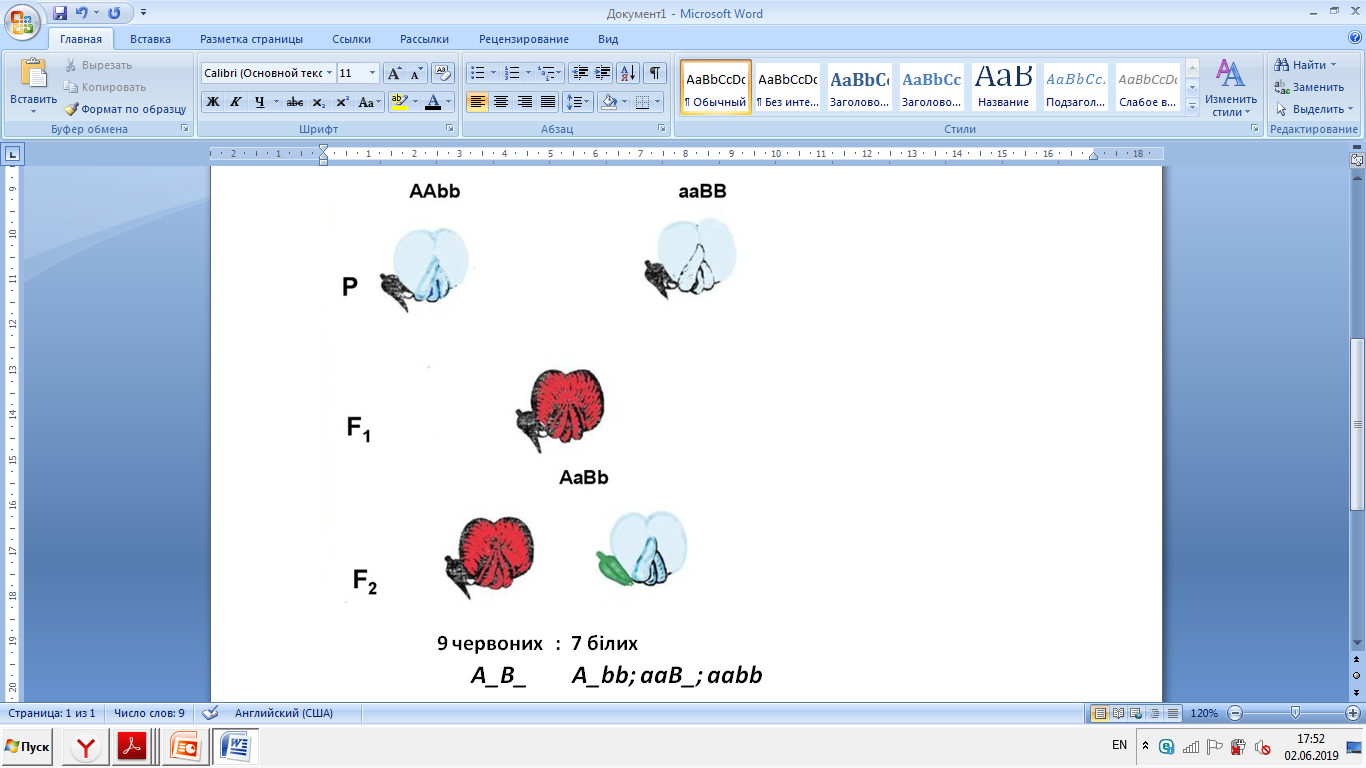
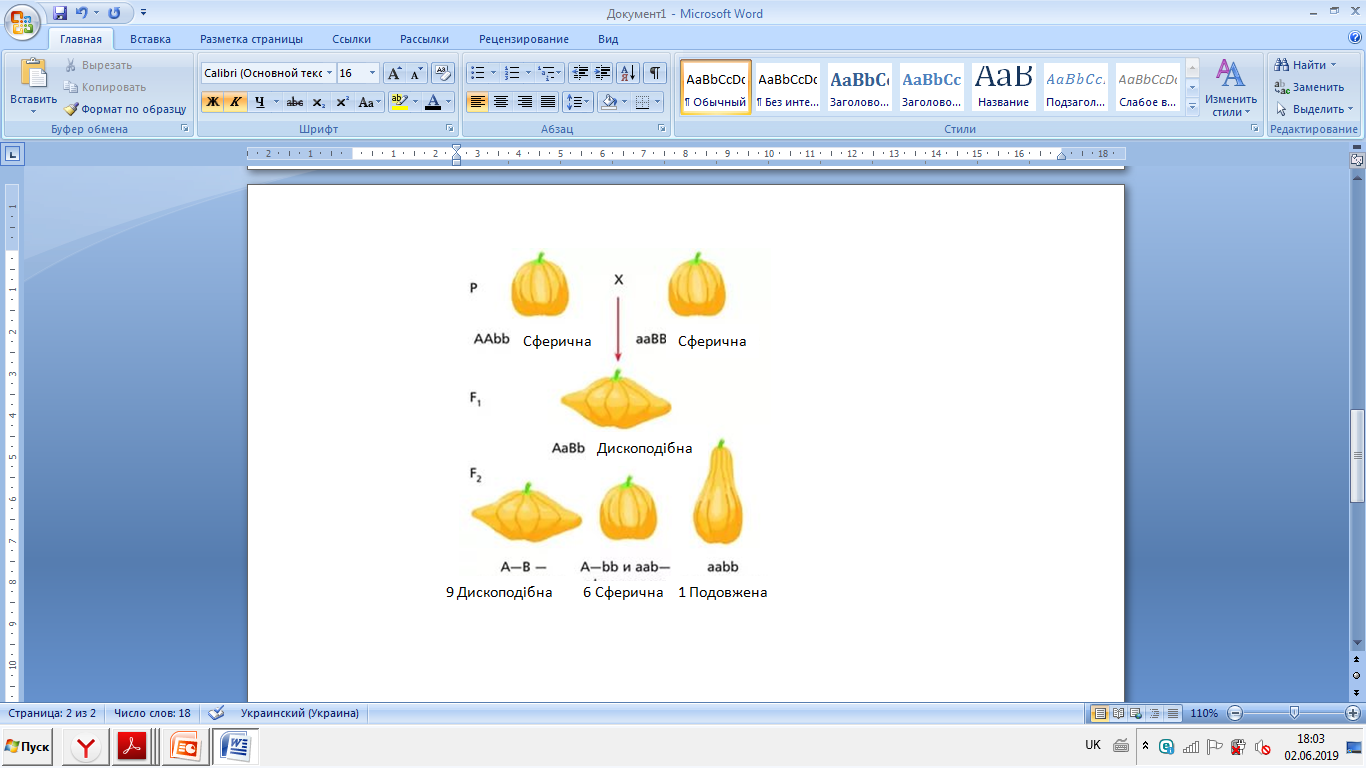
У більшості випадків окремі гени самостійно не визначають ознаку. При явищах комплементарності, епістазу та полімерії фенотипово проявляється молекулярна взаємодія генів на рівні їх білкових продуктів.

