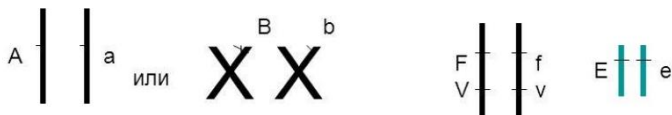


## Взаимодействие генов

Многочисленные опыты подтвердили правильность установленных Менделем закономерностей. Вместе с тем, появились факты, показывающие, что полученные Менделем числовые соотношения при расщеплении гибридного поколения соблюдались не всегда. Это указывало на то, что взаимоотношения между генами и признаками носят более сложный характер. Выяснилось: **один и тот же ген может оказывать влияние на развитие нескольких признаков; один и тот же признак может развиваться под влиянием многих генов.**

Следует отметить, что взаимодействие генов имеет биохимическую природу, то есть взаимодействуют друг с другом **не гены, а их продукты**. Продуктом эукариотического гена может быть или полипептид, или тРНК, или рРНК.



## ВИДЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ АЛЛЕЛЬНЫХ ГЕНОВ

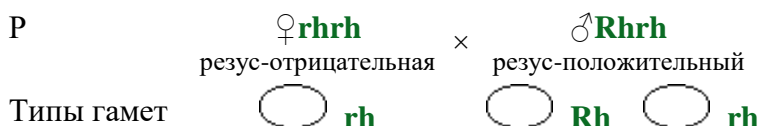
Различают полное доминирование, неполное доминирование, кодоминирование, аллельное исключение.

**Аллельными генами** называются гены, расположенные в идентичных локусах гомологичных хромосом. Ген может иметь одну, две и более молекулярных форм. Появление второй и последующих молекулярных форм является следствием мутации гена. **Если ген имеет три и более молекулярных форм, говорят о множественном аллелизме** (н-р, Аполипопротеин Е (АpoE)). Из всего множества молекулярных форм у одного организма могут присутствовать только **две**, что объясняется парностью хромосом.

### Полное доминирование

**Полное доминирование** — это вид взаимодействия аллельных генов, при котором фенотип гетерозигот не отличается от фенотипа гомозигот по доминанте, то есть в фенотипе гетерозигот присутствует продукт доминантного гена. Полное доминирование широко распространено в природе, имеет место при наследовании, например, окраски и формы семян гороха, цвета глаз и цвета волос у человека, резус-антигена и мн. др.

Наличие резус-антигена (резус-фактора) эритроцитов обуславливается доминантным геном **Rh**. То есть генотип резус-положительного человека может быть двух видов: или **RhRh**, или **Rhrh**; генотип резус-отрицательного человека — **rhrh**. Если, например, мать — резус-отрицательная, а отец резус-положительный и гетерозиготен по этому признаку, то при данном типе брака с одинаковой вероятностью может родиться как резус-положительный, так и резус-отрицательный ребенок.

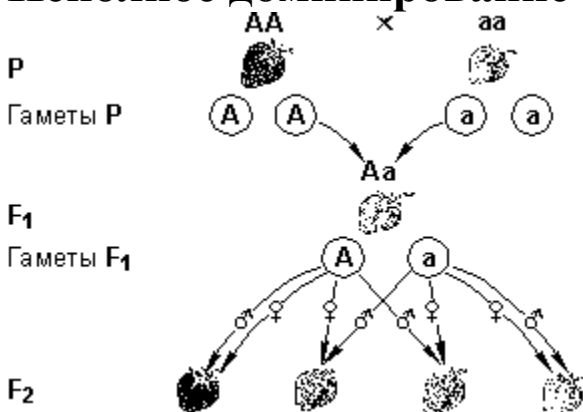


F

**Rhrh**резус-положительный  
50%**rhrh**резус-отрицательный  
50%

Между резус-положительным плодом и резус-отрицательной матерью может возникнуть резус-конфликт.

## Неполное доминирование



Так называется вид взаимодействия аллельных генов, при котором фенотип гетерозигот отличается как от фенотипа гомозигот по доминанте, так и от фенотипа гомозигот по рецессиву и имеет среднее (промежуточное) значение между ними. Имеет место при наследовании окраски окологветника ночной красавицы, львиного зева, окраски шерсти морских свинок и пр.