***Комплементарність*** – вид взаємодії неалельних генів, коли один домінантний ген доповнює дію іншого неалельного домінантного гена, і вони разом визначають нову ознаку, яка була відсутня у батьків. Цей тип взаємодії у природі дуже поширений.

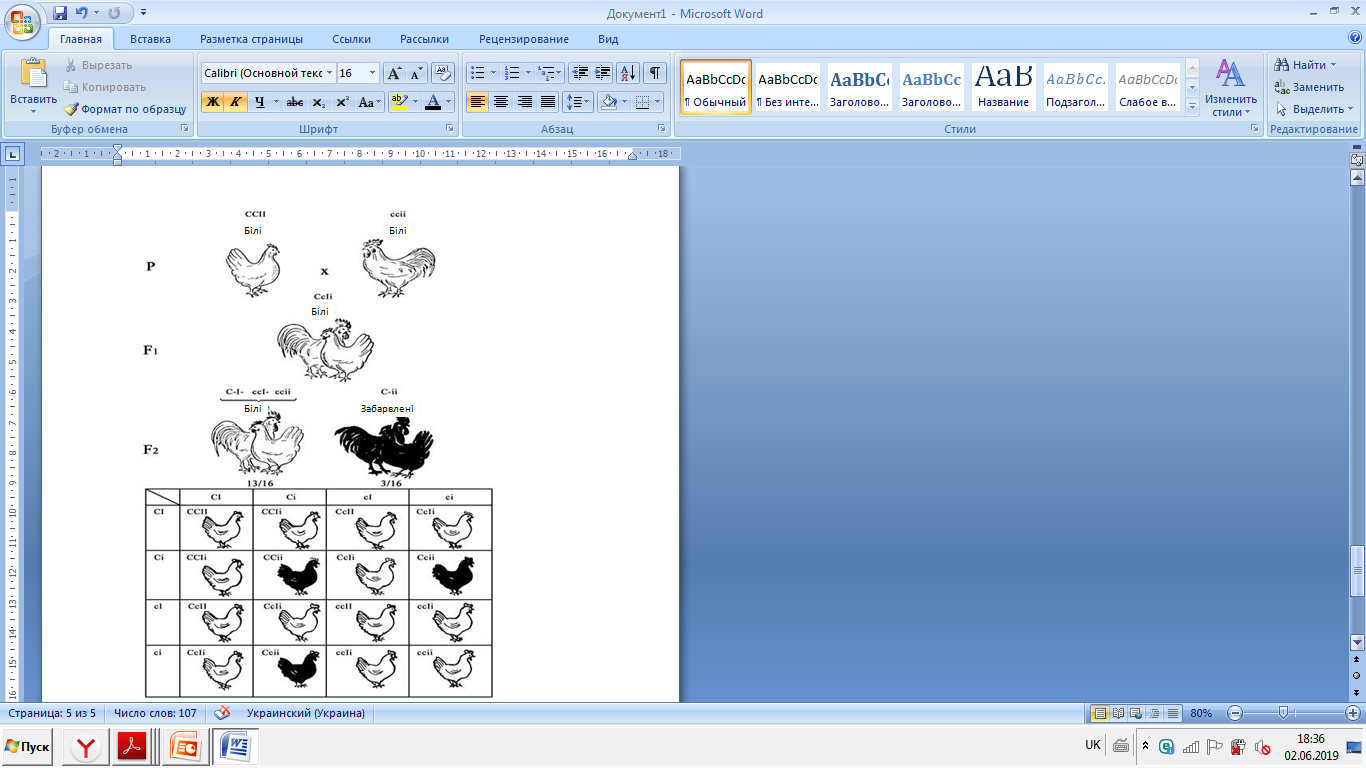
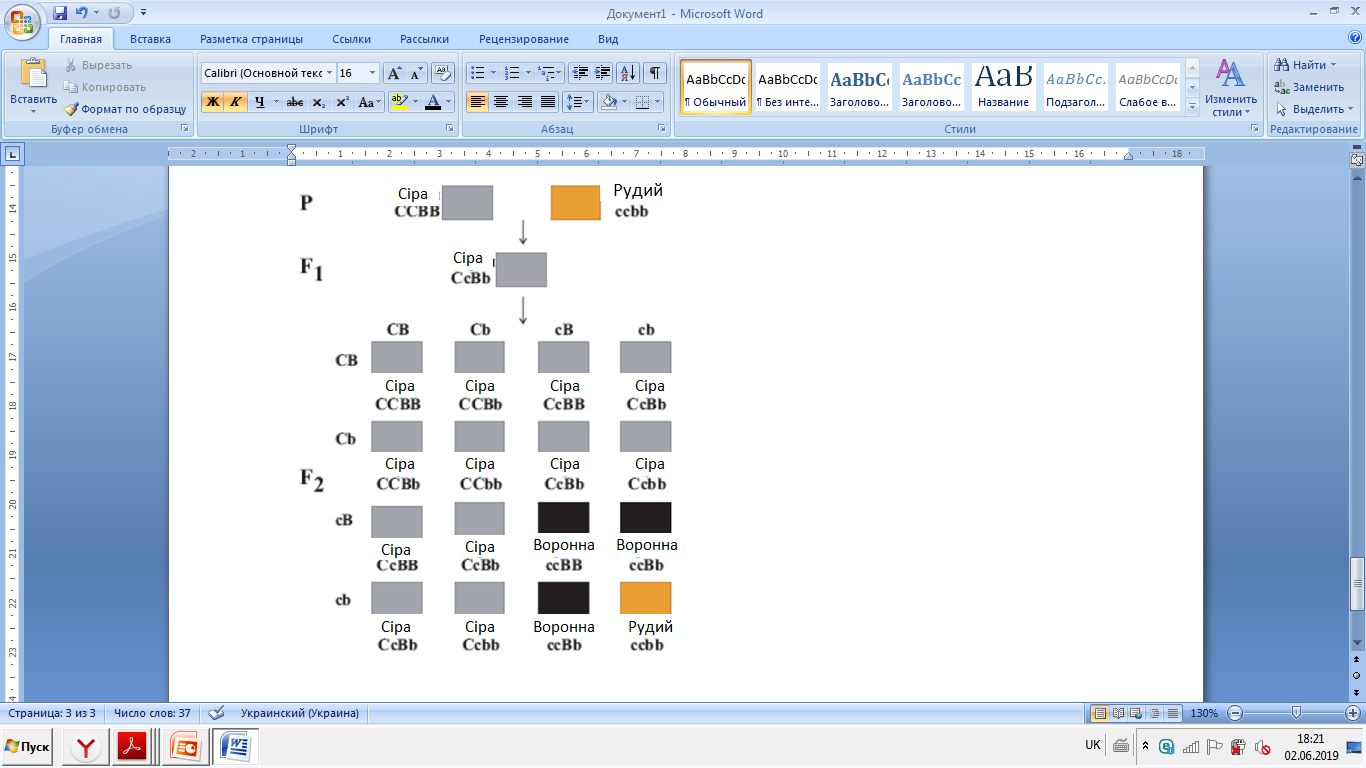
1. Форма гребеня у курей.

|  |  |
| --- | --- |
|  |  |

Тобто, при схрещуванні двох дигетерозиготних осоин з горіховиним гребенем отримуємо розщеплення **9:3:3:1.**

1. У запашного горошку колір віночка квітки зумовлений наявністю двох домінантних генів (*А* та *В*), за відсутності одного з них – квітки білі. Тому при схрещуванні рослин з генотипами *ААbb* та *aaBB*, які мають білі віночки, у першому поколінні рослини мають забарвлення, а у другому поколінні розщеплення відбувається у співвідношенні **9** забарвлених (9*А*–*В–*), до **7** незабарвлених (3*А*–*bb*, 3 *ааВ*–*,* 1 *ааbb*). Таке розщеплення пояснюється тим, що синтез пігменту антоціану з речовини-попередника проходить через стадію проміжної сполуки, та обидва біохімічних процеси обумовлюються ферментами, що кодуються неалельними генами *А* та *В*. Тільки гетерозигота *А–В–* здатна синтезувати пігмент. Самі по собі гени *А* та *В* не мають самостійного зовнішнього прояву.
2. У мишей сірий колір також зумовлений двома домінантними генами: ген *А* необхідний для утворення пігменту, тому рецесивні гомозиготи (*аа*) не мають пігменту (альбіноси), а ген *В* зумовлює нерівномірний розподіл пігменту, а рецесивний його алель (*b*) кодує рівномірний розподіл пігменту по всій волосині. Рецесивні гомозиготи (*bb*) за присутності гена *А* мають чорний колір. Домінантний алель (*В*) кодує відкладення пігменту зонами, біля верхівки та основи волосини, і його носії за присутності гена *А* мають сірий колір. При схрещуванні дигетерозигот (*АаВb*) спостерігається розщеплення у співвідношенні **9:3:4**. Два домінантні гени у генотипі *А*–*В*– дають сірий колір (9 частин), носії домінантного гена *А* та рецесивного *b* – чорні (3*А*–*bb*), за відсутності гена *А* (3*ааВ*– та *ааbb*) – білі.
3. Також при комплементарній взаємодії генів може спостерігатися розщеплення **9:6:1**. Наприклад, у людини нормальний слух зумовлений двома домінантними неалельними генами *D* і *F*, з яких один визначає розвиток завитка, а інший – слухового нерва. Домінантні гомозиготи і гетерозиготи за обома генами мають нормальний слух, рецесивні гомозиготи за одним з цих генів або за двома генами – глухі.
4. Або, форма плоду у гарбуза.