Сам Мендель столкнулся с неполным доминированием, когда скрещивал крупнолистный сорт гороха с мелколистным. Гибриды первого поколения не повторяли признак ни одного из родительских растений, они имели листья средней величины.

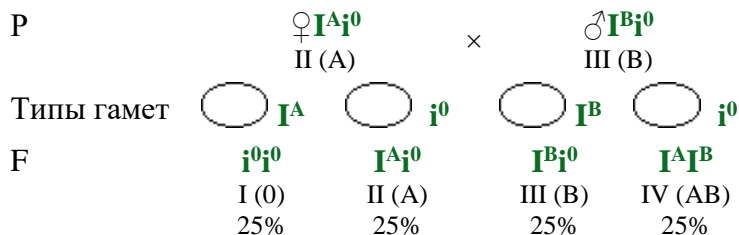
При скрещивании гомозиготных красноплодных и белоплодных сортов земляники все первое поколение гибридов имеет розовые плоды. При скрещивании этих гибридов друг с другом получаем: по фенотипу — 1/4 красноплодных, 2/4 розовоплодных и 1/4 белоплодных растений, по генотипу — 1/4 AA, 1/2 Aa, 1/4 aa (и по фенотипу, и по генотипу соотношение 1:2:1). Соответствие расщепления по генотипу расщеплению по фенотипу является характерным при неполном доминировании, так как гетерозиготы фенотипически отличаются от гомозигот.

## Кодоминирование

**Кодоминирование** — вид взаимодействия аллельных генов, при котором фенотип гетерозигот отличается как от фенотипа гомозигот по доминанте, так и от фенотипа гомозигот по рецессиву, и в фенотипе гетерозигот присутствуют продукты обоих генов. Имеет место при формировании, например, IV группы крови системы (AB0) у человека.

Группа крови	Генотип	Фенотип	Вид взаимодействия генов у гетерозигот
I	$i^0i^0$	Отсутствие эритроцитарных антигенов A и B (0)	
II	$I^AI^A, I^Ai^0$	Наличие эритроцитарных антигенов A (A)	Полное доминирование
III	$I^BI^B, I^Bi^0$	Наличие эритроцитарных антигенов B (B)	Полное доминирование
IV	$I^AI^B$	Наличие эритроцитарных антигенов A и B (AB)	<b>Кодоминирование</b>

Для того чтобы представить, как происходит наследование групп крови у человека, можно посмотреть, рождение детей с какой группой крови возможно у родителей, имеющих один — вторую, другой — третью группы крови и являющихся гетерозиготными по этому признаку.



## Аллельное исключение

**Аллельным исключением** называется отсутствие или инактивация одного из пары генов; в этом случае в фенотипе присутствует продукт другого гена (гемизиготность, делеция, гетерохроматизация участка хромосомы, в котором находится нужный ген). Существует два разных механизма аллельного исключения. В первом случае аллель гена может быть подавленным на стадии транскрипции, что приводит к экспрессии только второго аллеля. Во втором случае оба аллеля могут транскрибироваться, но посттранскрипционные и посттрансляционные механизмы приводят к элиминации продукта одного из аллелей.

## ВИДЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ НЕАЛЛЕЛЬНЫХ ГЕНОВ

Комплементарность, эпистаз, полимерия.

**Неаллельные гены** — гены, расположенные или в неидентичных локусах гомологичных хромосом, или в разных парах гомологичных хромосом.

### Комплементарность

**Комплементарность** — вид взаимодействия неаллельных генов, при котором признак формируется в результате суммарного сочетания продуктов их доминантных аллелей. Имеет место при наследовании ореховидной формы гребня у кур, синей окраски баклажанов, зеленого оперения у волнистых попугайчиков и пр. Два доминантных аллеля из разных пар вместе дают новый признак.

**Ореховидная** форма гребня у кур обуславливается взаимодействием двух доминантных аллелей комплементарных генов **A** и **B** (**A\_B\_**). Сочетание одного из этих генов в доминантном, а другого в рецессивном состоянии вызывает формирование **либо розовидного (A\_bb)**, **либо гороховидного гребня (aaB\_)**. У особей с генотипом **aa bb** — **листовидный гребень**.



	♂	<b>AB</b>	<b>Ab</b>	<b>aB</b>	<b>ab</b>
♀		<b>AB</b> ореховидный	<b>Ab</b> ореховидный	<b>aB</b> ореховидный	<b>ab</b> ореховидный
<b>AB</b>	<b>AB</b> ореховидный	<b>AB</b> ореховидный	<b>Ab</b> ореховидный	<b>aB</b> ореховидный	<b>ab</b> ореховидный
<b>Ab</b>	<b>Ab</b> ореховидный	<b>AB</b> ореховидный	<b>Ab</b> розовидный	<b>aB</b> ореховидный	<b>ab</b> розовидный
<b>aB</b>	<b>aB</b> ореховидный	<b>AB</b> ореховидный	<b>Ab</b> ореховидный	<b>aB</b> гороховидный	<b>ab</b> гороховидный

<b>ab</b>	<b>AaBb</b> ореховидный	<b>Aabb</b> розовидный	<b>aaBb</b> гороховидный	<b>aabb</b> листовидный
-----------	----------------------------	---------------------------	-----------------------------	----------------------------

Ореховидная форма гребня — 9/16, розовидная форма гребня — 3/16, гороховидная форма гребня — 3/16, листовидная форма гребня — 1/16. Расщепление по фенотипу **9:3:3:1**.

Темно-синяя окраска плодов баклажанов формируется в результате взаимодействия продуктов двух неаллельных доминантных генов **A** и **B**. Растения, гомозиготные по любому из соответствующих рецессивных аллелей **a** и **b** или по ним обоим, имеют белые плоды.

	♂	<b>AB</b>	<b>Ab</b>	<b>aB</b>	<b>ab</b>
♀		<b>AB</b>	<b>Ab</b>	<b>aB</b>	<b>ab</b>
<b>AB</b>	<b>AABV</b> синяя	<b>AABb</b> синяя	<b>AaBV</b> синяя	<b>AaBb</b> синяя	
<b>Ab</b>	<b>AABb</b> синяя	<b>AAbb</b> белая	<b>AaBb</b> синяя	<b>Aabb</b> белая	
<b>aB</b>	<b>AaBV</b> синяя	<b>AaBb</b> синяя	<b>aaBV</b> белая	<b>aaBb</b> белая	
<b>ab</b>	<b>AaBb</b> синяя	<b>Aabb</b> белая	<b>aaBb</b> белая	<b>aabb</b> белая	

Синяя окраска плодов у баклажанов — 9/16, белая окраска плодов у баклажанов — 7/16. Расщепление по фенотипу **9:7**. При комплементарном действии генов расщепление по фенотипу может быть не только 9:3:3:1 и 9:7, как в приведенных выше примерах, но и 9:6:1 и 9:3:4.

**Расщепление 9 : 6 : 1.** На рис. 33 приведен пример комплементарного действия генов при наследовании формы плода у тыквы (*Cucurbita pepo*). В связи с тем, что генотипы  $AaVv$  и  $aaBB$  фенотипически не различимы, то они в сумме дают цифру 6. Дисковидная форма возникает в результате взаимодействия двух доминантных генов ( $A$  и  $B$ ), а удлиненная форма плода – как следствие сочетания их рецессивных аллелей.