***Епістаз*** – (від грецької «зупинка, перешкода») – така взаємодія неалельних генів, за якої один ген пригнічує дію іншого неалельного гена. Пригнічення можуть викликати як домінантні так і рецесивні гени, і залежно від цього розрізняють епістаз домінантний та рецесивний. Ген, який виконує пригнічуючу функцію, називається супресором або інгібітором.

1. Наприклад, у курей домінантний алель гена *С* зумовлює розвиток пігменту, але домінантний алель іншого гена *І* є його супресором, «пригнічувачем». Тому навіть ті кури, які мають домінантний алель гена кольору, за присутності супресора виявляються білими. Особини, які мають у генотипі гени *І*–*С*– – білі, а з генотипом *ііСС* і *ііСс* – пігментовані. Таким чином, білий колір курей може бути зумовлений як відсутністю домінантного алеля гена пігментації, так і наявністю домінантного алеля гена, який викликає явище епістазу гена пігментації. Отже, якщо схрестити двох білих птахів з генотипами *ІІСС* та *іісс*, всі особини першого покоління будуть білими *ІіСс*, але в другому поколінні (*F2*) відбудеться розщеплення за фенотипом у співвідношенні **13:3**. 3/16 птахів будуть пігментовані (*ііСС* та *ііСс*), бо в них ген-супресор знаходиться в рецесивному стані та є домінантний ген пігментації.
2. При домінантному епістазі також може спостерігатись розщеплення **12:3:1.**

Явище домінантного епістазу відкрито при аналізі успадкування масті коней: вороне забарвлення визначається домінантним геном **В**, руде - рецесивним алелем **b**, домінантний алель **С** через раннє посивіння волосся дає сіру масть. Гомозиготи і гетерозиготи по **С** завжди будуть сірими через сивину, незалежно від того, які алелі гена **В** будуть у коня (**С> В**, **С> b**).

У другому поколінні спостерігається розщеплення **12** сірих: **3** вороних: **1** рудий. Це розщеплення легко виводиться з 9: 3: 3: 1

1. Прикладом взаємодії генів шляхом рецесивного епістазу може служити успадкування забарвлення шерсті лабрадорів: при схрещуванні двох чорних дигетерозиготних особин спостерігається розщеплення серед нащадків: **9** чорних: **3** коричневих: **4** жовтих. Тобто ген **ее>В,в.** 

**Завдання 1. *Розв’язати наступні задачі***

1. У люцерни отримані наступні дані про успадкування забарвлення квітки:

*Р* пурпурні квітки × жовті квітки,

*F1* всі рослини з зеленими квітками

*F2* 169 – із зеленими квітками, 64 – з пурпурними,

65 – з жовтими, 13 – з білими.

Поясніть результати схрещування, вкажіть генотипи різних груп рослин.