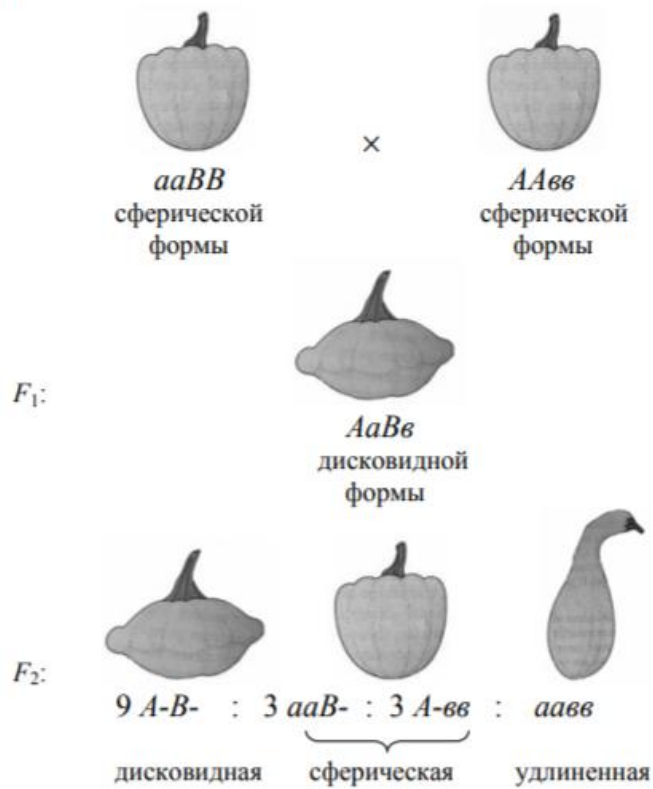


Рис. 33. Наследование формы плода у тыквы при комплементарном взаимодействии двух генов (расщепление 9 : 6 : 1)

**Расщепление 9 : 3 : 4.**

Окраска шерсти у мышей типа агути доминирует одновременно над черной и белой. При скрещивании черных мышей с белыми все гибриды  $F_1$  оказываются агути, а в  $F_2$  наблюдается расщепление в отношении 9 агути : 3 черных : 4 белых (рис. 34).

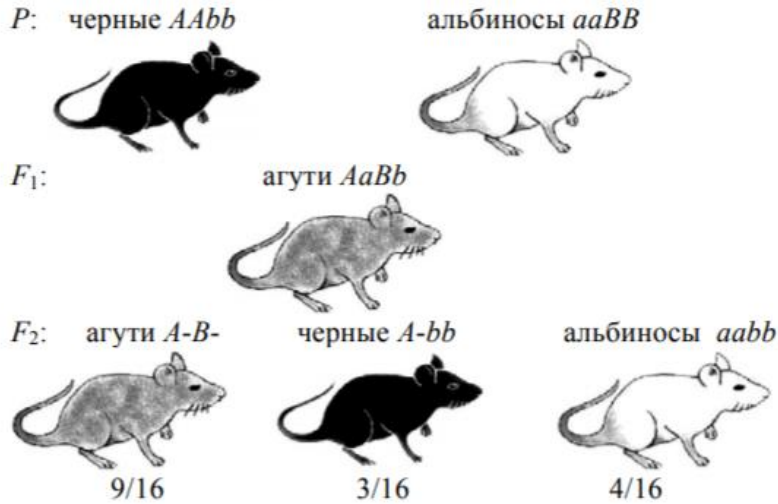


Рис. 34. Наследование окраски шерсти у мышей типа агути при скрещивании черных и белых мышей

**Эпистаз**

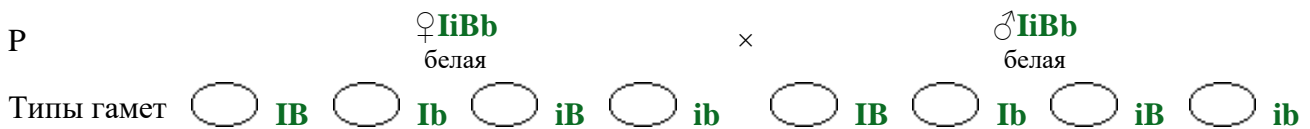
**Эпистаз** — вид взаимодействия неаллельных генов, при котором одна пара генов подавляет (не дает проявиться в фенотипе) другую пару генов.

Ген-подавитель называют **эпистатическим** (эпистатическим), подавляемый ген — **гипостатическим** (гипостатическим).

Если эпистатический ген не имеет собственного фенотипического проявления, то он называется **ингибитором** и обозначается буквой **I (i)**.

Если эпистатический ген — доминантный, то эпистаз также называется доминантным. Расщепление по фенотипу при доминантном эпистазе может идти в отношении 12:3:1, 13:3. Если эпистатический ген — рецессивный, то эпистаз называется рецессивным, и в этом случае расщепление по фенотипу может быть 9:3:4, 9:7.

Примером **доминантного эпистаза** является наследование белой окраски плодов тыквы. При этом ген **B** отвечает за желтую окраску плодов тыквы, **b** — зеленую окраску; **I** — эпистатический ген, подавляет **B** и **b**, вызывая белую окраску; ген **i** на формирование окраски влияния не оказывает.



	♂	<b>IV</b>	<b>Ib</b>	<b>iV</b>	<b>ib</b>
♀					
<b>IV</b>	<b>IV</b>	<b>IVV</b> белая	<b>IVb</b> белая	<b>iVV</b> белая	<b>iVb</b> белая
<b>Ib</b>	<b>Ib</b>	<b>IVb</b> белая	<b>Ibb</b> белая	<b>iVb</b> белая	<b>ibb</b> белая

<b>iB</b>	<b>IiBB</b> белая	<b>IiBb</b> белая	<b>iiBB</b> желтая	<b>iiBb</b> желтая
<b>ib</b>	<b>IiBb</b> белая	<b>Iibb</b> белая	<b>iiBb</b> желтая	<b>iibb</b> зеленая

Белая окраска плодов тыквы — 12/16, желтая окраска плодов тыквы — 3/16, зеленая окраска плодов тыквы — 1/16. Расщепление по фенотипу **12:3:1**.

Примером **рецессивного эпистаза** является наследование белой окраски шерсти у мышей. При этом ген **A** отвечает за серую окраску шерсти, **a** — за черную окраску, **I** — не оказывает влияния на проявление признака, **i** — эпистатичный ген, подавляющий гены **A** и **a** и вызывающий белую окраску.



	♂	<b>IA</b>	<b>Ia</b>	<b>iA</b>	<b>ia</b>
♀		<b>IA</b>	<b>Ia</b>	<b>iA</b>	<b>ia</b>
<b>IA</b>		<b>IIAA</b> серая	<b>IIaA</b> серая	<b>IiAA</b> серая	<b>IiAa</b> серая
<b>Ia</b>		<b>IIaA</b> серая	<b>IIaa</b> черная	<b>IiAa</b> серая	<b>Iiaa</b> черная
<b>iA</b>		<b>IiAA</b> серая	<b>IiAa</b> серая	<b>iiAA</b> белая	<b>iiAa</b> белая
<b>ia</b>		<b>IiAa</b> серая	<b>Iiaa</b> черная	<b>iiAa</b> белая	<b>iiaa</b> белая

Серая окраска шерсти у мышей — 9/16, черная окраска шерсти у мышей — 3/16, белая окраска шерсти у мышей — 4/16. Расщепление по фенотипу **9:3:4**.

**Бомбейский феномен** является видом неаллельного взаимодействия гена **h** с генами, отвечающими за синтез агглютиногенов группы крови системы АВ0 на поверхности эритроцитов. Впервые данный фенотип был обнаружен доктором Бхенде в 1952 году в индийском городе Бомбей, давшем название этому явлению.

У людей, у которых данный ген находится в состоянии рецессивной гомозиготы **hh**, на мембране эритроцитов не синтезируются агглютиногены. Соответственно, на таких эритроцитах не образуются агглютиногены А и В, поскольку нет основы для их образования. Это приводит к тому, что носители данного типа крови являются универсальными донорами — их кровь может переливаться любому человеку, которому она нужна (естественно, с учетом резус-фактора), но в то же время, им самим может переливаться исключительно кровь людей с таким же «феноменом».

## " БОМБЕЙСКИЙ ФЕНОМЕН "

Фенотип родителей:	II группа	x	I группа
Генотип родителей:	P: ♀ $I^A I^A h h$		♂ $I^B I^B h h$
Гаметы родителей:	G: $I^A h, I^A h$		$I^B h$
Генотипы потомков:	F <sub>1</sub> : $I^A I^B h h$ – 50%;		$I^A I^B h h$ – 50%
Фенотипы потомков:	VI группа		I группа

## Полимерия

Это вид взаимодействия двух и более пар неаллельных генов, доминантные аллели которых однозначно влияют на развитие одного и того же признака. Полимерное действие генов может быть кумулятивным и некумулятивным. При кумулятивной полимерии интенсивность значения признака зависит от суммирующего действия генов: чем больше доминантных аллелей, тем больше степень выраженности признака. При некумулятивной полимерии количество доминантных аллелей на степень выраженности признака не влияет, и признак проявляется при наличии хотя бы одного из доминантных аллелей. Полимерные гены обозначаются одной буквой, аллели одного локуса имеют одинаковый цифровой индекс, например  $A_1 a_1 A_2 a_2 A_3 a_3$ .

**Кумулятивная** полимерия имеет место при наследовании окраски зерновок пшеницы, чешуек семян овса, роста и цвета кожи человека и т.д.