1. Забарвлення шерсті «агуті», характерне для мишей, пацюків, морських свинок, білок та інших гризунів, обумовлене тим, що кожна волосина у таких тварин має чорне забарвлення, а біля кінчика вузьке жовте кільце. Забарвлення типу «агуті» визначається домінантними алелями двох локусів, один з яких (*С*) необхідний для проявлення будь-якого кольору, та інший (*А*) визначає наявність жовтого кільця на чорній волосині. Особини, гомозиготні за рецесивним алелем *с*, завжди є альбіносами. Особини, які мають домінантний алель *С*, але гомозиготні за рецесивним алелем *а*, мають чорне забарвлення. Припустимо, що ми схрестили чорну мишу генотипу *ССаа* з мишею-альбіносом генотипу *ссАА*. Яким буде фенотип у потомстві *F1*? Якого кольору нащадки та в яких співвідношеннях появляться в *F2*?
2. Інтерферон – білок, який утворюється в клітинах організмів при вірусних інфекціях. У клітинах людини інтерферон синтезується, якщо одночасно присутні два домінантні алелі різних генів – *А* та *В*.

а) Один з батьків і всі його родичі здатні до синтезу інтерферону, у іншого здатність до утворення інтерферону приглушена, тому що відсутній ген *А*. Чи можуть у таких батьків бути нащадки, здатні до синтезу інтерферону? Якщо так, то з якою ймовірністю?

б) Батьки гетерозиготні за генами *А* та *В*. Якою є ймовірність народження дітей, не здатних синтезувати інтерферон?

1. При схрещуванні рослин гороху, які мають темно-фіолетове забарвлення незрілих бобів, з рослиною з бобами зеленого кольору в першому поколінні отримали темно-фіолетові боби. У другому поколінні відбулося розщеплення: 58 темно-фіолетових та 37 зелених. Поясніть розщеплення. Як успадковується ознака? Які генотипи вихідних рослин? Що повинно бути в аналізуючому схрещуванні та яку рослину Ви будете використовувати в якості аналізатора?

***Полімерія*** – така взаємодія неалельних генів, при якій декілька генів зумовлюють розвиток однієї ознаки, причому вони всі виявляють однакову дію.

При цьому ступінь фенотипового прояву ознаки залежить від наявності (некумулятивна полімерія) або кількості (кумулятивна полімерія) домінантних алелів декількох генів.

Полімерні гени прийнято позначати однією літерою латинського алфавіту з цифровим індексом, наприклад: *А1А1* та *а1а1*; *А2А2* та *а2а2* й т.д.

Уперше одночасні фактори були виявлені шведським генетиком Нільсоном-Еле (1908 р.) при вивченні успадкування кольору насіння в пшениці. Було встановлено, що ця ознака залежить від двох полімерних генів, тому при схрещуванні домінантних і рецесивних дигомозигот – забарвленої (*А1А1А2А2*) з незабарвленою (*а1а1а2а2*) в *F1*всі рослини дають забарвлене насіння, хоча воно помітно світліше, ніж батьківські екземпляри, які мають червоне насіння. При схрещуванні особин першого покоління в *F2* виявляється розщеплення за фенотипом у співвідношенні **15:1**, бо незабарвленими є лише рецесивні дигомозиготи (*а1а1а2а2*). У пігментованих екземплярів інтенсивність забарвлення дуже варіює залежно від кількості отриманих ними домінантних алелів: максимальна у домінантних дигомозигот (*А1А1А2А2*) і мінімальна у носіїв одного з домінантних алелів (*А1а1а2а2* та *а1а1А2а2*). Це ***некумулятивна полімерія***, коли ознака розвивається повністю при наявності хоча б одного з полімерних генів.

При ***кумулятивній полімерії*** ступінь розвитку ознаки залежить від кількості даних алелів у генотипі, оскільки кожен із домінантних алелів сам по собі дає слабкий прояв, а дія декількох алелів сумується. Кумулятивна полімерія характерна для кількісних ознак.

*Кількісна ознака* – ознака, ступінь вираження якої варіює, потребує змін, підрахунку. Кількісні ознаки характеризуються безперервною мінливістю. Організми за кількісними ознаками не можуть бути розмежовані на чіткі фенотипові класи, оскільки такий поділ завжди носить умовний характер із-за умовності меж (наприклад: зріст – високий, середній, низький; вага організму, колір шкіри, кров’яний тиск, об’єм легень, жирність молока тощо).