P	♀ $A_1 A_1 A_2 A_2$ черные чешуйки	x	♂ $a_1 a_1 a_2 a_2$ белые чешуйки
Типы гамет	$A_1 A_2$		$a_1 a_2$
F <sub>1</sub>	$A_1 a_1 A_2 a_2$ серые чешуйки, 100%		
P	♀ $A_1 a_1 A_2 a_2$ серые чешуйки	x	♂ $A_1 a_1 A_2 a_2$ серые чешуйки
Типы гамет	$A_1 A_2$ $A_1 a_2$ $a_1 A_2$ $a_1 a_2$		$A_1 A_2$ $A_1 a_2$ $a_1 A_2$ $a_1 a_2$

	♂	$A_1 A_2$	$A_1 a_2$	$a_1 A_2$	$a_1 a_2$
♀		$A_1 A_2$	$A_1 a_2$	$a_1 A_2$	$a_1 a_2$
$A_1 A_2$		$A_1 A_1 A_2 A_2$ черные	$A_1 A_1 A_1 a_2$ темно-серые	$A_1 a_1 A_2 A_2$ темно-серые	$A_1 a_1 A_2 a_2$ серые
$A_1 a_2$		$A_1 A_1 A_2 a_2$ темно-серые	$A_1 A_1 a_2 a_2$ серые	$A_1 a_1 A_2 a_2$ серые	$A_1 a_1 a_2 a_2$ светло-серые
$a_1 A_2$		$A_1 a_1 A_2 A_2$ темно-серые	$A_1 a_1 A_2 a_2$ серые	$a_1 a_1 A_2 A_2$ серые	$a_1 a_1 A_2 a_2$ светло-серые
$a_1 a_2$		$A_1 a_1 A_2 a_2$ серые	$A_1 a_1 a_2 a_2$ светло-серые	$a_1 a_1 A_2 a_2$ светло-серые	$a_1 a_1 a_2 a_2$ желтые



Черные чешуйки семян у овса — 1/16, темно-серые чешуйки семян у овса — 4/16, серые чешуйки семян у овса — 6/16, светло-серые чешуйки семян у овса — 4/16, желтые чешуйки семян у овса — 1/16. Расщепление по фенотипу **1:4:6:4:1**.

**Некумулятивная** полимерия имеет место при наследовании формы плодов пастушьей сумки.

P	♀ <b>A<sub>1</sub>A<sub>1</sub>A<sub>2</sub>A<sub>2</sub></b> треугольные	×	♂ <b>a<sub>1</sub>a<sub>1</sub>a<sub>2</sub>a<sub>2</sub></b> овальные
Типы гамет	 <b>A<sub>1</sub>A<sub>2</sub></b>		 <b>a<sub>1</sub>a<sub>2</sub></b>
F <sub>1</sub>	<b>A<sub>1</sub>a<sub>1</sub>A<sub>2</sub>a<sub>2</sub></b> треугольные, 100%		
P	♀ <b>A<sub>1</sub>a<sub>1</sub>A<sub>2</sub>a<sub>2</sub></b> треугольные	×	♂ <b>A<sub>1</sub>a<sub>1</sub>A<sub>2</sub>a<sub>2</sub></b> треугольные
Типы гамет	 <b>A<sub>1</sub>A<sub>2</sub></b>  <b>A<sub>1</sub>a<sub>2</sub></b>  <b>a<sub>1</sub>A<sub>2</sub></b> 		 <b>A<sub>1</sub>A<sub>2</sub></b>  <b>A<sub>1</sub>a<sub>2</sub></b>  <b>a<sub>1</sub>A<sub>2</sub></b> 