Важлива особливість полімерії – сумація (***адитивність***) дії неалельних генів на розвиток кількісних ознак. Якщо при моногенному успадкуванні ознаки можливі три варіанти «доз» гена у генотипі *АА, Аа, аа*, то при полігенному кількість їх зростає до чотирьох і більше. Сумація «доз» полімерних генів забезпечує існування безперервних рядів кількісних змін.  Так, наприклад, у людини зріст визначається двома неалельними генами (домінантні гени *А1* і *А2* в генотипі визначають низький зріст, а рецесивні *а1* і *а2* – високий зріст). Зріст людини, залежно від кількості домінантних і рецесивних генів, ділять на дуже низький – *А1А1А2А2*, низький – *А1А1А2а2*, або *А1а1А2А2*, середній – *А1А1а2а2*, *а1а1А2А2* чи *А1а1А2а2*, високий – *А1а1а2а2* або *а1а1А2а2*, та дуже високий – *а1а1а2а2*. У шлюбі дуже низької людини з дуже високою нащадки в *F1* будуть всі середнього зросту:

*Р*:  ♀ *А1А1А2А2* х ♂ *а1а1а2а2*

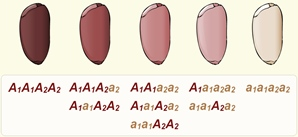
*F1*:              *А1а1А2а2*

Якщо ж батьки будуть середнього зросту за фенотипом і дигетерозиготами за генотипом, то розщеплення в *F2* буде спостерігатися таким: народження дуже низьких дітей буде дорівнювати 1/16, низького зросту – 4/16, середнього – 6/16, високого – 4/16 і дітей дуже високого зросту – 1/16.

Біологічне значення полімерії полягає ще у тому, що ознаки, які кодуються цими генами, більш стабільні, ніж ті, які кодуються одним геном. Організм без полімерних ознак був би дуже нестійким: будь-яка мутація або рекомбінація приводила б до різкої мінливості, а це в більшості випадків невигідно.

У тварин і рослин є багато полігенних ознак, серед них і цінні для господарства: інтенсивність росту, скоростиглість, яйценосність, кількість молока, його жирність, вміст цукристих речовин і вітамінів тощо.

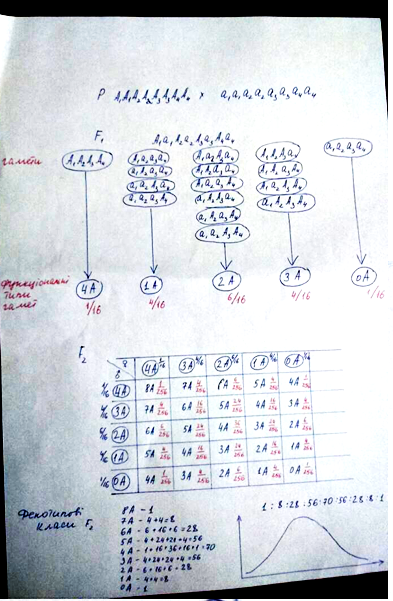
Багато морфологічних, фізіологічних і патологічних особливостей людини визначається полімерними генами: зріст, маса тіла, величина артеріального тиску. Розвиток таких ознак у людини підпорядковується загальним законам полігенного успадкування і дуже залежить від впливу умов середовища.



Отже, можливі розщеплення при полімерному успадкуванні:

* 15:1 (некумулятивна, 2 гени)
* 1:4:6:4:1(кумулятивна, 2 гени)
* 1:6:15:20:15:6:1 (кумулятивна, 3 гени)

Приклад вирішення задачі на кумулятивну полімерію:



1. Рослина, гомозиготна за трьома парами рецесивних генів, має висоту 32 см, а гомозиготна за домінантними алелями має висоту 50 см. Приймаємо, що вплив окремих домінантних генів на висоту в усіх випадках однаковий та їх дія кумулюється. В *F2* від схрещування цих рослин отримано 192 нащадки. Скільки з них матиме генетично обумовлену висоту в 44 см?