	♂	<b>A<sub>1</sub>A<sub>2</sub></b>	<b>A<sub>1</sub>a<sub>2</sub></b>	<b>a<sub>1</sub>A<sub>2</sub></b>	<b>a<sub>1</sub>a<sub>2</sub></b>
♀					
<b>A<sub>1</sub>A<sub>2</sub></b>		<b>A<sub>1</sub>A<sub>1</sub>A<sub>2</sub>A<sub>2</sub></b> треугольные	<b>A<sub>1</sub>A<sub>1</sub>A<sub>1</sub>a<sub>2</sub></b> треугольные	<b>A<sub>1</sub>a<sub>1</sub>A<sub>2</sub>A<sub>2</sub></b> треугольные	<b>A<sub>1</sub>a<sub>1</sub>A<sub>2</sub>a<sub>2</sub></b> треугольные
<b>A<sub>1</sub>a<sub>2</sub></b>		<b>A<sub>1</sub>A<sub>1</sub>A<sub>2</sub>a<sub>2</sub></b> треугольные	<b>A<sub>1</sub>A<sub>1</sub>a<sub>2</sub>a<sub>2</sub></b> треугольные	<b>A<sub>1</sub>a<sub>1</sub>A<sub>2</sub>a<sub>2</sub></b> треугольные	<b>A<sub>1</sub>a<sub>1</sub>a<sub>2</sub>a<sub>2</sub></b> треугольные
<b>a<sub>1</sub>A<sub>2</sub></b>		<b>A<sub>1</sub>a<sub>1</sub>A<sub>2</sub>A<sub>2</sub></b> треугольные	<b>A<sub>1</sub>a<sub>1</sub>A<sub>2</sub>a<sub>2</sub></b> треугольные	<b>a<sub>1</sub>a<sub>1</sub>A<sub>2</sub>A<sub>2</sub></b> треугольные	<b>a<sub>1</sub>a<sub>1</sub>A<sub>2</sub>a<sub>2</sub></b> треугольные
<b>a<sub>1</sub>a<sub>2</sub></b>		<b>A<sub>1</sub>a<sub>1</sub>A<sub>2</sub>a<sub>2</sub></b> треугольные	<b>A<sub>1</sub>a<sub>1</sub>a<sub>2</sub>a<sub>2</sub></b> треугольные	<b>a<sub>1</sub>a<sub>1</sub>A<sub>2</sub>a<sub>2</sub></b> треугольные	<b>a<sub>1</sub>a<sub>1</sub>a<sub>2</sub>a<sub>2</sub></b> овальные

Треугольная форма плодов у пастушьей сумки — 15/16, овальная форма плодов у пастушьей сумки — 1/16. Соотношение **15:1**.

**Плейотропия** — множественное действие генов. Плейотропное действие генов имеет биохимическую природу: один белок-фермент, образующийся под контролем одного гена, определяет не только развитие данного признака, но и воздействует на вторичные реакции биосинтеза других признаков и свойств, вызывая их изменение.

Плейотропное действие генов впервые было обнаружено Г. Менделем, который установил, что у растений с пурпурными цветками всегда имелись красные пятна в пазухах листьев, а семенная кожура была серого или бурого цвета. То есть развитие этих признаков определяется действием одного наследственного фактора (гена).

У человека встречается рецессивная наследственная болезнь — **серповидно-клеточная анемия**. Первичным дефектом этой болезни является замена одной из аминокислот в молекуле гемоглобина, что приводит к изменению формы эритроцитов. Одновременно с этим возникают нарушения в сердечно-сосудистой, нервной, пищеварительной, выделительной системах. Это приводит к тому, что гомозиготный по этому заболеванию ребенок погибает в детстве. Причиной **синдрома Марфана** является доминантная мутация гена, контролирующего одновременно рост, длину пальцев, формирование интеллекта и форму хрусталика. Для человека с этим синдромом характерен комплекс следующих признаков — высокий рост, очень длинные гибкие («паучьи») пальцы, повышенный интеллект, близорукость.

Плейотропия широко распространена. Изучение действия генов показало, что плейотропным эффектом, очевидно, обладают многие, если не все, гены.

Таким образом, выражение «ген определяет развитие признака» в значительной степени условно, так как действие гена зависит от других генов — от генотипической среды. На проявление действия генов влияют и условия окружающей внешней среды. Следовательно, генотип является системой взаимодействующих генов.

[http://window.edu.ru/resource/084/79084/files/06-interact\\_text.pdf](http://window.edu.ru/resource/084/79084/files/06-interact_text.pdf)

[http://www.bio.bsu.by/genetics/files/genetics\\_maksimova\\_konspekt\\_1\\_glava4.pdf](http://www.bio.bsu.by/genetics/files/genetics_maksimova_konspekt_1_glava4.pdf)

<https://genetics.thetech.org/how-blue-eyed-parents-can-have-brown-eyed-children>